

## Model biomasy igliwia sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) wrosłej w warunkach gruntów porolnych i leśnych

Modelling needle biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) stands on former farmland and forest soils

Tomasz Jelonek<sup>1</sup>✉, Witold Pazdrowski<sup>1</sup>, Ryszard Walkowiak<sup>2</sup>, Arkadiusz Tomczak<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, Wydział Leśny, Katedra Użytkowania Lasu,  
ul. Wojska Polskiego 71A, 60-625 Poznań, Poland;

<sup>2</sup> Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu, Wydział Rolnictwa i Bioinżynierii, Katedra Metod Matematycznych i Statystycznych  
ul. Wojska Polskiego 71A, 60-625 Poznań, Poland

✉ Fax +48 61 8487755; e-mail: tjelonek@au.poznan.pl

**Abstract.** The relationship between the biometric traits of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees and their total needle biomass was analysed and the foliage of these trees growing in 38 stands in northern and western Poland was modelled. Productive pine stands were chosen on former farmland and forest soil providing locally optimal conditions for growth. A total of 114 trees aged between 32 and 114 years old were felled and their total biomass of fresh needles was calculated. Out of all the traits measured, diameter at breast height (DBH) was the best predictor of foliage biomass. Since the two models produced to describe this relationship on forest soils ( $M_i = 0.093614 D_{1.3}^{1.679398}$ ), and farmland ( $M_i = 0.060302 D_{1.3}^{1.819009}$ ) were very similar, they may be used interchangeably. However, as they aged, needles of pines growing on former farmland deteriorated faster than those on forest soil with respect to their assimilation capacity. This suggests that the assumptions of *Pipe Model Theory* need to be verified.

**Key words:** Scot pine, allometric equations, former farmland, *Pipe Model Theory*

### 1. Wstęp

Biomasa ulistnienia jest jedną z podstawowych cech determinujących potencjał drzewa do wykorzystania energii słonecznej (Grace et al. 1987). Jest ona powszechnie stosowana przy szacowaniu wymiany CO<sub>2</sub> (Goulden et al. 1996; Hooker, Compton 2003) oraz w modelowaniu wzrostu drzewostanów (Baldwin et al. 1997; Socha, Wężyk 2007). Ponadto struktura i wielkość biomasy określona dla stanowiska jest ważnym wskaźnikiem warunków środowiskowych. Udowodniono, że biomasa aparatu asymilacyjnego jest bardzo wrażliwa na zmiany klimatyczne oraz zabiegi hodowlane (De los Santos-Posadas, Borders 2002).

Pionierem w badaniach nad zależnością między aparatem asymilacyjnym a powierzchnią przewodzącą wewnątrz pnia był Burger (1929, 1941). Badania nad związkiem między biomasa ulistnienia oraz hydraulicznie konduktywną strefą ksylemu były kontynuowane przez wielu badaczy (Marks 1974; Mohler et al. 1978; Albrektsen 1980), co doprowadziło do powstania kilku teorii odnoszących się do wspomnianych zależ-

ności. Jedną z głównych jest *Pipe Model Theory*, która została zaproponowana przez Shinozaki et al. (1964a, 1964b). Teoria ta została zweryfikowana dla różnych siedlisk, gatunków i wieku drzew. W celu oszacowania biomasy ulistnienia drzewa na podstawie związku między masą aparatu asymilacyjnego i powierzchnią przewodzącą w pniu teoria została rozwinięta przez wielu badaczy (Whitehead 1978; Waring et al. 1982; Albrektsen 1984; Robichaud, Methven 1992; Mäkelä, Albrektsen 1992; Berninger, Nikinmaa 1994; Yukihiko 1998; Jelonek et al. 2008).

Zagadnienie zależności biomasy ulistnienia od takich cech drzewa jak pierśnica, wysokość czy parametry korony można potraktować jako zagadnienie wzrostu i rozwoju jednej z części organizmu w relacji do wzrostu całego organizmu, czyli w konsekwencji zagadnienie proporcjonalnego rozwoju organizmu. Zależność między dwiema skorelowanymi cechami tego samego organizmu opisuje równanie allometryczne  $Y = aX^b$ , gdzie  $a$  i  $b$  są parametrami funkcji allometrycznej,  $Y$  – zmienną zależną,  $X$  – zmienną niezależną (Huxley 1932; Reddy 1998). Biomasa ulistnienia zależy jednak

od wielu zmiennych. W takiej sytuacji, gdy  $Y$  zależy od wielu zmiennych –  $X_1, X_2, \dots, X_n$ , funkcja allometryczna przybiera postać:

$$Y = b_0 X_1^{b_1} X_2^{b_2} \dots X_n^{b_n} \quad (1)$$

gdzie  $b_0, b_1, \dots, b_n$  są nieznanymi parametrami.

