

ADAM ŚMIGIELSKI, JAROSŁAW SOCHA, ZBIGNIEW MACIEJEWSKI, MACIEJ PACH

Wpływ konkurencji na przyrost grubości drzew w wyżynnych lasach mieszanych o złożonej budowie

Effect of competition on the diameter growth of trees in mixed upland forests with complex structure

ABSTRACT

Śmigielski A., Socha J., Maciejewski Z., Pach M. 2017. Wpływ konkurencji na przyrost grubości drzew w wyżynnych lasach mieszanych o złożonej budowie. Sylwan 161 (5): 365-378.

The aim of this study was to assess the effect of competition on diameter growth of European beech (*Fagus sylvatica* L.), silver fir (*Abies alba* Mill.) and European hornbeam (*Carpinus betulus* L.) in forests with complex structure. For each tree we calculated set of 20 competition indexes in 4 variants for determining the scale of the competitors influence. The use of such a set of indices, allowed to describe accurately the competition between trees in the specific conditions for the particular tree species. Given species belong to the group of shade-tolerant trees. The species composition of the tree stands and their structure are the results of long-lasting natural processes, which is different than in the majority of Polish forests. The empirical material collected in the years 1993 and 2003 in four sample plots of 0.5 ha each located in natural stands of the Roztocze National Park in south-eastern Poland. The relationships between the competition and the growth were analysed using generalized additive models. This method allows to extend of the standard linear model, by taking into account non-linear function of each variable. One of the option of quantifying competition processes is the use of competition indices. The competition situation of an individual tree was described using distance-independ and distance-depend indices. Each of analysed species reacts differently on competition. Among the three analyzed species, the best competition index CI_{15} explained 48.3% of the variation diameter growth of European beech (tab. 2). The competition index CI_3 explained only 26.1% of the variation diameter growth of European hornbeam (tab. 2). It turned out to be the worst result for the described species. The competition index CI_{14} explained 31.1% of the variation diameter growth of silver fir (tab. 2). Additional use of DBH in the models, increased values of the coefficient of determination, and extended the possibilities to use the developed models.

KEY WORDS

competition indices, natural stands, Roztocze National Park

ADDRESSES

Adam Śmigielski ⁽¹⁾ – e-mail: adasmigielski@gmail.com

Jarosław Socha ⁽¹⁾ – e-mail: rsocha@cyf-kr.edu.pl

Zbigniew Maciejewski ⁽²⁾ – e-mail: zbigniewmaciejewski@wp.pl

Maciej Pach ⁽³⁾ – e-mail: rpach@cyf-kr.edu.pl

⁽¹⁾ Zakład Biometrii i Produkcyjności Lasu, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

⁽²⁾ Roztoczański Park Narodowy; ul. Plażowa 2, 22-470 Zwierzyniec

⁽³⁾ Zakład Szczegółowej Hodowli Lasu, Uniwersytet Rolniczy w Krakowie; al. 29 Listopada 46, 31-425 Kraków

Wstęp

Wzrost drzewa na danym siedlisku zależy od szeregu czynników: wieku, rozmiaru, mikrosiedliska, cech genetycznych i konkurencji [Burkhart, Tomé 2012]. Wzrost i konkurencja należą do najważniejszych procesów zachodzących w drzewostanie, które mają wpływ na kształtowanie się struktury przestrzennej. Pomiędzy nimi istnieje zależność dwukierunkowa: wzrost powoduje konkurencję i decyduje o jej intensywności, natomiast siła konkurencji wpływa na intensywność wzrostu [Bruchwald 1988]. Brak konkurencji jest rzadkim zjawiskiem, zachodzi ona zarówno w naturalnych, jak i sztucznych gęstych drzewostanach. Dotyczy to nadziemnej części drzew, a także systemów korzeniowych [Casper, Jackson 1997; Coates i in. 2009; Jaworski 2011a].

Konkurencja jest formą oddziaływania na siebie osobników wywołaną przez jednoczesne korzystanie z ograniczonych zasobów środowiska i prowadzi do zmniejszenia przyrostu, przeżywalności lub reprodukcji co najmniej jednego konkurenta [Burkhart, Tomé 2012]. Proces ten zachodzący między drzewami może być symetryczny (kiedy współzawodnictwo między osobnikami jest podobne lub proporcjonalne do ich rozmiarów) lub niesymetryczny (kiedy duże osobniki ograniczają wzrost mniejszych w większym stopniu) [Weiner 1990; Jagodziński, Oleksyn 2009]. W przypadku współzawodnictwa między różnymi gatunkami drzew mamy do czynienia z konkurencją międzygatunkową, zaś w drzewostanach jednogatunkowych z wewnątrzgatunkową [Bruchwald 1988]. Opisując rywalizację między drzewami, można potraktować każde drzewo indywidualnie, czyli określić wpływ konkurentów na danego osobnika, lub opisać współzawodnictwo w sposób ogólny na poziomie drzewostanu [Burkhart, Tomé 2012].

Liczne prace badawcze przedstawiają indeksy konkurencji dla indywidualnych drzew oraz opisują jej wpływ na przyrost [Martin, Ek 1984; Pukkala, Kolström 1987; Tomé, Burkhart 1989; Canham i in. 2004; Rivas i in. 2005; Stadt i in. 2007; Kiernan i in. 2009; Ledermann 2010; Contreras i in. 2011]. Większość miar konkurencji opisanych w literaturze podzielono na trzy grupy [Munro 1974]. Pierwsza z nich to indeksy przestrzennie zależne, które opierają się na informacji dotyczącej przestrzennego rozkładu drzew oraz bazują na parametrach pojedynczego drzewa. Informacje przestrzenne mogą być wykorzystane w konstrukcji indeksów zarówno jako współczynnik wagowy [Hegyí 1974], jak i do określania nakładania się strefy wpływów sąsiednich drzew [Bella 1971] lub potencjalnie dostępnej przestrzeni wzrostu [Alemdag 1978]. Drugą grupę stanowią indeksy przestrzennie niezależne, uwzględniające parametry pojedynczego drzewa, które nie wykorzystują informacji na temat położenia przestrzennego drzew [Burkhart, Tomé 2012]. Do trzeciej grupy należą wskaźniki przestrzennie niezależne, oparte na parametrach drzewostanu [Tomé, Burkhart 1989]. Ledermann [2010] wyróżnił jeszcze czwarty rodzaj wskaźników, które nazwał półprzestrzennymi – nie uwzględniają one odległości między drzewami, a ich wartości są obliczane na podstawie danych z powierzchni próbnych stosowanych w inwentaryzacji lasu.

