

ANDRZEJ M. JAGODZIŃSKI, JACEK OLEKSYN

Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu*

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities.
I. Stand growth and development

ABSTRACT

Jagodziński A. M., Oleksyn J. 2009. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. Sylwan 153 (2): 75-85.

The main goal of this review was to characterize ecological consequences of growing trees at variable stand densities. 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 (e.g. temperature, humidity, light conditions, etc.) were only occasionally addressed. Stand growth and development trajectories are clearly modified by stand density, however the strength of influence depends on the phase of stand development. Lower seedling densities in nursery conditions lead to increases in their height and diameter, thus influencing seedling quality used in afforestation. The positive influence of higher density on diameter and height of trees in younger stages of stand development may be a result of higher probability of seedlings being planted in more favorable microhabitats, improvement of microclimate conditions, earlier crown closure that reduces interspecific competition for nutrient and water resources. Moreover, stand density clearly influences branch diameter and length, and thus knot size. Higher stand density results in earlier crown closure and higher tree mortality, leading to vertical and horizontal changes in stand structure (DBH, height and crown dimensions of trees). In the denser stands slender and flexible trees with small, narrow crowns dominate, and most of the trees belong to the 3rd class according to Kraft' classification of tree social positions in the stand. The influence of stand density on stand structure may lead to changes in biomass partitioning and thus merchantable wood production and nutrient retention in particular tree organs.

KEY WORDS

stand density, spacing, tree competition, tree biometry, stand growth and development, 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

Jedną z najważniejszych decyzji podejmowanych przed założeniem upraw leśnych, poza wyborem składu gatunkowego czy formy zmieszania drzew, jest wybór początkowego zagęszczenia drzewostanu oraz więźby, czyli przestrzennego rozmieszczenia sadzonek w rzędach i między rzędami w uprawie. Podejmując tę decyzję, pamiętać należy o tym, że zagęszczenie początkowe drzewostanu zależy od szeregu czynników, m.in.: postawionego celu produkcyjnego, warunków siedliskowych, ekologicznych właściwości wprowadzanego gatunku (i ekotypu), genotypu,

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

sposobu przygotowania gleby, techniki sadzenia, przewidywanego zagrożenia upraw przez czynniki abiotyczne i biotyczne, wieku, rozmiarów i sposobu przygotowania sadzonek oraz aspektów ekonomicznych [Sokołowski 1912; Toumey, Korstian 1942; Baker 1950; Ogiński, Popowa 1957; Tyszkiewicz, Obmiński 1963; Jaworski 1990; Persson 1994; Ceitel 1995; Szymański 2000].

Zagęszczenie drzew jest jednym z niewielu parametrów pozwalających na kierowanie przebiegiem procesów zachodzących w trakcie wzrostu i rozwoju drzewostanu, a jego regulacja (kontrola) jest najważniejszym narzędziem przydatnym w realizowaniu kluczowych celów gospodarki leśnej – zwiększania stabilności i produktywności drzewostanów oraz produkowania surowca drzewnego o oczekiwanej jakości technicznej [Willcocks, Bell 1995; Jack, Long 1996; Stankova i in. 2002; Zeide 2004]. Jakkolwiek z praktyki leśnej wiadomo, iż osiągnięcie przez drzewostan maksymalnego przyrostu uzależnione jest w głównej mierze od jego optymalnego zagęszczenia, to jego optymalizacja w konkretnych warunkach przyrodniczych wciąż budzi wiele kontrowersji, co może częściowo wynikać ze zróżnicowanych miar zagęszczenia przyjmowanych przez badaczy [Czarnowski 1947, 1952, 1961; Bruchwald 1988; Zeide 2004]. W definiowaniu zagęszczenia drzewostanów stosuje się różnego rodzaju wskaźniki (np.: Martin, Ek [1984]; Payandeh, Ek [1986]; Biging, Dobbertin [1995]; Ledermann, Stage [2001]; Zeide [2005]). Do najpowszechniejszych należą: (a) liczba drzew na jednostkę powierzchni drzewostanu; (b) sumaryczne pole powierzchni przekroju pierścicowego drzew przypadające na jednostkę powierzchni drzewostanu; (c) średnia odległość między drzewami wyrażona jako procent średniej wysokości drzew, (d) miąższość drzewostanu, (e) zwarcie koron drzew i (f) powierzchnia listowia na jednostkę powierzchni drzewostanu.

Wyniki wieloletnich badań dotyczących hodowli ważnych gospodarczo gatunków drzew w zróżnicowanych zagęszczeniach pozwoliły na ustalenie wielu istotnych elementów związanych z rozwojem drzewostanów i agrotechniką ich zakładania [Ceitel 1981, 1987, 1989; Burzyński, Zajączkowski 1985; Salminen, Varmola 1993; Mäkinen 1999]. Jednocześnie zadziwiająco skąpe są wiadomości na temat interakcji między zagęszczeniem a produkcją i alokacją biomasy, ekologią oraz odpornością drzew na działanie czynników biotycznych i abiotycznych. Prawie cała dotychczasowa wiedza dotycząca wpływu zagęszczenia na procesy ekologiczne jest wyrywkowa i opiera się głównie na porównaniach i obserwacjach przeprowadzonych w różnych miejscach i warunkach siedliskowych, w których bliżej nieokreślone oddziaływanie wielu czynników, w tym klimatycznych, glebowych i wieku drzewostanu utrudnia lub nawet uniemożliwia wykonanie miarodajnych porównań i wyciągnięcie syntetycznych uogólnień. Ze względu na potencjalne znaczenie interakcji między zagęszczeniem drzew i elementami globalnych zmian klimatycznych [Kellomäki, Väisänen 1995; Beuker i in. 1996], zwrócenie uwagi na ekologiczne skutki zakładania upraw i prowadzenia drzewostanów w różnym zagęszczeniu jest zagadnieniem szczególnie ważnym i wymagającym ukierunkowanych obserwacji i eksperymentów.