Niestety, funkcja (1) jest nieliniowa, nie można zatem sprawdzić, które ze zmiennych  $X_1, X_2, \dots, X_n$  wpływają istotnie na wartość  $Y$ . Celem pracy jest zbudowanie takiego modelu biomasy ulistnienia, aby za jego pomocą można było stosunkowo dokładnie szacować masę igliwia, mierząc jak najmniejszą liczbę cech. Metody redukcji cech opracowano wyłącznie dla modeli liniowych. Z tego względu należy równanie (1) przekształcić do postaci liniowej za pomocą przekształcenia logarytmicznego.

Równanie (1) po zlogarytmowaniu staje się równaniem wielozmiennej regresji liniowej:

$$\ln Y = \ln b_0 + b_1 \ln X_1 + b_2 \ln X_2 + \dots + b_n \ln X_n \quad (2)$$

Modele allometryczne są często używane do opisu biomasy całego drzewa bądź wybranego komponentu (Baldwin et al. 1997; Mäkelä, Vanninen 1998; Zianis et al. 2005; Socha, Wężyk 2007). Zianis et al. (2005) w swojej monografii zaprezentowali zbiór ponad sześciuset równań biomasy dla 39 gatunków drzew rosnących w Europie. Lista ta została poszerzona przez Muukkonena i Mäkipää (2006) o kolejnych 188 modeli dla 25 gatunków drzew. W wyżej wspomnianych pracach, dla sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.), przedstawiono 206 modeli, z czego 38 dotyczyło biomasy ulistnienia. Najdokładniejsze modele biomasy dla sosny zwyczajnej według Cienciala et al. (2006) można uzyskać stosując trzy zmienne: pierśnicę, wysokość drzewa i długość korony.

Koerper i Richardson (1980) wskazali, że użycie allometrycznych równań dla określenia biomasy sosny zwyczajnej bazujących na wynikach otrzymanych w innych obszarach może prowadzić do powstania błędów, dlatego względnie dokładne szacowanie biomasy ulistnienia na określonym obszarze powinno bazować na badaniach lokalnych. Jednocześnie należy podkreślić, iż w obrębie jednego gatunku stosunkowo dokładne szacowanie biomasy ulistnienia jest trudne. Wynika to przede wszystkim z dużej zmienności sosny, związanej z oddziaływaniem szeregu czynników, takich jak warunki wzrostu drzewa i drzewostanu, cechy osobnicze czy uwarunkowania genetyczne (Lehtonen 2005; Socha, Wężyk 2007; Bronisz et al. 2009). Można przypuszczać, iż kolejnym, słabo poznanym, czynnikiem mogącym wpływać na zmienność biomasy ulistnienia sosny zwyczajnej jest rodzaj gruntu: czy są to grunty leśne czy porolne. Jak podaje Szujewski (1990), fauna gleb porolnych nie ma cech optymalnych z punktu widzenia funkcjonowania ekosystemów leśnych. Skutkiem dłu-

gotrwałej uprawy rolniczej, gleby o pierwotnych, naturalnych biocenozach uległy przekształceniu – zmieniły się w nich właściwości fizykochemiczne i biologiczne. Oznacza to, iż odmienność warunków produkcji rolnej i leśnej nie pozwala na odwzorowanie produktywności gruntów rolnych za pomocą żyzności potencjalnych siedlisk leśnych (Gorzela 1996). Można więc założyć, że zespół gruntów porolnych w sposób istotny kształtuje warunki wzrostu drzew, a tym samym wpływa, w pewnym stopniu, na zależności między architekturą drzewa a strukturą tkanki drzewnej (Jelonek et al. 2007; 2009a). Niezmiernie ważne, zarówno z naukowego, jak i z praktycznego punktu widzenia, wydaje się więc poznanie możliwie wielu czynników determinujących funkcjonowanie ekosystemów leśnych powstających w warunkach gruntów porolnych, a więc nieprzystających do typowej produkcji leśnej. Z uwagi na ciągłe zwiększające się znaczenie gruntów porolnych w gospodarce leśnej, które wynika przede wszystkim z realizacji programu zwiększania lesistości kraju, uzasadnionym wydaje się prowadzenie badań nie tylko nad jakością drewna pochodzącego z drzewostanów wzrastających na gruntach porolnych, ale także nad stabilnością tych drzewostanów oraz ich znaczeniem w globalnych ekosystemach leśnych.