Ideą podejścia przestrzennego było polepszenie predykcji – oczekiwano poprawy dopasowania modelu z wykorzystaniem tych wskaźników. Ocena indeksów przestrzennie zależnych dokonana przez Pukkale i Kolströma [1987] pokazała, że nawet połowa zmienności przyrostu drzew może być spowodowana wpływem konkurencji. Contreras i in. [2011] osiągnęli lepsze rezultaty przy wykorzystaniu indeksów bazujących na informacji o położeniu przestrzennym. Odmienne zdanie przedstawili Martin i Ek [1984], wskazując na dobre dopasowanie modeli z wykorzystaniem wskaźników przestrzennie niezależnych.

Porównanie wskaźników konkurencji pod względem możliwości przewidywania wzrostu przeprowadzili m.in. Rivas i in. [2005], oceniając podobnie oba typy indeksów. Wnioski te po-

twierdził Lederman [2010] na podstawie badań przeprowadzonych w Austrii. Stadt i in. [2007] opisali najlepszy współczynnik zaliczany do grupy przestrzennie zależnych. Wskazali też inne indeksy, zaliczane do przestrzennie niezależnych, które również są skuteczne w predykcji wzrostu.

Podstawę podziału indeksów konkurencji oparto o zakres danych. Brak informacji przestrzennej czyni indeksy mniej skomplikowanymi i pracochłonnymi, jeśli chodzi o zbieranie danych, a przez to bardziej przydatnymi w praktycznych zastosowaniach niż indeksy uwzględniające przestrzenne rozmieszczenie [Burkhart, Tomé 2012]. Badania, które przeprowadzili Biging i Dobbertin [1995] w drzewostanach iglastych północnej Karoliny, pokazują, że najlepsze indeksy wykorzystywały szczegółowe informacje dotyczące budowy drzew, a zwłaszcza korony.

Przedstawione prace pokazują złożoność problemu i można na ich podstawie stwierdzić, że trudno jednoznacznie ocenić dany wskaźnik czy daną grupę wskaźników. Dobór indeksu zależy od stanu lasu, siedliska, sposobu zagospodarowania i składu gatunkowego, ale również od celu badań. Gatunkami charakterystycznymi dla lasów wyżynnych o wysokim stopniu naturalności są jodła, buk i grab. Jodła i buk należą do głównych gatunków lasotwórczych o znaczeniu gospodarczym, natomiast grab ma istotny wpływ na glebę i mikroklimat jako gatunek pielęgnacyjny i biocenotyczny [Jaworski 2011b].

W pracy podjęto próbę określenia wpływu konkurencji na przyrost drzew w różnowiekowych mieszanych drzewostanach o złożonej budowie. Hipoteza badawcza zakładała, że wskaźniki najbardziej przydatne do oceny wpływu konkurencji na przyrost są specyficzne dla gatunków i zależą od skali, dla jakiej są obliczane. W celu weryfikacji hipotezy przeanalizowano wskaźniki konkurencji, które najlepiej wyjaśniają zmienność przyrostu grubości drzew. Poznanie wpływu konkurencji na przyrost może mieć istotne znaczenie z punktu widzenia optymalnej regulacji zagęszczenia zabiegami pielęgnacyjnymi, które mogą mieć różny charakter, nasilenie i sposób przeprowadzenia [Bruchwald 1988]. Indeksów konkurencji można użyć do modelowania wzrostu drzew, określenia dynamiki drzewostanów czy śmiertelności drzew.

Material i metody

Material badawczy zebrano na terenie Roztoczańskiego Parku Narodowego. Teren badań obejmuje obszar lasów reprezentujący dawną puszcze jodłowo-bukową. Specyfika położenia geograficznego oraz charakter lasów wyróżniają ten obszar ze względu na wysoki stopień naturalności oraz współwystępowanie większości gatunków drzew charakterystycznych dla lasów górskich, jak i niżowych. Przez region Roztocza przebiega granica zwartego zasięgu jodły, buka i świerka [Izdebski i in. 1992].

Obszar ten znajduje się w strefie przejściowej klimatu umiarkowanego. Średnia roczna temperatura powietrza waha się w przedziale 7,2-7,4°C. Najniższa średnia miesięczna temperatura jest odnotowywana w styczniu i wynosi -4,3°C, najwyższa przypada na lipiec (17,2°C). Średnia roczna suma opadów to 650-750 mm [Kaszewski 2008].

W badaniach wykorzystano dane pomiarowe, które zebrano w latach 1993 oraz 2003 z czterech 0,5-hektarowych powierzchni badawczych. Pomiarы obejmowały (dla wszystkich drzew z uwzględnieniem gatunku oraz podziałem na żywe i martwe): wysokość drzewa i wysokość osadzenia korony (dokładność 0,1 m), pierśnicę drzew >7 cm (z dwóch kierunków prostopadłych, dokładność 0,1 cm) oraz położenie drzew na powierzchni badawczej.

Dla każdej powierzchni próbnej wyznaczono strefę buforową, którą stanowił pas o szerokości 7 m wzdłuż krawędzi działki, wyznaczony w celu eliminacji efektu krawędziowego [Papaik, Canham 2006].

Następnie dla każdego drzewa znajdującego się poza strefą buforową został obliczony zestaw kilkudziesięciu wskaźników, spośród których wybrano 20 indeksów najlepiej obrazujących proces konkurencji dla danego gatunku. Wybrane wskaźniki zostały obliczone w wariantach dotyczących wyboru drzew konkurencyjnych. W pracy wykorzystano metodę odwróconego stożka [Pretzsch 2010], którego wierzchołek oparto na 0,1, 0,4 oraz 0,6 wysokości drzewa i wysokości osadzenia korony (h_{nk}).