Analiza danych literaturowych (m.in. następujące bazy danych, obejmujące prace opublikowane od 1939 roku: TreeCD=Forestry Abstracts, Agris, Agricola, CAB Abstracts i baza danych Instytutu Badawczego Leśnictwa) wskazała na istnienie około 2000 publikacji dotyczących zagęszczenia drzewostanów różnych gatunków drzew, w tym zaledwie 180 prac dotyczących sosny zwyczajnej – najpospolitszego gatunku lasotwórczego w Polsce i Eurazji (tab.). Zestawienie to wskazuje na prawie całkowity brak prac, które byłyby poświęcone poznaniu mechanizmów wpływających na zróżnicowanie drzewostanów w zależności od ich zagęszczenia oraz ocenie jego ekologicznych konsekwencji.

W rozwoju każdego drzewostanu można wyróżnić dwie fazy. Pierwsza, stosunkowo krótka, obejmuje okres od posadzenia sadzonek (lub wysiewu nasion) w uprawie do momentu zwarcia koron, druga natomiast obejmuje znacznie dłuższy okres, rozpoczynający się w momencie zwarcia

Tabela.

Zestawienie tematyki prac dotyczących sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris*) i zagęszczenia drzewostanów, opublikowanych od 1939 roku (ze względu na wielołątkowość niektórych prac, liczba publikacji nie sumuje się do 180)

Papers on the effects of stand density on Scots pine (*Pinus sylvestris*) published since 1939 (some papers covered a number of topics, thus they do not sum to 180)

Cechy	Liczba prac
Biometria, zapas, przeżywalność	115
Cechy morfologiczne lub anatomiczne (głównie morfologia pędów i anatomia drewna)	26
Jakość drewna i/lub pulpy	23
Rachunek ekonomiczny	14
Biomasa i/lub jej alokacja	9
Uszkodzenia wywołane przez czynniki biotyczne	6
Uszkodzenia wywołane przez czynniki abiotyczne	5
Chemizm igieł	3
Różnorodność gatunkowa roślin runa i/lub ich biomasa	3
Oddziaływanie na glebę (prace dotyczą wilgotności i/lub temperatury podłoża)	3
Ekofizjologia	2
Mikroklimat (temperatura i wilgotność powietrza)	2

koron drzew i trwający przez cały okres ich życia w drzewostanie. Jest sprawą oczywistą, że uprawy zakładane w większych zagęszczeniach początkowych zwierają się szybciej, przy czym nie bez znaczenia dla okresu zwierania się koron drzew są warunki siedliskowe oraz rozmieszczenie drzew w uprawie (więźba).

Wpływ zagęszczenia na wzrost i rozwój siewek na etapie produkcji szkółkarskiej był wielokrotnie badany. Na przykład badania Chmielewskiego i in. [1966] dowiodły, że wzrost zagęszczenia siewek sosny w szkółce prowadzi do zmniejszenia masy ich części nadziemnej, łącznej długości pędów bocznych, grubości siewek w szyjce korzeniowej oraz masy ich systemów korzeniowych. Także Jonsson i in. [2000], badając rozwój siewek *Pinus sylvestris* wzrastających w dwóch zagęszczeniach (48 i 192 szt./m² powierzchni gleby), wykazali, że trzyletnie siewki rosnące w mniejszym zagęszczeniu były większe niż siewki rosnące w większym zagęszczeniu. Przy mniejszym zagęszczeniu siewek ich wysokość po trzecim sezonie wzrostu była większa o 14%, średnica u podstawy szyjki korzeniowej o 52%, świeża masa nadziemnej części siewek o 161%, natomiast łączna sucha masa igieł i pędów bocznych o 115%. Podobne rezultaty odnotowali dla *Pseudotsuga menziesii* El-Kassaby i Park [1993]. Badania Wennströma i in. [2001], prowadzone na siewkach sosny w szkółce leśnej oraz uprawach założonych siewem w różnych zagęszczeniach (4×4 cm, 8×8 cm i 12×12 cm), wykazały, że zmniejszenie zagęszczenia siewek (dziewięciokrotny wzrost powierzchni przypadającej na jedną sadzonkę) zwiększał ich średnią wysokość, średnicę szyjki korzeniowej, miąższość (objętość) oraz liczbę pąków szczytowych. Ponadto, w przypadku analizowania parametrów morfologicznych największych siewek, tzn. najwyższych, najgrubszych oraz o największej miąższości, wpływ zagęszczenia na badane parametry wzrostu i rozwoju siewek był mniejszy niż w przypadku analizy wszystkich siewek w doświadczeniu. Może to świadczyć o tym, że reakcja siewek na wzrost ich zagęszczenia jest u niektórych gatunków zależna od tempa ich wzrostu.