Głównym celem pracy było opracowanie modeli regresyjnych do predykcji biomasy ulistnienia na podstawie łatwo mierzalnych cech biometrycznych drzew (tj. pierśnicy, wieku, wysokości drzewa) dla sosen wzrastających w warunkach gruntów porolnych oraz leśnych. Ponadto w pracy podjęto próbę określenia związku pomiędzy masą ulistnienia sosny zwyczajnej a wybranymi elementami biometrycznymi drzew oraz powierzchnią przewodzącą pnia.

## 2. Metodyka badań

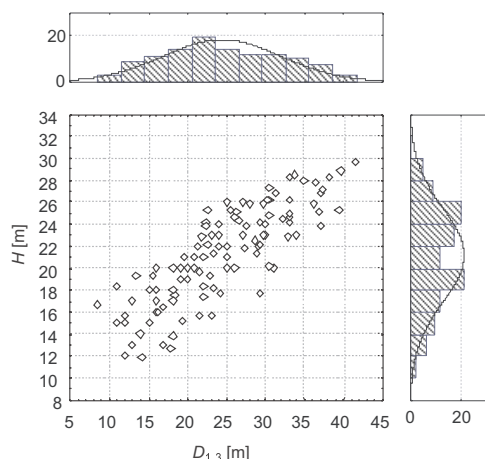
Badania zostały przeprowadzone w północnej i zachodniej części Polski w okresie między wrześniem 2003 a grudniem 2008. Szesnaście powierzchni badawczych zlokalizowano na terenie Nadleśnictwa Miastko, czternaście na terenie Nadleśnictwa Bytnica oraz osiem powierzchni na terenie Nadleśnictwa Złotów. Łącznie zostało założonych 38 powierzchni badawczych w drzewostanach sosnowych wyrosłych w warunkach gruntów porolnych oraz leśnych. Zastosowano przyrodniczą i dendrometryczną metodę wyboru drzew próbnych stosując klasyfikację opracowaną przez Krafta oraz metodę dendrometryczną Uricha I (Grochowski 1973), zgodnie z którą w każdym badanym drzewostanie założono powierzchnię badawczą o wielkości 1 hektara. W pierwszym etapie sklasyfikowano drzewostan wg klas Krafta (1884), a następnie drzewostan panujący

(I, II i III klasy Krafta) podzielono na III stopnie grubości wg metody Uricha I. Tego typu połączenie metod zapewnia zachowanie tego samego schematu wyboru drzew na wszystkich powierzchniach badawczych. Łącznie wybrano 114 drzew modelowych w wieku między 34 a 114 lat, 69 drzew (23 powierzchnie) pochodziło z drzewostanów wyrosłych na glebach leśnych, natomiast 45 drzew (15 powierzchni) pochodziło z drzewostanów wyrosłych w warunkach gruntów porolnych.

Przed ścięciem drzew próbnych dokonano, pomiaru cech biometrycznych koron. Średnicę koron określono w kierunku północ-południe oraz wschód-zachód. Następnie drzewa próbne ścięto i zmierzono długość ich strzał, za którą przyjęto odległość między płaszczyzną rządu ścinającego a wierzchołkiem korony. W dalszej kolejności sporządzono analizy rozkładu podstawowych cech biometrycznych (taksacyjnych) drzew, tj. pierśnicy i wysokości drzewa (ryc. 1). Dokonano również pomiaru długości żywej korony, za którą przyjęto odległość pomiędzy pierwszą żywą gałęzią a wierzchołkiem korony.

Pomiary biomasy wykonano pod koniec okresu wegetacyjnego, tj. we wrześniu, w latach 2003-2008. Wielkość aparatu asymilacyjnego scharakteryzowano masą świeżego ulistnienia. Z koron ściętych drzew modelowych obrywano świeże igły, a następnie ustalono ich masę z zaokrągleniem do 0,001 kg.

Strzałę wszystkich ściętych drzew próbnych podzielono na sekcje, spomiędzy których wycięto prostopadle do osi podłużnej pnia krążki o grubości około 3 cm. Pierwszy krążek wycięto z płaszczyzny ścięcia drzewa, następne z płaszczyzny pierśnicy ( $D_{1,3m}$ ), kolejne ze środka przyjętych 2-metrowych sekcji, jak również z podstawy żywej korony. W ramach prac laboratoryjnych na wyciętych krążkach dokonano pomiarów szerokości



Rycina 1. Rozkład pierśnicy i wysokości drzew modelowych

Figure 1. Distribution of breast height diameter and height of mean sample trees

pierścienia bielu na dwóch prostopadłych kierunkach (północ-południe i wschód-zachód).