Kąt rozwarcia odwróconego stożka wynosi 60° , kąt pomiędzy płaszczyzną poziomą a granicą wyznaczoną przez stożek $\alpha=90-\beta/2$. Konkurentem jest każde drzewo, którego korona przecina granice wyznaczone przez stożek [Pretzsch 2010]. W zależności od umiejscowienia wierzchołka stożka, czyli 0,1, 0,4 i 0,6 wysokości drzewa oraz wysokości nasady korony, musi zachodzić zależność – odpowiednio dla wymienionych wartości:

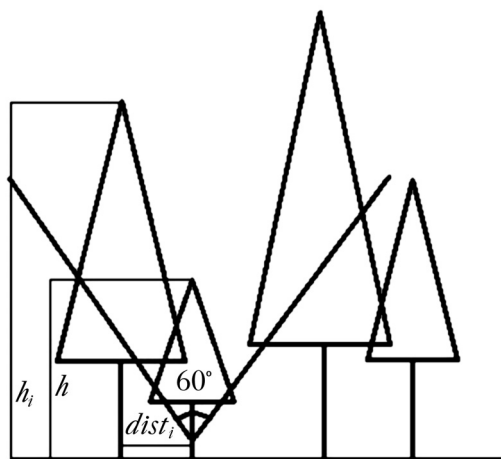
$$\begin{aligned} & - dist_i < (h_i - 0,1 \cdot h) \cdot \tan \alpha^{-1} \\ & - dist_i < (h_i - 0,4 \cdot h) \cdot \tan \alpha^{-1} \\ & - dist_i < (h_i - 0,6 \cdot h) \cdot \tan \alpha^{-1} \\ & - dist_i < (h_i - h_{nk}) \cdot \tan \alpha^{-1} \end{aligned}$$

gdzie:

$dist_i$ – odległość między drzewami,
 h_i – wysokość drzewa konkurencyjnego,
 h – wysokość drzewa centralnego,
 h_{nk} – wysokość osadzenia korony.

Wykorzystane w pracy indeksy CI_1 - CI_{14} należą do grupy wskaźników przestrzennie zależnych, które uwzględniają stosunek cech drzew konkurujących ze sobą [Hegyí 1974; Lorimer 1983; Martin, Ek 1984; Pukkala, Kolström 1987; Rouvinen, Kuuluvainen 1997; Canham i in. 2004]. Indeksy CI_{15} - CI_{20} zaliczane są do grupy przestrzennie niezależnych [Tomé, Burkhart 1989; Kiernan i in. 2009].

W konstrukcji indeksów zakłada się, że konkurencja wzrasta wraz ze wzrostem drzew konkurentów i zmniejsza się wraz ze wzrostem odległości do nich. CI_1 wykorzystuje pierśnicę jako cechę drzewa służącą do określenia relacji pomiędzy danym drzewem a konkurentami, zaś CI_2 bazuje na wysokości drzew – w obu przypadkach użyto informacji o położeniu przestrzennym jako współczynnika wagowego [Hegyí 1974; Contreras i in. 2011]. CI_3 wykazuje duże podobieństwo do CI_1 , a zmiana polega na modyfikacji współczynnika wagowego [Martin, Ek 1984].



Ryc. 1.

Sposób określania drzew konkurencyjnych na podstawie odwróconego stożka o kącie rozwarcia 60°

Selection of competitors using a vertical search cone with angle 60°

h – wysokość drzewa centralnego, h_i – wysokość drzewa konkurencyjnego, $dist_i$ – odległość pomiędzy drzewem centralnym a drzewem konkurencyjnym

h – central tree height, h_i – competitors height, $dist_i$ – distance between central tree and competitor

$$CI_1 = \sum_{i=1}^n \left(\frac{d_i}{d} \cdot \frac{1}{dist} \right) \quad [1]$$

$$CI_2 = \sum_{i=1}^n \left(\frac{h_i}{h} \cdot \frac{1}{dist} \right) \quad [2]$$

$$CI_3 = \sum_{i=1}^n \left(\frac{d_i}{d} \cdot \frac{1}{dist + 1} \right) \quad [3]$$

gdzie:

- d, h – pierśnica [cm], wysokość [m] drzewa centralnego,
- d_i, h_i – pierśnica [cm], wysokość [m] drzewa konkurencyjnego,
- $dist_i$ – odległość pomiędzy drzewem centralnym a drzewem konkurencyjnym [m].

Indeksy CI_4 i CI_5 uwzględniają relacje pomiędzy drzewami zgodnie z ideą, którą zaproponował Hegyi [1974], przy czym współczynnik wagowy zmodyfikowano poprzez uwzględnienie strefy wpływów [Lorimer 1983].

$$CI_4 = \sum_{i=1}^n \frac{d_i / d}{dist / r} \quad [4]$$

$$CI_5 = \sum_{i=1}^n \frac{d_i / d}{\sqrt{dist / r}} \quad [5]$$

gdzie:

- d – pierśnica drzewa centralnego [cm],
- d_i – pierśnica drzewa konkurencyjnego [cm],
- r – przyjęty promień zasięgu konkurencji [m],
- $dist_i$ – odległość pomiędzy drzewem centralnym a drzewem konkurencyjnym [m].

Wskaźniki CI_6 - CI_{12} bazują na sumarycznych wartościach kątów [Pukkala, Kolström 1987; Rouvinen, Kuuluvainen 1997]. Indeks CI_6 stanowi sumę kątów poziomych obejmujących pierśnicę każdego drzewa znajdującego się w strefie wpływów. CI_7 i CI_8 mają podobną zasadę działania jak CI_6 , ale biorą pod uwagę tylko drzewa o większych wymiarach. CI_7 jest obliczany dla drzew o większej pierśnicy niż dane drzewo, a CI_8 dla drzew wyższych od drzewa centralnego. CI_9 stanowi sumę kątów pionowych obejmujących wysokość każdego drzewa znajdującego się w strefie wpływów. CI_{10} i CI_{11} wykorzystują mechanizm działania CI_9 . Indeks CI_{10} uwzględnia drzewa wyższe niż połowa wysokości drzewa centralnego, a CI_{11} bierze pod uwagę tylko drzewa wyższe od danego drzewa. CI_{12} uwzględnia stosunek cech drzew wyrażonych za pomocą pierśnicy oraz wartości kątów poziomych [Pukkala, Kolström 1987; Rouvinen, Kuuluvainen 1997].

$$CI_6 = \sum_{i=1}^n \arctan(d_i / dist_i) \quad [6]$$

$$CI_7 = \sum_{i=1}^n \arctan(d_i / dist_i), \text{ dla } d_i > d \quad [7]$$

$$CI_8 = \sum_{i=1}^n \arctan(d_i / dist_i), \text{ dla } h_i > h \quad [8]$$

$$CI_9 = \sum_{i=1}^n \arctan(h_i / dist_i), \quad [9]$$

$$CI_{10} = \sum_{i=1}^n \arctan(h_i / dist_i), \text{ dla } h_i > h/2 \quad [10]$$

$$CI_{11} = \sum_{i=1}^n \arctan(h_i / dist_i), \text{ dla } h_i > h \quad [11]$$

$$CI_{12} = \sum_{i=1}^n (d_i / d) \cdot \arctan(d_i / dist_i) \quad [12]$$

gdzie:

d – pierśnica drzewa centralnego [cm],

d_i – pierśnica drzewa konkurencyjnego [cm],

h – wysokość drzewa centralnego [m],

h_i – wysokość drzewa konkurencyjnego [m],

$dist_i$ – odległość pomiędzy drzewem centralnym a drzewem konkurencyjnym [m].