W pierwszym okresie życia drzewostanu (faza uprawy do czasu zwarcia się koron) zarówno śmiertelność drzewek [Salminen, Varmola 1993; Malinauskas 1999], jak i ich wzrost w uprawie nie zależy od zagęszczenia początkowego drzew [Long, Smith 1984; Ozolinčius i in. 1996].

Na przykład Scott i in. [1998] wykazali większą dynamikę wzrostu pierśnic i wysokości sześciolletnich dąglezji w większych zagęszczeniach (od 300 do 2960 drzew/ha). Może to wskazywać na stymulujący wpływ na procesy wzrostowe większego zagęszczenia, redukujący wpływ mniejszego zagęszczenia bądź jednocześnie występowanie obu procesów. Zdaniem Lannera [1985] przed osiągnięciem zwarcia koron, kiedy nie stwierdza się konkurencji między drzewami o światło, priorytetową pozycję zajmuje przyrost grubość, a nie na wysokość. Również badania Woodruffa i in. [2002] wskazują na pozytywny wpływ wzrastającego zagęszczenia drzew w drzewostanie dąglezjowym na wysokości i pierśnice drzew we wczesnej fazie rozwoju uprawy, jednakże z biegiem czasu relacje te mogą ulec odwróceniu. Autorzy ci nie stwierdzili różnic w zawartości trwałych izotopów węgla (C12/C13) w celulozie drewna drzew rosnących w różnym zagęszczeniu, co sugeruje, że różnice we wzroście prawdopodobnie nie były spowodowane mechanizmami działającymi poprzez zmianę warunków hydrologicznych. Woodruff i in. [2002] oraz Scott i in. [1998] są zdania, że korzystny wpływ większego zagęszczenia we wczesnej fazie wzrostu wynikać może m.in. z większego prawdopodobieństwa posadzenia sadzonki w bardziej sprzyjających mikrosiedliskach, poprawy warunków mikroklimatycznych, wcześniejszego zwarcia koron, a tym samym ograniczenia międzygatunkowej konkurencji o składniki pokarmowe i wodę bądź też ze zwiększonego stopnia zmikoryzowania korzeni drobnych.

Z badań prowadzonych przez Szymańskiego [1963] w celu określenia dynamiki rozwoju dwóch niepielęgnowanych młodników sosnowych, posadzonych w zagęszczeniu 16 667 (1,20×0,50 m) i 30 303 (1,0×0,33 m) sadzonek/ha, wynika, że więźba początkowa upraw wywiera istotny wpływ na kształtowanie się struktury wewnętrznej młodników – w gęstszym młodniku stwierdzono większe zróżnicowanie wysokości i grubości strzał, a także wyraźniej wykształconą i liczniej reprezentowaną warstwę dolną drzewostanu. Proces naturalnego wydzielania się drzew wykazał w obu młodnikach jednakowy przebieg o charakterze falowym, różniący się zasadniczo tylko mniejszym nasileniem ilościowym w młodniku o rzadszej więźbie. Na falowy charakter tego procesu zwracał również uwagę Malinauskas [1999]. Należy jednak podkreślić, że znaczenie procesu wydzielania się drzew w kształtowaniu organizacji przestrzennej drzewostanu wciąż nie jest do końca rozpoznane i wymaga dalszych badań [Szwagrzyk 1992]. Szymański [1964] zaobserwował także wyższy procent awansów i spadków, a niższy procent wydzieleni drzew w młodniku sosnowym rosnącym w luźniejszej więźbie. Jednocześnie w gęstszej więźbie odnotował on istnienie większej liczby drzew o równomiernym wzroście, utrzymujących się przez dłuższy czas w tej samej pozycji biosocjalnej wyrażonej klasą Krafta.

Stosunkowo słabo poznana jest dynamika i przebieg procesu przemieszczania się drzew w poszczególnych fazach rozwojowych drzewostanu w zależności od zagęszczenia początkowego, gatunku i warunków siedliskowych [Ceitel 1999a]. Na przykład Szymański [1970] podaje, że znaczne zagęszczenie drzew w młodocianym okresie życia drzewostanu prowadzi do znacznych różnic w zależności między pierśnicą a wysokością drzew. W drzewostanach gęstych przeważają drzewa bardzo smukłe i wiotkie, o wąskich i wysoko osadzonych koronach, prowadzące do ilościowej dominacji drzew należących do III klasy Krafta. Ceitel i Szmyt [2000] nie stwierdzili jednak wyraźnych różnic w strukturze biosocjalnej siedemnastoletnich niepielęgnowanych drzewostanów dębowych (*Quercus robur*, *Q. petraea*) o zagęszczeniach początkowych w granicach od 2 500 do 16 600 drzew/ha. Wspomniany brak różnic może wynikać z wolniejszego wzrostu drzew rosnących w większym zagęszczeniu, objawiającego się wyraźniej w odniesieniu do wzrostu pierśnicy niż wysokości drzew [Lanner 1985; Malinauskas 1999].