Na podstawie uzyskanych pomiarów określono powierzchnię przekroju bielastej części drzewa, przewodzącej wodę i sole mineralne.

Charakterystykę statystyczną drzew modelowych dla wszystkich analizowanych w pracy cech oraz komponentów biomasy przedstawiono w tabeli 1.

W pracy ustalono zależności pomiędzy analizowanymi cechami biometrycznymi oraz podjęto próbę opracowania na ich podstawie modelu allometrycznego do szacowania biomasy ulistnienia sosen pochodzących z gruntów porolnych oraz gleb leśnych. Na podstawie analizy eksploratywnej danych (ryc. 1 i tab. 2) stwierdzono, że badane cechy drzew są silnie skorelowane.

Tabela 1. Charakterystyka drzew modelowych

Table 1. Characteristics of mean sample trees

Cecha Feature	Średnia Mean	Min	Max	Odch.std. Stand. dev.	Wsp. zmn. Coefficient of variation
<b>leśne / forest soil</b> [ $N_{\text{ważnych}}/N_{\text{valid}} = 69$ ]					
$D_{1,3}$	25,38	12,00	41,60	7,55	29,74
$Hd$	21,68	11,80	29,60	4,74	21,88
$Sk$	4,40	1,20	9,00	1,84	41,86
$Dk$	7,28	2,60	13,30	2,29	31,41
$Wd$	72,20	32,00	110,00	23,65	32,75
$Mi$	22,25	3,89	47,65	11,27	50,64
$PB$	0,022	0,003	0,067	0,014	63,71
$PBk$	0,014	0,001	0,042	0,010	67,51
$PB_{1,3}$	0,034	0,004	0,073	0,018	51,64
<b>porolne / farmland soil</b> [ $N_{\text{ważnych}}/N_{\text{valid}} = 45$ ]					
$D_{1,3}$	22,84	8,50	37,20	7,39	32,37
$Hd$	20,33	13,00	27,10	3,37	16,58
$Sk$	3,76	1,60	6,10	1,13	30,03
$Dk$	6,42	1,90	10,80	2,03	31,64
$Wd$	62,00	32,00	114,00	23,81	38,40
$Mi$	19,24	3,13	39,74	10,82	56,26
$PB$	0,018	0,004	0,044	0,010	54,57
$PBk$	0,012	0,002	0,037	0,008	70,23
$PB_{1,3}$	0,028	0,007	0,065	0,014	52,37

**Wykaz skrótów / List of abbreviations**

- $D_{1,3}$  (m) – pierśnica / breast height diameter
- $Hd$  (m) – wysokość drzewa / tree height
- $Sk$  (m) – średnica korony / crown diameter
- $Dk$  (m) – długość żywej korony / length of live crown
- $Wd$  (lata) – wiek drzewa / tree age
- $Mi$  (kg) – masa świeżych igieł / fresh needle weight
- $PB$  (m<sup>2</sup>) – średnia powierzchnia bielu / mean sapwood area
- $PBk$  (m<sup>2</sup>) – powierzchnia bielu u nasady żywej korony  
sapwood area at base of live crown
- $PB_{1,3}$  (m<sup>2</sup>) – powierzchnia bielu na wysokości pierśnicy  
sapwood area at breast height diameter

**Tabela 2. Współczynniki korelacji analizowanych zmiennych**

Table 2. Correlation coefficients for analyzed variables

		Leśne / Forest soil									
		$D_{1,3}$	$Hd$	$Sk$	$Dk$	$Wd$	$Mi$	$PB$	$PBk$	$B_{1,3}$	
Porolne / Farmland soil	$PB_{1,3}$		0,831	0,900	0,799	0,725	0,965	0,878	0,843	0,944	$DI_{1,3}$
	$PBk$	0,867		0,784	0,662	0,789	0,744	0,767	0,648	0,797	$Hd$
	$PB$	0,955	0,893		0,777	0,731	0,840	0,869	0,793	0,861	$Sk$
	$Mi$	0,901	0,847	0,913		0,610	0,765	0,797	0,836	0,833	$Dk$
	$Wd$	0,632	0,651	0,712	0,723		0,559	0,610	0,589	0,663	$Wd$
	$Dk$	0,771	0,788	0,771	0,722	0,585		0,860	0,802	0,918	$Mi$
	$Sk$	0,851	0,840	0,823	0,880	0,712	0,755		0,824	0,912	$PB$
	$Hd$	0,853	0,742	0,848	0,862	0,712	0,742	0,799		0,871	$PBk$
	$D_{1,3}$	0,864	0,811	0,879	0,973	0,810	0,696	0,894	0,871		$PB_{1,3}$
			$PB_{1,3}$	$PBk$	$PB$	$Mi$	$Wd$	$Dk$	$Sk$	$Hd$	$D_{1,3}$
		Porolne / Farmland soil									