Następny z zastosowanych indeksów – CI_{13} – zawiera potęgę wyrażenia opisującego stosunek cech drzew z uwzględnieniem odległości między nimi, która jest czynnikiem wagowym. W kolejnym podejściu zaproponowano miarę zakładającą, że wpływ mają jedynie drzewa większe (o większej pierśnicy), a skala wpływu jest proporcjonalna do różnic w rozmiarach drzew CI_{14} [Canham i in. 2004].

$$CI_{13} = \sum_{i=1}^n \frac{(d_i / d)^2}{dist} \quad [13]$$

$$CI_{14} = \sum_{i=1}^n \frac{d_i - d}{dist}, \text{ dla } d_i > d \quad [14]$$

gdzie:

d – pierśnica drzewa centralnego [cm],

d_i – pierśnica drzewa konkurencyjnego [cm],

$dist_i$ – odległość pomiędzy drzewem centralnym a drzewem konkurencyjnym [m].

Wskaźnik CI_{15} oparty jest na powierzchni przypadającej na dane drzewo w zależności od wymiaru i jest obliczany w oparciu o takie informacje jak pole przekroju badanego drzewa i przeciętne pole przekroju drzewostanu [Burkhardt, Tomé 2012]. Wskaźniki CI_{16} i CI_{17} wykorzystują proporcję wymiarów drzewa do wymiarów maksymalnych czy wymiarów drzew dominujących, co pozwala na zobrazowanie pozycji hierarchicznej [Tomé, Burkhardt 1989].

$$CI_{15} = \frac{10000 \frac{g}{G}}{n} \quad [15]$$

$$CI_{16} = \frac{g}{g_{max}} \quad [16]$$

$$CI_{17} = \frac{g}{g_{dom}} \quad [17]$$

gdzie:

G – pierśnicowe pole przekroju drzewostanu [m^2/ha],

g_{max} – maksymalne pierśnicowe pole przekroju pojedynczego drzewa na powierzchni [m^2/ha],

g_{dom} – średnie pierśnicowe pole przekroju 100 najgrubszych drzew na ha [m²/ha],
 g – pierśnicowe pole przekroju drzewa centralnego [m²/h],
 g_i – pierśnicowe pole przekroju drzewa konkurencyjnego [m²/h],
 n – liczba drzew na powierzchni.

Indeks CI_{18} uwzględnia pole przekroju drzewa centralnego i średnie pole przekroju drzew konkurencyjnych na danej powierzchni. Wskaźnik CI_{19} w mechanizmie działania uwzględnia stosunek cech drzew – jest zmodyfikowany w zależności od tego, czy konkurent jest mniejszy, większy czy równy drzewu centralnemu. Ostatni użyty indeks – CI_{20} – obliczany jest na podstawie powierzchni przekroju drzewa centralnego i powierzchni przekroju drzew konkurencyjnych [Kiernan i in. 2009].

$$CI_{18} = g / \left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n g_i \right) \quad [18]$$

$$CI_{19} = \sum_{i=1}^n \left(\frac{d_i}{d} \right)^x \quad x=0,5 \text{ jeżeli } d_i > d, x=1 \text{ jeżeli } d_i = d, x=2 \text{ jeżeli } d_i < d \quad [19]$$

$$CI_{20} = g / \sum_{i=1}^n g_i \quad [20]$$

gdzie:

d – pierśnica drzewa centralnego [cm],
 d_i – pierśnica drzewa konkurencyjnego [cm],
 g – pierśnicowe pole przekroju drzewa centralnego [m²/h],
 g_i – pierśnicowe pole przekroju drzewa konkurencyjnego [m²/h].

Do analizy związku pomiędzy przyrostem a konkurencją wyrażoną za pomocą wskaźników konkurencji wykorzystano metodę uogólnionych modeli addytywnych GAM. Metoda ta pozwala na rozszerzenie standardowego modelu liniowego przez uwzględnienie nieliniowych funkcji każdej ze zmiennych wyjaśniających z zachowaniem addytywności. Jako funkcja wiążąca została zastosowana funkcja identycznościowa. Funkcję estymowano za pomocą iteracyjnej procedury, którą jest algorytm wielokrotnego dopasowania. Analizowane dane łączy złożona zależność, dlatego zastosowana metoda wyznacza liniową kombinację różnych funkcji danej klasy, która opisuje zależność pomiędzy przedstawionymi zmiennymi [Hastie, Tibshirani 1990].

Ogólna postać modelu:

$$G(E(Y)) = \beta + f_1(X_1) + f_2(X_2) + f_3(X_3) + f_n(X_n) + \varepsilon \quad [21]$$

gdzie:

Y – zmienna zależna: przyrost grubości,
 X_1, X_2, \dots, X_n – zmienne niezależne: wskaźniki konkurencji i pierśnica,
 G – funkcja wiążąca,
 f_1, f_2, \dots, f_n – funkcje splajnów (krzywych sklepanych) estymowane na podstawie danych,
 β – wyraz wolny,
 ε – błąd.

Analizę wykonano w module GAM (uogólnione modele addytywne) pakietu Statistica 12 PL (StatSoft Inc.).

Wyniki

Każdy z badanych gatunków wykazał się różnym poziomem wyjaśnienia zmienności przyrostu grubości za pomocą przedstawionych wskaźników konkurencji. Najwyższe wartości współczynników determinacji modeli opisujących przyrost grubości jako funkcję analizowanych indeksów konkurencji osiągnął buk – jest to przedział 42,8-48,3%. W przypadku grabu modele bazujące na opisanych miarach konkurencji wyjaśniają od 19,8 do 26,1% zmienności przyrostu grubości. Dla jodły udział wyjaśnionej przez wskaźniki konkurencji zmienności przyrostu przyjmuje wartości pośrednie i mieści się w przedziale 29,3-31,1%. Wykorzystanie w modelu dodatkowo pierśnicy jako zmiennej wyjaśniającej, obok miar konkurencji, podnosi wartość współczynnika determinacji, który znajduje się w przedziałach: dla buka 46,9-53,5%, dla grabu 25,5-34,6% i dla jodły 36,4-40,1% (tab. 2).