Badania Nilssona [1994], przeprowadzone w ponadtrzydziestoletnich drzewostanach świerkowych (*Picea abies*), wykazały wpływ zagęszczenia początkowego na redukcję przyrostu

pierśnicy i wysokości drzew w najgęstszych drzewostanach, jednak autor nie stwierdził przy tym wpływu zagęszczenia na stosunek wysokości do pierśnicy. Zdaniem Nilssona [1994] różnice te nie wynikają z konkurencji o światło (drzewostany nie osiągnęły zwarcia), a raczej z ograniczonego dostępu składników pokarmowych i wody. Badania te wykazały również, iż redukcja wzrostu pierśnicy i wysokości drzew w najgęstszych drzewostanach dotyczy także 100 najwyższych drzew. Badania szeregu autorów dowiodły jednak, że zagęszczenie początkowe wywiera mniejszy wpływ na pierśnicę i wysokość najgrubszych drzew w drzewostanie w porównaniu do wartości średnich dla wszystkich drzew [Smalley 1985; Johansson 1992; Spellmann, Nagel 1992; Salminen, Varmola 1993; Niemistö 1995a, b; Malinauskas 1999]. Szereg doniesień wskazuje jednak na to, że zagęszczenie drzewostanów nie ma większego wpływu na wysokość drzew dominujących (np.: Malimbwi i in. [1992]; MacFarlane i in. [2000]). Generalnie można więc przyjąć, że w jakimś czasie po zwarciu struktura grubościowa drzewostanów staje się silnie związana z ich zagęszczeniem [por. Oker-Blom i in. 1988; Laasasenaho, Koivuniemi 1990].

W związku z tym, że drzewostany o tym samym zagęszczeniu mogą się różnić więźbą, można założyć, że również regularność rozmieszczenia drzew w drzewostanie może mieć wpływ na procesy wzrostowe. Wyniki obserwacji są jednak bardzo zróżnicowane. Dla przykładu Sharma i in. [2002] wykazali brak wpływu regularności więźby (przy tym samym stoisku początkowym) w szesnastoletnich drzewostanach *Pinus taeda* na śmiertelność drzew, ich pierśnicę i wysokość, miąższość oraz sumaryczne pole powierzchni przekroju pierśnicowego. Tej opinii nie potwierdzają jednak inni badacze [DeBell, Harrington 2002].

Wraz ze wzrostem rozmiarów drzew w drzewostanie wzrasta konkurencja o zasoby i jest ona tym większa, w im większym zagęszczeniu rosną drzewa. Jack i Long [1996] twierdzą, iż istnieje określony zakres możliwych zależności pomiędzy średnimi rozmiarami drzew w drzewostanie a zagęszczeniem drzewostanu, który jest specyficzny dla gatunku – średnie rozmiary drzewa wzrastają do pewnej granicy, powyżej której obserwuje się spadek liczebności osobników. Konkurencja między drzewami w drzewostanie może być zarówno symetryczna, kiedy współzawodnictwo między osobnikami jest jednakowe lub proporcjonalne do ich rozmiarów, jak i asymetryczna, kiedy to duże drzewa hamują wzrost mniejszych drzew silniej. Końcowy efekt tych oddziaływań może być większy niż spodziewany w związku z ich większymi względnymi rozmiarami [Weiner, Thomas 1986; Weiner 1990]. Konkurencja asymetryczna może być wynikiem konkurencji o światło pomiędzy osobnikami dominującymi (górującymi) i opanowanymi [Ford 1975; Cannell i in. 1984], natomiast konkurencja symetryczna może wynikać ze wzmożonego współzawodnictwa o wodę i składniki pokarmowe [Weiner, Thomas 1986; Firbank, Watkinson 1987; Weiner 1990; Wichmann 2001].

Znajomość procesu pionowego przemieszczania się drzew w drzewostanie ułatwia prowadzenie zabiegów pielęgnacyjnych (czyszczenia, trzebieże i podkrzesywanie drzew) [Puchalski 1959; Puchalski, Marek 1961; Ceitel 1993, 1999b]. Ceitel [1981, 1985] odnotował, że drzewka wyrosłe w uprawach sosnowych założonych w mniejszym zagęszczeniu cechują się większą intensywnością wykształcania i liczebnością pędów proleptycznych, co może prowadzić do ich zwiększonej deformacji morfologicznej, a w konsekwencji utrudniać selekcję w przyszłych zabiegach pielęgnacyjnych [Szczerbiński, Szymański 1957a, b]. Ceitel [1987] stwierdził również, że zagęszczenie początkowe drzewostanów sosnowych nie wpływa na średnią liczbę gałęzi wykształcanych w okółku, lecz jedynie na tempo ich obumierania, natomiast proces obumierania okółków po osiągnięciu zwarcia przebiega znacznie szybciej w młodnikach założonych w większym zagęszczeniu. W niższych warstwach korony mamy do czynienia z ocienianiem pędów i igieł przez młodsze, wyżej położone gałęzie tego samego drzewa oraz przez sąsiednie drzewa,

co wpływa na obniżenie przyrostu gałęzi w niższych położeniach w koronie [Ilonen i in. 1979; Kellomäki, Oker-Blom 1983]. Uzyskane przez Puchalskiego [1964], Burzyńskiego i Zajączkowskiego [1983, 1985], Ceitla [1987], Gila [1999] oraz wielu innych autorów wyniki wskazują na to, że rozluźnienie więzby prowadzi do zwiększenia grubości gałęzi – zależność ta widoczna jest zarówno w fazie uprawy, jak i młodnika i tyczkowiny [Mäkinen 1996, 1999; Struck, Dohrenbusch 2000; Hein i in. 2007]. Na przykład w doświadczeniu więzbowym z *Pinus taeda* Baldwin i in. [2000] odnotowali istotny wpływ zagęszczenia początkowego drzewostanów na maksymalną grubość gałęzi, ale nie na ich liczbę, średnią średnicę oraz średnią i maksymalną długość. Wpływ zagęszczenia na średnicę gałęzi jest bardziej widoczny w niższych partiach koron drzew [Mäkinen, Hein 2006].