Wszystkie współczynniki korelacji są istotne z  $p < 0,05$ All correlations are significant at  $p < 0,05$ 

Uwzględnienie wszystkich cech w modelu biomasy ulistnienia może zatem wpłynąć na jego praktyczne zastosowanie. W celu eliminacji z modelu cech najmniej istotnych zastosowano regresję krokową, opracowaną dla modelu liniowego. Przeprowadzono więc, za pomocą przekształcenia logarytmicznego, konwersję modelu allometrycznego do postaci modelu liniowego. Do opracowania modelu logarytmu biomasy ulistnienia użyto regresji krokowej wstecznej (*stepwise backward regression*) (Jennrich, Sampson 1968), w której za model wyjściowy przyjmuje się równanie regresji liniowej zawierające wszystkie zmienne niezależne (w pracy jest to równanie 2). Następnie ustalono wartości dwóch poziomów istotności dla statystyki  $F$  – Fischera:  $p_1$  do wprowadzania zmiennych do modelu i  $p_2$  do usuwania zmiennych z modelu ( $p_1 \leq p_2$ ). W pierwszym kroku obliczono wartości statystyki  $F$  i odpowiadające im poziomy istotności  $p$  dla każdej zmiennej niezależnej oraz usunięto z modelu tę zmienną, dla której obliczony poziom istotności jest najwyższy, a zarazem przekracza wartość  $p_2$ . W następnych krokach powtarzano procedurę usuwania zmiennej z modelu. Następnie do modelu dołączano kolejno każdą ze zmiennych usuniętych w poprzednich krokach i pozostawiono ją, dla której obliczony poziom istotności jest mniejszy od  $p_1$ . Procedurę zakończono, gdy nie można było z modelu usunąć ani do niego dołączyć żadnej zmiennej.

Wielu autorów (Finney 1951; Baskerville 1972; Kuchar 2004) dowodzi, że proste przekształcenie najlepszego nieobciążonego predyktora  $\ln Y$  uzyskane z modelu (2) za pomocą metody najmniejszych kwadratów do postaci (1) prowadzi do estymatora obciążonego. W dalszym etapie badań potraktowano więc metodę re-

gresji krokowej wstecznej, zastosowaną do modelu (2), jako metodę doboru zbioru zmiennych niezależnych łatwych do zmierzenia, a jednocześnie dobrze opisujących zmienność masy igieł. Dla tak zmodyfikowanego modelu (1) zastosowano estymację parametrów nieliniową metodą najmniejszych kwadratów Levenberga-Marquardta (Marquardt 1963). Wszystkie analizy wykonano za pomocą pakietu STATISTICA 8.0.

### 3. Wyniki badań

Sosny wyrosłe w warunkach gruntów porolnych cechowały się średnio nieco mniejszymi wartościami opisującymi analizowane w pracy cechy aniżeli sosny wyrosłe na glebach leśnych (tab. 1). Ponadto wszystkie badane w pracy cechy sosen, rosnących zarówno na gruntach porolnych, jak i leśnych, są istotnie dodatnio skorelowane, na poziomie istotności  $p = 0,05$  (tab. 2).

U sosen wyrosłych zarówno na glebach leśnych, jak i porolnych, najsilniejsza korelacja (odpowiednio  $r = 0,965$  i  $r = 0,973$ ) była pomiędzy masą świeżych igieł  $Mi$  a pierśnicą drzewa  $D_{1,3}$ . Najmniejsza natomiast była zależność masy igieł  $Mi$  od wieku drzewa  $Wd$ . Dla sosen pochodzących z gleb leśnych współczynnik korelacji tych cech wyniósł 0,559, natomiast dla sosen pochodzących z gruntów porolnych – 0,732.

Uwzględniając możliwości pomiarowe, w pracy skupiono się głównie na modelowaniu wartości masy igieł w zależności od łatwo mierzalnych cech biometrycznych. Analiza eksploracyjna wykazała, że nie wszystkie zależności między masą igieł a pozostałymi cechami drzew są liniowe i mają postać  $Z = aY + b$ .

Wyraźnie nieliniowa jest np. zależność między  $Mi$  a  $Hd$  (ryc. 2).