W celu zobrazowania skali, dla której obliczano wskaźniki, przedstawiono średnią liczbę drzew konkurencyjnych dla poszczególnych sposobów określania stref wpływów. Dla nasady korony jest to 6,7, dla 0,6 h – 4,5, dla 0,4 h – 7,5, a dla 0,1 h – 13,8.

Z przedstawionego związku wynika, że 31,1 i 30,8% zmienności przyrostu grubości jodły jest spowodowane wpływem konkurencji określonej za pomocą indeksów CI_{14} (0,1 h) i CI_{14} (0,4 h). Gdy do modelu opisującego przyrost grubości włączymy pierśnicę jako dodatkową zmienną wyjaśniającą, najlepszy rezultat wynosi 40,1%. Konkurencja w tym przypadku wyrażona jest za pomocą wskaźnika CI_2 (0,6 h) (tab. 2). Wartości współczynników determinacji modeli opisujących przyrost grubości jako funkcję przedstawionych miar konkurencji dla jodły mieszczą się w bardzo wąskim, bo niespełna dwuprocentowym zakresie. Wraz ze wzrostem indeksu przyrost jest mniejszy, przy czym tempo zmian jest różne (ryc. 2). Modele wyjaśniające najwyższy procent zmienności przyrostu grubości bazują na indeksach konkurencji, które do wyboru drzew konkurencyjnych – czyli do określenia skali wpływów – opierają odwrócony stożek na wyższych wysokościach drzewa centralnego (tylko 1 indeks wyliczony dla 0,1 h i 11 dla 0,6 h), co oznacza, że strefy wpływów dla jodły są mniejsze (tab. 2).

Najwyższy współczynnik determinacji modelu charakteryzującego przyrost grubości buka jako funkcję wskaźnika CI_{15} (0,1 h) wynosi 48,3%. Kolejne modele przyrostu grubości osiągnęły wartości współczynnika determinacji 47,5 i 47%, a konkurencję opisano indeksami CI_{18} (0,1 h)

Tabela 1.

Średnia (M), minimum (Min), maksimum (Max) i odchylenie standardowe (SD) przyrostu pierśnicy (Zd [cm]), pierśnicy (D [cm]) i wysokości (H [m]) buka (Bk), jodły (Jd) i grabu (Gb) (w nawiasie liczba drzew)
Mean (M), minimum (Min), maximum (Max) and standard deviation (SD) of breast height diameter increment (Zd [cm]), breast height diameter (D [cm]) and height (H [m]) of beech (Bk), fir (Jd) and hornbeam (Gb) (number of trees in parentheses)

		M	Min	Max	SD
Bk (150)	Zd	2,9	0,0	11,6	2,6
	D	26,4	7,0	107,3	21,8
	H	20,6	4,5	41,0	9,5
Jd (152)	Zd	3,0	0,0	11,5	2,6
	D	31,7	7,3	96,0	21,2
	H	22,3	2,5	44,0	9,1
Gb (226)	Zd	1,7	0,0	6,8	1,7
	D	14,9	7,3	60,5	7,0
	H	14,9	5,5	25,8	4,5

Tabela 2.

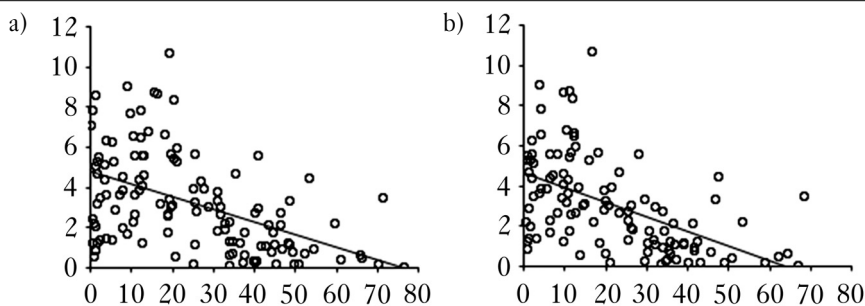
Współczynnik determinacji (R^2 [%]) dla modeli opisujących przyrost pierśnicy w funkcji wskaźników konkurencji dla grabu (Gb), buka (Bk) i jodły (Jd) (+d – model z pierśnicą włączoną jako zmienna niezależna)
Coefficient of determination (R^2 [%]) for models describing relationship between DBH increment and competition indexes for hornbeam (Gb), beech (Bk) and fir (Jd) (+d – model includes breast height diameter as an independent variable)

	h	Gb		Bk		Jd	
		R^2	$R^2(+d)$	R^2	$R^2(+d)$	R^2	$R^2(+d)$
CI ₁	0,1	25,1	28,8				
	0,4	22,1	27,2			29,3	36,8
	0,6					29,9	37,7
CI ₂	0,1	22,2	30,8				
	0,6					30,8	40,1
CI ₃	0,1	26,1	29,7				
	0,4	23,2	27,9			29,8	37,2
	0,6					30,2	37,9
	nk	20,2	25,5				
CI ₄	0,4					29,4	36,4
	0,6					29,8	36,8
CI ₅	0,1	19,8	27,1				
	0,4					29,7	36,8
	0,6			42,8	46,9	29,7	37,0
CI ₆	0,4	20,0	34,6				
CI ₇	0,4	22,0	30,5	45,3	50,7		
	0,6			44,3	49,4		
CI ₈	0,1			43,6	51,8		
	0,4	21,4	32,1	44,7	50,0	29,4	38,7
	0,6			43,4	48,6	29,5	38,6
CI ₉	0,4	20,5	34,5				
CI ₁₀	0,4	20,5	34,5				
CI ₁₁	0,1			44,2	52,5		
	0,4	21,4	31,8	43,7	49,9	29,3	38,5
	0,6			43,5	48,6	29,3	38,4
CI ₁₂	0,4			43,6	47,4		
	0,6			43,7	47,6	29,3	37,0
CI ₁₃	0,4					29,3	35,7
	0,6					29,6	35,8
CI ₁₄	0,1			45,6	50,2	31,1	36,1
	0,4			45,2	50,4	30,8	35,9*
	0,6			43,5	48,6	30,1	35,9*
CI ₁₅	0,1	25,2	30,9	48,3	53,8*		
	nk	23,6	29,9				
CI ₁₆	0,1	22,1	27,6*				
CI ₁₇	0,1			43,8	50,0*		
CI ₁₈	0,1			47,5	50,7		
CI ₁₉	0,1	22,2	30,5				
	0,4	21,3	29,2	43,3	48,2		
	0,6			43,8	48,2	29,7	38,0
CI ₂₀	0,1	24,7	32,0	47,0	53,5		
	0,4	21,5	29,9				