W związku z tym, iż redukcja średnicy gałęzi wraz ze wzrostem zagęszczenia drzewostanu wynika głównie z wcześniejszego zakończenia ich przyrostu na grubość oraz skrócenia długości ich życia [Mäkinen 1999], ma to wyraźne konsekwencje w wielkości powstających sęków po obumarłych gałęziach [Ballard, Long 1988; Moberg 1999].

Powszechnie przyjmuje się, że zwieranie się koron drzew jest kompromisem pomiędzy dwoma przeciwstawnymi procesami – rozrostem koron na szerokość, co powoduje ich zwieranie się, oraz śmiertelnością drzew, która oddala ten proces [Zeide 1991]. Wykazano, że wiek koron (liczba żywych okółków) drzew *Pinus sylvestris* obniża się wraz ze wzrostem zagęszczenia drzew w drzewostanach w tym samym wieku [Kellomäki 1986]. Co więcej, w luźniejszych drzewostanach stwierdzono więcej gałęzi w przeliczeniu na jednostkę powierzchni drzewostanu, ale mniejszą gęstość gałęzi w przeliczeniu na długość korony drzewa [Kellomäki 1986]. Dowiedziono również, że tempo pojawiania się nowych gałęzi nie zależy od zagęszczenia drzewostanu, natomiast wraz z jego wzrostem maleje średnica korony i powierzchnia jej rzutu [Kellomäki, Tuimala 1981]. Badania Johanssona [1992], Niemistö [1995a, b], Kairiukštisa i Malinauskasa [2001] oraz Ilomäki i innych [2003] wykazały, że wraz ze wzrostem zagęszczenia wzrasta wysokość osadzenia korony, maleje natomiast jej długość. Średnia wysokość strefy martwych gałęzi u świerka (*Picea abies*), sosny (*Pinus sylvestris*) i dębów (*Quercus robur* i *Q. petraea*) zależna jest od pozycji biosocjalnej drzewa, nie jest natomiast wyraźnie zależna od zagęszczenia początkowego [Ceitel 1999a; Ceitel, Szmyt 2000].

Rozmiary koron drzew mają szczególnie duże znaczenie dla wzrostu drzew i ich szansy przeżycia [Krajceck i in. 1961]. W praktyce hodowlanej wielkość koron (np. określona jako stosunek długości korony do wysokości drzewa) jest jednym z kryteriów pozwalających na określenie terminu rozpoczęcia trzebieży. Wskaźnik ten jest także przydatny w ocenie reakcji wzrostowej drzewa na zabiegi pielęgnacyjne [Jaworski 2004]. Zagęszczenie drzewostanu ma także wyraźny wpływ na stosunek długości korony do wysokości drzewa. Trzebieże zmieniają zagęszczenie drzewostanu, co wywiera silny wpływ na rozwój koron drzew, jednakże w pierwszych latach po wykonaniu trzebieży na stosunek długości korony i wysokości drzewa wpływ wywiera nie tylko aktualne zagęszczenie drzewostanu, ale i zagęszczenie sprzed zabiegu [Kramer 1966; Short, Burkhardt 1992]. Dean i Baldwin [1996] dowiedli, że kiedy długość koron drzew i stosunek długości korony do wysokości drzewa przestaje zależeć od zagęszczenia drzewostanu, wówczas wzrost drzew i drzewostanu przestaje również zależeć od zagęszczenia.

Reakcja drzew na rozluźnienie warstwy koron (trzebieże) przebiega wolniej na siedliskach ubogich w porównaniu do siedlisk żyzniejszych, gdzie przyrost wysokości jest gwałtowniejszy. Podobnie zoptymalizowanie wykorzystania wolnych przestrzeni w koronach drzew po wykonaniu trzebieży w drzewostanach starszych zajmuje więcej czasu niż w przypadku intensywnie wzrastających drzewostanów w młodszym wieku [Hynynen 1995]. Reakcja drzew na redukcję zagęszczenia może być jednak różna w zależności od gatunku [Plauborg 2004].