Z tej przyczyny oraz z uwagi na fakt, że badane cechy są cechami tego samego drzewa, do modelowania masy igieł zastosowano zlogarytmowane równanie allometryczne (2), w którym  $n = 5$ ,  $Y$  oznacza masę igieł,  $X_1, \dots, X_5$  to odpowiednio  $D_{1,3}$ ,  $Hd$ ,  $Sk$ ,  $Dk$ , a  $Wd$ ,  $b_0$ ,  $b_1, \dots, b_5$  są nieznanymi parametrami.

Istotna zależność między analizowanymi cechami wskazuje, że liczba zmiennych w równaniu (1) jest zbyt duża. Wiedza wnoszona do równania regresji przez dwie istotnie skorelowane zmienne jest zazwyczaj niewiele większa od wiedzy wnoszonej przez jedną z nich. Aby wyeliminować z równania (2) zmienne najmniej znaczące, do wyznaczania współczynników tego równania zastosowano metodę regresji krokowej wstecznej.

Parametry modelu estymowano oddzielnie w dwóch porównywanych grupach drzew, tj.: drzew wyrosłych w warunkach gruntów porolnych i leśnych. Otrzymano następujące modele:

– grunty leśne:

$$\ln Mi = -1,93031 + 2,1597 \ln D_{1,3} + 0,47113 \ln Wd \quad (3)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,98$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,107081, 0,043920 oraz 0,036893.

– grunty porolne:

$$\ln Mi = -4,72423 + 1,47108 \ln D_{1,3} + 0,99553 \ln Hd \quad (4)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,95$

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,447686, 0,143425 oraz 0,263595.

Po estymacji metodą Levenberga-Marquardta parametrów modelu allometrycznego zawierającego tylko zmienne występujące w modelach (3) i (4) otrzymujemy:

– dla gruntów leśnych:

$$Mi = 0,17439 D_{1,3}^{2,01256} Wd^{0,399456} \quad (5)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,97$ .

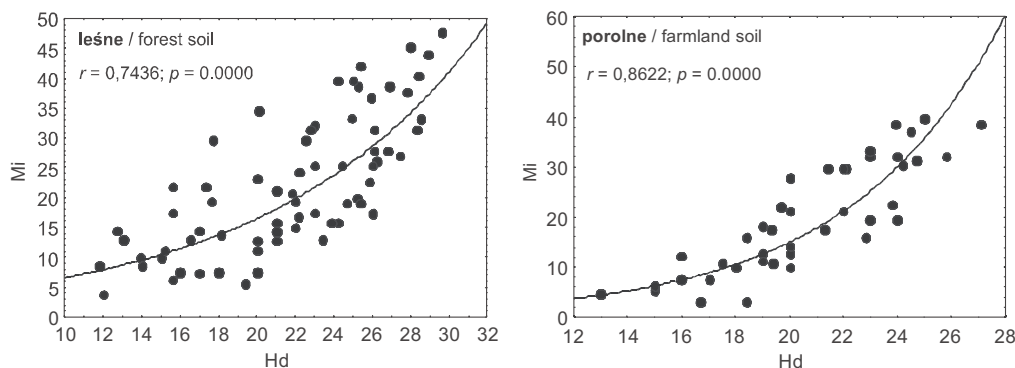
Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,024317, 0,052737 oraz 0,039441.

– a dla gruntów porolnych:

$$Mi = 0,013938 D_{1,3}^{1,514598} Hd^{0,803826} \quad (6)$$

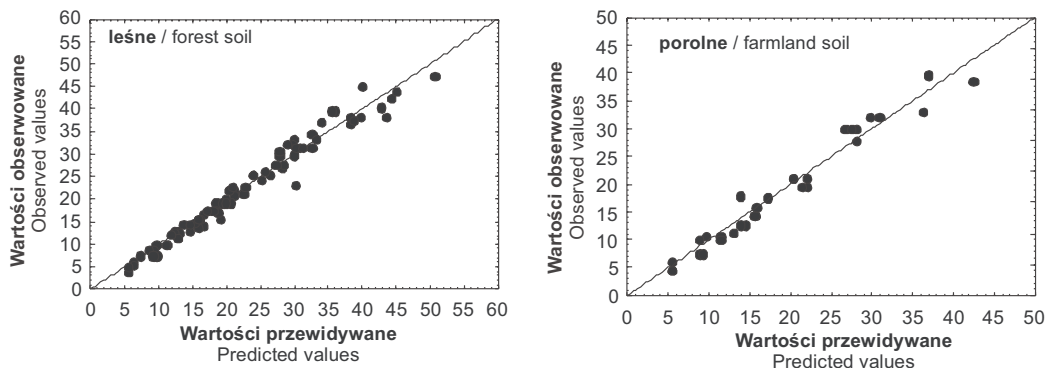
ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,96$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,007689, 0,125242 oraz 0,265031.