*nieistotny statystycznie; statistically insignificant

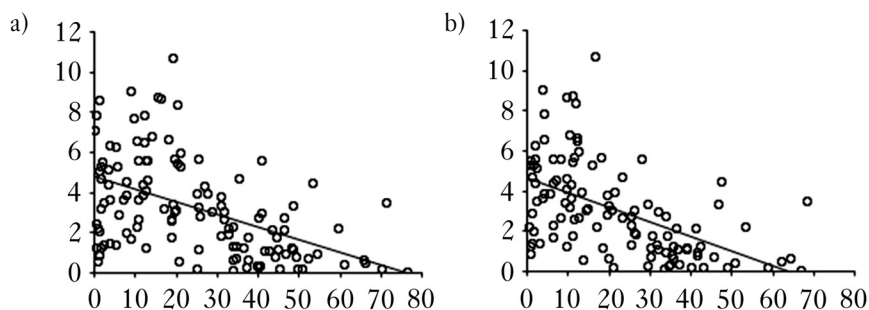
i CI_{20} (0,1 h). Jeżeli do modelu włączymy dodatkowo pierśnicę jako zmienną niezależną wraz z miernikami konkurencji, to współczynnik określający dopasowanie modelu wynosi 50,7% przy konkurencji opisanej wskaźnikiem CI_{18} (0,1 h), a 53,5%, gdy współzawodnictwo określone jest indeksem CI_{20} (0,1 h) (tab. 2). Wraz ze wzrostem przyrostu pierśnicy wskaźniki konkurencji wzrastają (ryc. 3). Modele wyjaśniające najwyższy procent zmienności przyrostu pierśnicy bazują na indeksach konkurencji, które do wyboru drzew konkurencyjnych, czyli do określenia skali wpływów, opierają odwrócony stożek na niższych wysokościach drzewa centralnego (7 wskaźników obliczono dla największych stref wpływów – 0,1 h) (tab. 2).

Określając wpływ konkurencji na przyrost grubości, najniższe wartości miar dopasowania modeli opisujących tę zależność stwierdzono dla grabu. Najwyższe współczynniki determinacji dla tego gatunku osiągnęły modele przyrostu, gdzie zmienną wyjaśniającą jest konkurencja wyrażona za pomocą indeksów CI_3 (0,1 h) oraz CI_{15} (0,1 h), które wynoszą odpowiednio 26,1 oraz 25,2%. Wykorzystanie dodatkowo pierśnicy jako zmiennej niezależnej wraz ze wskaźnikami konkurencji podnosi współczynnik determinacji modelu przyrostu grubości do wartości 34,6% (CI_6 , 0,4 h) (tab. 2). Wraz ze wzrostem przyrostu pierśnicy wzrasta wartość współczynnika konkurencji w przypadku CI_{15} (0,1 h) (ryc. 4b), a w przypadku indeksu CI_3 (0,1 h) wartość współczynnika maleje (ryc. 4a). Modele wyjaśniające najwyższy procent zmienności przyrostu pierśnicy bazują na indeksach, które do wyboru drzew konkurencyjnych opierają odwrócony stożek na niższych wysokościach drzewa centralnego (8 wskaźników obliczono dla największych stref wpływów, czyli dla 0,1 h; nie obliczono żadnego dla 0,6 h) (tab. 2).



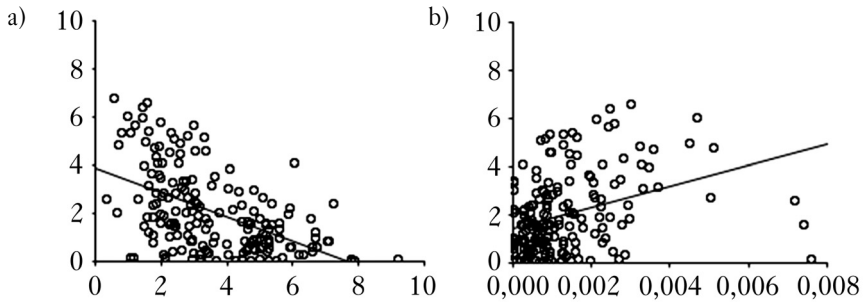
Ryc. 2.

Zależność przyrostu pierśnicy jodły od indeksów konkurencji: a – CI_{14} (0,1 h), b – CI_{14} (0,4 h)
Relationship between fir DBH increment and competition indexes: a – CI_{14} (0,1 h), b – CI_{14} (0,4 h)



Ryc. 3.

Zależność przyrostu pierśnicy buka od indeksów konkurencji: a – CI_{15} (0,1 h), b – CI_{18} (0,1 h)
Relationship between beech DBH increment and competition indexes: a – CI_{15} (0,1 h), b – CI_{18} (0,1 h)



Ryc. 4.

Zależność przyrostu pierśnicy grabu od indeksów konkurencji: a – CI_3 (0,1 h), b – CI_{15} (0,1 h)
 Relationship between hornbeam DBH increment and competition indexes: a – CI_3 (0,1 h), b – CI_{15} (0,1 h)

Dyskusja

Celem pracy było określenie wpływu konkurencji na przyrost pierśnicy pojedynczych drzew buka, jodły i grabu w lasach o wysokim stopniu naturalności. Lasy takie cechuje złożona budowa pionowa – składają się z drzew w różnym wieku, o różnej wysokości i długości koron. Dodatkowym aspektem jest współwystępowanie kilku gatunków drzew. Powoduje to, że budowa i konstrukcja modeli jest bardziej skomplikowana. Do opisu konkurencji użyto kilkudziesięciu indeksów, które obliczono w wariantach dotyczących wyboru drzew konkurencyjnych. Wybór konkurentów uzależniony był od ich wysokości i wysokości drzewa centralnego, co pozwalało na dokładniejszą ocenę aktualnego stanu.