Wpływ interakcji między zagęszczeniem drzewostanów a środowiskiem na dynamikę wzrostu i rozwoju drzew jest wyjątkowo słabo rozpoznany. Cennych wyników dostarczyli w tym zakresie Burzyński i Zajączkowski [1985], którzy badając wpływ więzby początkowej na wzrost sosny zwyczajnej w fazie uprawy do 10 roku życia w różnych typach siedliskowych lasu (Bs, Bśw, BMśw, LMśw), wykazali, że średnia wysokość „drzewostanu panującego” upraw rosnących na siedliskach żyzniejszych niż bór suchy (Bs) maleje wraz ze zwiększaniem się inicyjalnej powierzchni wzrostu. Jednocześnie odnotowano, że średnia pierśnica drzew w uprawie jest na ogół słabo związana z wielkością wyjściowej powierzchni wzrostu (stoiska). Ponadto autorzy ci dowiedli, że średnia szerokość koron jest proporcjonalna do rozmiaru stoiska niezależnie od warunków siedliskowych, natomiast średnia grubość gałęzi jest istotnie związana nie tylko z zagęszczeniem początkowym uprawy, ale i warunkami siedliskowymi. Generalnie, wraz z rozluźnianiem więzby oraz poprawą warunków siedliskowych wzrasta średnia ich grubość. Ponadto wraz z rozluźnieniem zagęszczenia drzew intensywność obumierania gałęzi maleje, jednakże słabszy związek stwierdzono w uprawach rosnących na siedlisku boru suchego. Burzyński i Zajączkowski [1985] odwrócili radykalnie poglądy zawarte w Zasadach Hodowli Lasu, dotychczas uważano bowiem, że liczba sadzonek na jednostce powierzchni powinna się zwiększać wraz z pogarszaniem się warunków siedliskowych. Uzupełnieniem tych badań są wyniki przedstawione przez Malinauskasa [1999], który stwierdził, że wraz z poprawą warunków siedliskowych wzrasta średnia liczba gałęzi w okółku w drzewostanach sosnowych, obniża się natomiast liczba gałęzi w przeliczeniu na metr bieżący strzały.

Przedstawione dane literaturowe wskazują, że skutki podjętej decyzji o zagęszczeniu początkowym drzewostanu pozostają widoczne przez wiele lat od założenia uprawy. Zmiany struktury pionowej i poziomej drzewostanu pod wpływem zagęszczenia mogą prowadzić do modyfikacji kierunków alokacji biomasy do poszczególnych organów drzew, a tym samym odgrywać istotną rolę w produktywności drzewostanu. Poza tym wyraźny wpływ zagęszczenia drzewostanu na rozmiary gałęzi i tempo ich obumierania może mieć także duże znaczenie dla pielęgnacji i możliwości selekcji drzew, a tym samym odgrywać istotną rolę w produkcji surowca drzewnego o pożądanej jakości technicznej. Wykazany wpływ zagęszczenia drzewostanu na parametry biometryczne drzew pozwala wysnuć przypuszczenie o istotnych implikacjach tych zmian dla ekologii ekosystemów leśnych.

Literatura

- Baker F. S. 1950. Principles of silviculture. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York-Toronto-London.
- 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.
- Beuker E., Kolstrom M., Kellomaki S., Korpilahti E. 1996. Changes in wood production of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* under a warmer climate: comparison of field measurements and results of a mathematical model. *Silva Fennica* 30: 239-246.
- Biging G. S., Dobbertin M. 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. *Forest Science* 41(2): 360-377.
- Bruchwald A. 1988. Przyrodnicze podstawy budowy modeli wzrostu. *Sylwan* 132 (11/12): 1-10.
- Burzyński G., Zajączkowski J. 1983. Wpływ więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w uprawie do dziesięciu lat. *Prace IBL* 625: 101-122.
- Burzyński G., Zajączkowski J. 1985. Wpływ różnej więzby początkowej na wzrost sosny pospolitej w fazie uprawy do 10 roku życia. *Sylwan* 129 (5): 11-20.
- Cannell M. G. R., Rothery P., Ford E. D. 1984. Competition within stands of *Picea sitchensis* and *Pinus contorta*. *Annals of Botany* 53: 349-362.