Rycina 2. Rozrzut masy świeżych igieł w zależności od wysokości drzewa

Figure 2. Scatter of fresh needle weight depending on tree height



Rycina 3. Wartości obserwowane względem przewidywanych dla modeli (5) i (6)

Figure 3. Values observed in relation to predicted values for models (5) and (6)

O dobrym dopasowaniu modeli (5) i (6) do danych świadczą także wykresy wartości obserwowanych względem przewidywanych (ryc. 3)

W toku dalszych badań stwierdzono, że druga i piąta ze zmiennych niezależnych, tzn.  $Wd$  i  $Hd$  niewiele wnoszą do modelu masy igieł. W konsekwencji otrzymano następujące modele masy igieł:

– dla gruntów leśnych:

$$\ln Mi = -2,5871 + 1,7424 \ln D_{1,3} \quad (7)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,94$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,164062 oraz 0,051262.

– oraz dla gruntów porolnych:

$$\ln Mi = -3,23309 + 1,94781 \ln D_{1,3} \quad (8)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,95$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,254772 oraz 0,082205.

Po estymacji metodą Levenberga-Marquardta parametrów modelu allometrycznego zawierającego tylko pierśnicę ( $D_{1,3}$ ), otrzymujemy następujące modele do szacowania biomasy igieł sosny zwyczajnej wyrosłej w warunkach gruntów porolnych oraz leśnych:

– dla gruntów leśnych (ryc. 4):

$$Mi = 0,093614 D_{1,3}^{1,679398} \quad (9)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,94$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,018735 oraz 0,058237

– dla gruntów porolnych (ryc. 4):

$$Mi = 0,060302 D_{1,3}^{1,819009} \quad (10)$$

ze współczynnikiem determinacji  $R^2 = 0,95$ .

Błędy standardowe estymacji parametrów wynoszą odpowiednio: 0,017321 oraz 0,085870.

Współczynniki determinacji modeli (7) i (8) są nieznacznie mniejsze od współczynników determinacji dla modeli (3) i (4), które przy określaniu wysokości i wieku drzewa, wymagają znacznie większych nakładów pracy.

Zarówno biomasa igliwia  $Mi$ , jak pierśnica drzew  $D_{1,3}$ , są wartościami zależnymi od czasu, zatem model (9) można zapisać w postaci:

$$Mi(t) = 0,093614 [D_{1,3}(t)]^{1,679398}.$$

Po obustronnym zlogarytmowaniu powyższego równania otrzymujemy

$$\ln Mi(t) = \ln 0,093614 + 1,679398 \ln D_{1,3}(t),$$

co po zróżniczkowaniu względem czasu  $t$ , daje następującą zależność:

$$\frac{dMi}{dt} \cdot \frac{1}{Mi} = 1,679398 \cdot \frac{dD_{1,3}}{dt} \cdot \frac{1}{D_{1,3}} \quad (11)$$

$\frac{dMi}{dt} \cdot \frac{1}{Mi}$  oznacza względny przyrost biomasy igliwia

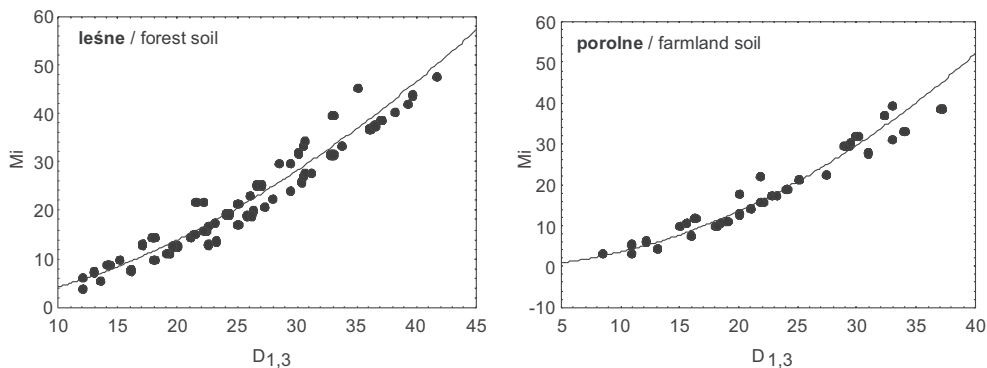
w czasie, a  $\frac{dD_{1,3}}{dt} \cdot \frac{1}{D_{1,3}}$  oznacza względny przyrost