Jak oczekiwano, każdy gatunek wykazał się odmiennym poziomem wyjaśnienia zmienności przyrostu grubości przez konkurencję. Przedstawione wyniki pokazują, że najniższy procent zmienności przyrostu pierśnicy spowodowany wpływem konkurencji zauważono u grabu, co wskazuje, że u tego gatunku znaczący wpływ mają inne czynniki. Jest to gatunek cieniznośny, ale mający większe wymagania świetlne niż buk. Jest określany jako drzewo drugiej wysokości, tworzące najczęściej niższe piętra w drzewostanach mieszanych – tempo wzrostu i reakcja przyrostowa maleją wraz z wiekiem, a ocienienie zmniejsza fotosyntezę i zdolność konkurencji [Jaworski 2011a, b]. Natomiast grab wykazuje dużą żywotność, w przypadku wykotów może żyć jeszcze przez wiele lat. Silnie zdeformowane korony mogą być efektem ich wtórnej budowy. Duża część osobników charakteryzuje się specyficznymi formami pokrojowymi – przy mocnym ocienieniu drzewa tego gatunku kształtują pnie silnie pochylone oraz zdarzają się formy wielopniowe. Indeks CI_3 najlepiej opisał badaną zależność dla grabu. Budowa tego miernika bazuje na założeniach stworzonych przez Hegyiego [1974], zmodyfikowanych przez Martina i Eka [1984], którzy przeprowadzili badania na plantacjach sosny czerwonej (*Pinus resinosa*) w Wisconsin, wskazali jednak na lepsze dopasowanie modeli bazujących na indeksach przestrzennie niezależnych.

Buk osiągnął najwyższy współczynnik determinacji, co pokazuje, że blisko połowa zmienności przyrostu pierśnicy jest spowodowana wpływem konkurencji. Gatunek ten charakteryzuje się silną reakcją wzrostową, jako gatunek plastyczny potrafi reagować znacznym przyrostem (nie tylko w młodym wieku), szybko wypełniając wolną przestrzeń. Podobnie jak grab zaliczany jest do gatunków cieniznośnych, ustępuje jednak jodle [Jaworski 2011b]. Indeks CI_{15} był najlepszą miarą dla buka oraz jedną z najlepszych dla grabu. Określa powierzchnię potencjalnie dostępną dla drzew proporcjonalnie do udziału pierśnicowego pola przekroju danego drzewa w pierśnicowym polu przekroju drzewostanu [Tomé, Burkhardt 1989]. Na wykresach widać wyraźną różnicę

między gatunkami (ryc. 3a i 4b), co może być związane z reakcją i tempem przyrostu. Badania przeprowadzone w różnowiekowych drzewostanach mieszanych z udziałem buka amerykańskiego (*Fagus grandifolia*) w Nowej Anglii wykazały, że najlepsze modele osiągnęły dla tego gatunku współczynnik determinacji na poziomie 34,2% [Papaik, Canham 2006]. Badania przeprowadzone w Kanadzie w mieszanych drzewostanach składających się z takich gatunków jak: topola osikowa (*Populus tremuloides*), świerk biały (*Picea glauca*), brzoza papierowa (*Betula papyrifera*), sosna wydmowa (*Pinus contorta*) i topola balsamiczna (*Populus balsamifera*) przedstawiają zakres współczynnika determinacji mieszającego się w przedziale od 16 do 55% [Stadt i in. 2007], przy czym u gatunków iglastych przyrost w wyższym stopniu zdeterminowany jest przez konkurencję. Jodła cechowała się wartościami pośrednimi pomiędzy bukiem a grabem, a zakres współczynnika determinacji był bardzo wąski (niespełna 2%). Jest to najbardziej cienioznośny gatunek lasotwórczy w Polsce, toleruje ocienienie z możliwością dynamicznej reakcji wzrostowej w lepszych warunkach świetlnych [Jaworski 2011b]. Jak już wspomniano na wstępie, Pukkala i Kolström [1987] stwierdzili, że zmienność przyrostu może być wyjaśniona w 50% przez konkurencję opisaną za pomocą nie tylko wymiarów drzew, ale też odległości między nimi. Badania te dotyczyły naturalnie odnawiających się drzewostanów sosnowych w Finlandii. Jodłę najlepiej opisano za pomocą CI_{14} w dwóch wariantach określenia drzew konkurencyjnych. Zastosowanie kilku wariantów wyboru konkurentów, uzależnionych od wysokości drzew, umożliwiło dokładniejsze uchwycenie lokalnych warunków i opisanie badanego procesu. Wskaźnik CI_{14} zaproponowany przez Canhama i in. [2004] zakładał, że konkurentami są jedynie drzewa większe (większa pierśnica). W badaniach przeprowadzonych w Kolumbii Brytyjskiej na choinie zachodniej (*Tsuga heterophylla*) i żywotniku olbrzymim (*Thuja plicata*) przyjęte modele wyjaśniały od 33 do 59% zmienności przyrostu, co stanowiło lepszy rezultat niż w przypadku prezentowanych badań przeprowadzonych w warunkach Polski.

Badania w mieszanych drzewostanach iglastych w zachodniej Montanie wykazały lepsze rezultaty przy wykorzystaniu indeksów przestrzennie zależnych, które o kilka procent lepiej wyjaśniały zmienność przyrostu, osiągając poziom 64% [Contreras i in. 2011]. Analizując w niniejszych badaniach przyrost grubości jodły, osiągnięto znacznie niższy poziom, co może wynikać ze złożoności budowy przestrzennej, przy czym lepsze okazały się indeksy przestrzennie zależne. Zastosowany w pracy indeks przestrzennie niezależny wyjaśniał 29,7% zmienności przyrostu dla jodły.

Drzewostany mieszane o wysokim stopniu naturalności stanowią ważny obiekt badań, zwłaszcza pod względem procesów w nich zachodzących. Informacje te mogą pozwolić na optymalne wykorzystanie możliwości produkcyjnych przez odpowiednio prowadzone zabiegi hodowlane, co jest szczególnie istotne dla zrównoważonej gospodarki leśnej. Obserwacja procesów wzrostu i konkurencji w drzewostanach naturalnych może dostarczać istotnych wskazówek dotyczących pielęgnacji drzewostanów gospodarczych.