- Ceitel J. 1981. Wpływ więźby upraw na powstawanie pędów proleptycznych u sosny (*Pinus sylvestris* L.). Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu 132: 17-29.
- Ceitel J. 1985. Zmiany mikroklimatu przygruntowej warstwy powietrza oraz morfologii drzew ze wzrostem upraw sosnowych założonych w różnych więźbach początkowych. Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu 160: 13-30.
- Ceitel J. 1987. Wpływ więźby początkowej upraw sosnowych na proces naturalnego oczyszczania się drzew. PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych 64: 9-16.
- Ceitel J. 1989. Badania nad więźbą upraw leśnych i upraw plantacyjnych. Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu 204: 89-94.
- Ceitel J. 1993. Procesy rozwojowe w młodocianym okresie drzewostanów sosnowych a podkrzesywanie drzew. Przegląd Leśniczy 12: 7-8.
- Ceitel J. 1995. Współczesne poglądy na więźbę sadzenia upraw leśnych w niektórych krajach Europy. Przegląd Leśniczy 4: 10-13.
- Ceitel J. 1999a. Badania procesów rozwojowych zachodzących w drzewostanach – znaczenie dla odnowienia i pielęgnowania. 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. 22-28.
- Ceitel J. 1999b. Wybór drzewostanów i drzew do podkrzesywania. W: Gieffing D. F. Podkrzesywanie drzew w lesie. Wydawnictwo Akademii Rolniczej im. A. Cieszkowskiego w Poznaniu. 77-90.
- Ceitel J., Szmyt J. 2000. Initial spacing and morphology of oak trees (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* [Matt.] Liebl.) in unintended oak saplings at the age of 17 years. Glasnik za šumske pokuse 37: 107-121.
- Chmielewski W., Janson L., Kocięcki S. 1966. Wpływ zagęszczenia siewek sosny pospolitej na ich rozwój. Prace IBL 308-310: 131-141.
- Czarnowski M. 1947. Kwadrat wysokości drzew jako wskaźnik ich normalnej więźby w drzewostanie. Roczniki Nauk Rolniczych i Leśnych. Poznań. 44: 244-266.
- Czarnowski M. 1952. Teoria dynamiki wewnętrznej zbiorowisk drzewiastych. PWRiL. Warszawa.
- Czarnowski M. S. 1961. Dynamics of even-aged forest stands. Louisiana State University Press. Baton Rouge.
- Dean T. J., Baldwin Jr. V. C. 1996. Growth in loblolly pine plantations as a function of stand density and canopy properties. Forest Ecology and Management 82: 49-58.
- DeBell D. S., Harrington C. A. 2002. Density and rectangularity of planting influence 20-year growth and development of red alder. Canadian Journal of Forest Research 32: 1244-1253.
- El-Kassaby Y. A., Park Y. S. 1993. Genetic variation and correlation in growth, biomass, and phenology of Douglas-fir diallel progeny at different spacings. Silvae Genetica 42 (6): 289-297.
- Firbank L. G., Watkinson A. R. 1987. On the analysis of competition at the level of the individual plant. Oecologia 71: 308-317.
- Ford E. D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. Journal of Ecology 63: 311-333.
- 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. 247-255.
- Hein S., Makinen H., Yue C. F., Kohnle U. 2007. Modelling branch characteristics of Norway spruce from wide spacings in Germany. Forest Ecology and Management 242: 155-164.
- Hynynen J. 1995. Predicting tree crown ratio for unthinned and thinned Scots pine stands. Canadian Journal of Forest Research 25: 57-62.
- Ilomäki 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. 1996. Linkages between silviculture and ecology: an analysis of density management diagrams. Forest Ecology and Management 86: 205-220.
- Jaworski A. 1990. Hodowla lasu. Rębnie. Zasady projektowania upraw. Akademia Rolnicza im. H. Kołłątaja w Krakowie. Kraków.
- Jaworski A. 2004. Podstawy przyrostowe i ekologiczne odnawiania oraz pielęgnacji drzewostanów. PWRiL. Warszawa.
- 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.
- Jonsson A., Eriksson G., Ye Z.-H., Yeh F. C. 2000. A retrospective early test of *Pinus sylvestris* seedlings grown at wide and dense spacing. Canadian Journal of Forest Research 30: 1443-1452.
- Kairiukštis L., Malinauskas A. 2001. The influence of the initial density on spruce (*Picea abies* Karsten.) wood quality. Baltic Forestry 7: 8-17.
- Kellomäki S. 1986. A model for the relationship between branch number and biomass in *Pinus sylvestris* crowns and the effect of crown shape and stand density on branch and stem biomass. Scandinavian Journal of Forest Research 1 (4): 455-472.

- 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.
- Krajciek T. E., Brinkman K. A., Gringrich S. F. 1961. Crown competition – a measure of density. *Forest Science* 7 (1): 35-42.
- Kramer H. 1966. Crown development in conifer stands in Scotland as influenced by initial spacing and subsequent thinning treatment. *Forestry* 39: 40-58.
- Laasasenaho J., Koivuniemi J. 1990. Dependence of some stand characteristics on stand density. *Tree Physiology* 7: 183-187.
- Lanner R. M. 1985. On the insensitivity of height growth to spacing. *Forest Ecology and Management* 13: 143-148.
- Ledermann T., Stage A. R. 2001. Effects of competitor spacing in individual-tree indices of competition. *Canadian Journal of Forest Science* 31: 2143-2150.
- 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.
- MacFarlane D. W., Green E. J., Burkhart H. E. 2000. Population density influences assessment and application of site index. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1472-1475.
- 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.
- Malimbwi R. E., Persson A., Iddi S., Chamshama S. A. O., Mwihomeke S. I. 1992. Effects of spacing on yield and some wood properties of *Pinus patula* at Rongai, northern Tanzania. *Forest Ecology and Management* 53: 297-306.
- 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.
- Martin G. L., Ek A. R. 1984. A comparison of competition measures and growth models for predicting plantation red pine diameter and height growth. *Forest Science* 30: 731-743.
- Moberg L. 1999. Variation in knot size of *Pinus sylvestris* in two initial spacing trials. *Silva Fennica* 33 (2): 131-144.
- 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.
- Ogiewski W., Popowa N. 1957. Szkółki i uprawy leśne. PWRiL, Warszawa.
- Oker-Blom P., Kellomäki S., Valtonen E., Väisänen H. 1988. Structural development of *Pinus sylvestris* stands with varying initial density: a simulation model. *Scandinavian Journal of Forest Research* 3: 185-200.
- 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.
- Payandeh B., Ek A. R. 1986. Distance methods and density estimators. *Canadian Journal of Forest Research* 16: 918-924.
- Persson A. 1994. How genotype and silviculture interact in forming timber properties. *Silva Fennica* 28 (4): 275-282.
- Plauborg K. U. 2004. Analysis of radial growth responses to changes in stand density for four tree species. *Forest Ecology and Management* 188: 65-75.
- Puchalski T. 1959. Pionowe przemieszczanie się drzew w młodniku świerkowym. *Roczniki WSR w Poznaniu* 10: 79-98.
- Puchalski T. 1964. Ugałęzienie drzew w równowiekowych młodnikach sosnowych powstałych z sadzenia i siewu. *Roczniki WSR w Poznaniu* 23: 137-145.
- Puchalski T., Marek A. 1961. Pionowe przemieszczanie się drzew w młodniku sosnowym. *Roczniki WSR w Poznaniu* 10: 75-88.
- Salminen H., Varmola H. 1993. Influence of initial spacing and planting design on the development on young Scots pine (*Pinus sylvestris*) stands. *Silva Fennica* 27 (1): 21-28.
- 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.
- Sharma M., Burkhart H. E., Amateis R. L. 2002. Spacing rectangularity effect on the growth of loblolly pine plantations. *Canadian Journal of Forest Research* 32: 1451-1459.