Wnioski

- ✦ Wykorzystanie zestawu indeksów konkurencji (zarówno przestrzennie zależnych, jak i niezależnych) oraz wyliczenie ich w kilku wariantach określania stref wpływów pozwala na wybór wskaźników najdokładniej opisujących współzawodnictwo między drzewami w danych warunkach dla danego gatunku drzewa.
- ✦ Złożona struktura przestrzenna oraz współwystępowanie kilku gatunków drzew spowodowały, że wartości współczynników determinacji modeli opisujących przyrost grubości jako funkcję analizowanych indeksów konkurencji dla przedstawionych gatunków są mniejsze niż w przypadku drzewostanów jednopiętrowych czy jednogatunkowych.

- ✚ Dodatkowe wykorzystanie pierśnicy w modelach przyrostu grubości podnosi wartości współczynnika determinacji, co zwiększa możliwości wykorzystania opracowanych modeli.
- ✚ Każdy z przedstawionych gatunków wykazał się odmiennym poziomem wyjaśnienia zmienności przyrostu grubości przez konkurencję, przy czym buk osiągnął poziom blisko dwa razy wyższy niż grab, pomimo zbliżonych wymagań świetlnych i porównywalnych stref wpływów.
- ✚ Jodła jako gatunek cieniowytrzymały, który charakteryzuje się silną i dynamiczną reakcją wzrostową przez długi okres życia, osiągnęła wyższy poziom wyjaśnienia zmienności przyrostu grubości za pomocą przedstawionych miar konkurencji niż grab oraz cechuje się mniejszymi strefami wpływów w porównaniu do gatunków liściastych.

Literatura

- Alemdag I. S. 1978. Evaluation of some competition indices for the prediction of diameter increment in planted white spruce. For. Manag. Inst. Inf. Rep. FMR-X-108.
- Bella I. 1971. A new competition model for individual trees. For. Sci. 17: 364-372.
- Biging G. S., Dobbartin M. 1995. Evaluation of competition indices in individual tree growth models. For. Sci. 41: 360-377.
- Bruchwald A. 1988. Przyrodnicze podstawy budowy modeli wzrostu. Sylwan 132 (11-12): 1-10.
- Burkhardt H. E., Tomé M. 2012. Modeling Forest Trees and Stands. Springer.
- Canham C. D., Lepage P. T., Coates K. D. 2004. A neighborhood analysis of canopy tree competition: effects of shading versus crowding. Canadian Journal of Forest Research 34: 778-787.
- Casper B. B., Jackson R. B. 1997. Plant competition underground. Ann. Rev. Ecol. Syst. 28: 545-570.
- Coates K. D., Canham C. D., LePage P. T. 2009. Above- versus below-ground competitive effects and responses of a guild of temperate tree species. J. Ecol. 97: 118-130.
- Contreras M. A., Affleck D., Chung W. 2011. Evaluating tree competition indices as predictors of basal area increment in western Montana forests. Forest Ecology and Management 262 (11): 1939-1949.
- Hastie T. J., Tibshirani R. J. 1990. Generalized Additive Models. CRC Press.
- Hegyí F. 1974. A simulation model for managing jackpine stands. W: Fries J. [red.]. Proceedings of IUFRO meeting S4.01.04 on Growth models for tree and stand simulation. Royal College of Forestry, Stockholm.
- Izdebski K., Czarnecki B., Grądziel T., Lorens B. 1992. Zbiorowiska roślinne Roztoczańskiego Parku Narodowego na tle warunków siedliskowych. Wydawnictwo UMCS, Lublin.
- Jagodziński A., Oleksyn J. 2009. Ekologiczne konsekwencje hodowli drzew w różnym zagęszczeniu. I. Wzrost i rozwój drzewostanu. Sylwan 153 (2): 75-85.
- Jaworski A. 2011a. Hodowla lasu. Sposoby zagospodarowania, odnawianie lasu, przebudowa i przemiana drzewostanów. PWRiL, Warszawa.
- Jaworski A. 2011b. Hodowla lasu. Charakterystyka hodowlana drzew i krzewów leśnych. PWRiL, Warszawa.
- Kaszewski B. M. 2008. Warunki klimatyczne Lubelszczyzny. Wydawnictwo UMCS, Lublin.
- Kiernan D. H., Bevilacqua E., Nyland R. D. 2009. Individual-tree diameter growth model for sugar maple trees in uneven-aged northern hardwood stands under selection system. Forest Ecology and Management 256 (9): 1579-1586.
- Ledermann T. 2010. Evaluating the performance of semi-distance-independent competition indices in predicting the basal area growth of individual trees. Canadian Journal of Forest Research 40 (4): 796-805.
- Lorimer C. G. 1983. Tests of age-independent competition indices for individual trees in natural hardwood stands. Forest Ecology and Management 6: 343-360.
- 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 (3): 731-743.
- Munro D. D. 1974. Forest growth models – a prognosis. W: Fries J. [red.]. Growth models for tree and stand simulation. Proceedings of the IUFRO Meeting in 1973, Royal College of Forestry, Stockholm. Research Notes 30: 7-21.
- Papaik M., Canham C. D. 2006. Multi-model analysis of tree competition along environmental gradients in southern New England forests. Ecological Applications 16 (5): 1880-1892.
- Pretzsch H. 2010. Forest Dynamics, Growth and Yield. Springer.
- Pukkala T., Kolström T. 1987. Competition indices and the prediction of radial growth in Scots pine. Silva Fennica 55-67.
- Rivas J. J. C., Gonzalez J. G. A., Aguirre O., Hernandez F. J. 2005. The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico) The effect of competition on individual tree basal area growth in mature stands of *Pinus cooperi* Blanco in Durango (Mexico). Eur. J. For. Res. 124: 133-142.
- Rouvinen S., Kuuluvainen T. 1997. Structure and asymmetry of tree crowns in relation to local competition in a natural mature Scots pine forest. Canadian Journal of Forest Research 27: 890-902.

Stadt K. J., Huston C., Coates K. D., Feng Z., Dale M. R. T., Lieffers V. J. 2007. Evaluation of competition and light estimation indices for predicting diameter growth in mature boreal mixed forests. *Annals of Forest Science* 64: 477-490.

Tomé M., Burkhart H. E. 1989. Distance-dependent competition measures for predicting growth of individual trees. *Forest Science* 35 (3): 816-831.

Weiner J. 1990. Asymmetric competition in plant population. *Trends Ecol. Evol.* 5: 360-364.