- Short III E. A., Burkhardt H. E. 1992. Predicting crown-height increment for thinned and unthinned loblolly pine plantations. *Forest Science* 38: 594-610.
- Smalley G. 1985. Growth of 20-year Virginia pine planted at three spacings in Tennessee. *Southern Journal of Applied Forestry* 9: 32-37.
- Sokołowski S. 1912. *Hodowla lasu*. Jakubowski i Sp. Lwów.
- Spellman H., Nagel J. 1992. Auswertung des Nelder-pflanzverbandsversuches mit kiefer im Forstamt Walsrode. *Allgemeine Forst und Jagdzeitung* 163 (11-12): 221-229.
- Stankova T., Shibuya M., Hagihara A. 2002. A method for density control of forest plantations. *Forest Science* 2: 27-38.
- 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.
- Szczerbiński W., Szymański S. 1957a. Badania nad nieprawidłowościami w budowie morfologicznej młodej sosny pospolitej (*Pinus sylvestris* L.). PTPN, Prace Komisji Nauk Rolniczych i Komisji Nauk Leśnych 4 (2): 1-66.
- Szczerbiński W., Szymański S. 1957b. Proleptyczne i syleptyczne pędy młodej sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.). *Rocznik Sekcji Dendrologicznej PTB* 12: 421-431.
- Szwagrzyk J. 1992. Small-scale spatial patterns of trees in a mixed *Pinus sylvestris-Fagus sylvatica* forest. *Forest Ecology and Management* 51: 301-315.
- 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. *Sylvan* 108 (1): 15-31.
- 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.
- Szymański S. 2000. *Ekologiczne podstawy hodowli lasu*. PWRiL. Warszawa.
- Toumey J. W., Korstian C. F. 1942. *Seeding and planting in the practice of forestry*. John Wiley & Sons, Inc. New York.
- Tyszkiewicz S., Obmiński Z. 1963. *Hodowla i uprawa lasu*. PWRiL. Warszawa.
- Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution* 5: 360-364.
- Weiner J., Thomas S. C. 1986. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos* 47: 211-222.
- Wennström U., Bergsten U., Nilsson J.-E. 2001. Early seedling growth of *Pinus sylvestris* after sowing with mixture of stand and orchard seed in dense spacings. *Canadian Journal of Forest Research* 31: 1184-1194.
- Willcocks A. J., Bell W. 1995. How initial forest plantation density affects future stand growth. *Northeast Science & Technology*. NEST Technical Note TN-008. s. 16.
- 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.
- Zeide B. 1991. Self-thinning and stand density. *Forest Science* 37 (2): 517-523.
- Zeide B. 2004. Optimal stand density: a solution. *Canadian Journal of Forest Research* 34: 846-854.
- Zeide B. 2005. How to measure stand density. *Trees* 19: 1-14.

SUMMARY

Ecological consequences of silviculture at variable stand densities.

I. Stand growth and development

The choice of initial stand density (number of tree seedlings per area) and tree spacing (seedling arrangement in and between rows) is one of the most important decisions taken before planting a forest stand of any species. This decision depends on several factors, including the purpose of the stand, site conditions, species biology (and its ecotype), genotype, soil preparation, planting technique, expected risk due to abiotic and biotic factors, harvest age, and expected wood quality.

Review of many studies conducted on the most economically important tree species grown at variable stand densities allowed us to recognize the key processes connected with method of stand establishment and subsequent stand development. Despite interest in this topic, our knowledge of interactions among stand density and biomass allocation and accumu-

lation, forest ecology, and stand resistance to abiotic and biotic factors is still insufficient. Most results regarding the influence of stand density on ecological processes are incomplete 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 interpretations and conclusions provided by different researchers.

In the review we summarized existing data on the influence of stand density on tree biometry and stand growth and development trajectories over time. The data showed that stand density clearly modifies horizontal and vertical stand structure via changes of tree biometrical traits (DBH, height, crown width and length, crown ratio, tree slenderness, branch diameters and length). The changes may lead to modification of biomass allocation to particular tree organs and thus stand productivity. Moreover, the changes may play a crucial role in tree selection for further silviculture.