pierśnicy w czasie, zatem równanie (11) pokazuje, że względny przyrost biomasy igliwia sosny zwyczajnej na gruntach leśnych jest wprost proporcjonalny do względnego przyrostu pierśnicy, a współczynnik proporcjonalności wynosi 1,679398. Liczba miejsc dziesiętnych, do których można zaokrąglić ten współczynnik podczas predykcji biomasy igieł zależy od dokładności, z jaką mierzona była pierśnica. Analogiczne rozumowanie w stosunku do modelu (10) prowadzi do stwierdzenia, że na gruntach porolnych względny przyrost biomasy igliwia sosny jest także wprost proporcjonalny do względnego przyrostu pierśnicy, a współczynnik proporcjonalności wynosi w tym wypadku 1,819009.

## 4. Dyskusja

Informacja o ilości aparatu asymilującego jest ważnym kryterium oceny vitalności drzewostanów oraz w znacznej mierze pozwala określić wydajność koron czy zdolność produkcyjną siedliska (Jelonek et al. 2009).

Na podstawie związku pomiędzy masą igliwia a cechami biometrycznymi drzew podjęto w pracy próbe

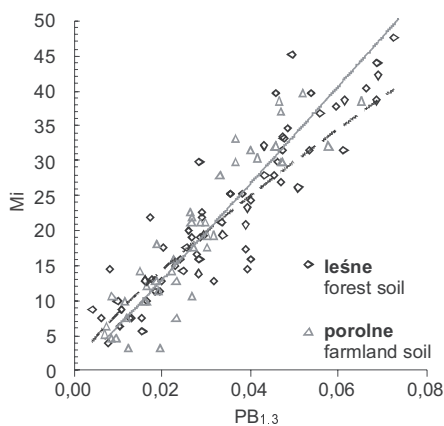


Rycina 4. Rozrzut masy świeżych igieł w zależności od pierśnicy drzewa

Figure 4. Scatter of fresh needle weight depending on breast height diameter of trees

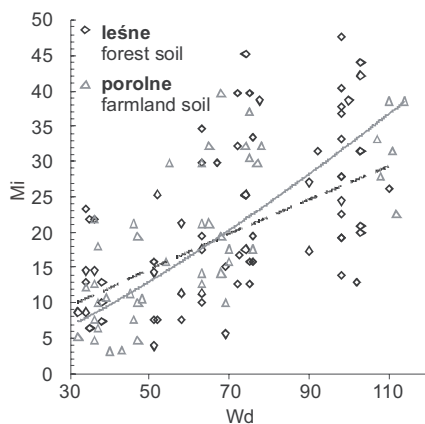
parametryzacji biomasy ulistnienia sosny wyrosłej w warunkach gruntów porolnych oraz leśnych. Analizie podano również zależność pomiędzy masą transpirująco-asymilacyjną a powierzchnią hydraulicznie konduktywną w pniu. Wykorzystując istnienie zależności pomiędzy powierzchnią przewodzącą a masą ulistnienia Shinozaki et al. (1964a, 1964b) opracowali i przedstawili *Pipe Model Theory*. Teoria ta odnosi się głównie do szacowania biomasy ulistnienia na podstawie powierzchni przewodzącej ksylemu (nazwanej aktywnymi rurami). Inne teorie mówią, iż zależność powierzchni bieli od biomasy liści czy wielkości korony uwarunkowana jest wieloma innymi czynnikami, jak np. siedliskiem, zwarciem drzewostanu, pozycją biosocjalną drzewa w zbiorowisku, klasą korony itp. (Whitehead 1978; Thompson 1989).

W związku z bardzo dużą zmiennością fenotypową sosny zwyczajnej, w pracy przetestowano tylko główne



Rycina 5. Wykres rozrzutu masy igieł i powierzchni bielastej na wysokości pierśnicy

Figure 5. A graph for scatter in needle weight and sapwood area at breast height



Rycina 6. Wykres rozrzutu masy igieł i wieku drzewa

Figure 6. A graph for scatter of needle weight and tree age

założenie *Pipe Model Theory*. W tym celu analizie poddano zależność pomiędzy powierzchnią bielastą na poziomie pierśnicy, nasady korony oraz średnią powierzchnią bieli w strzale, a masą igieł. We wszystkich przypadkach zależności były dodatnio skorelowane i charakteryzowały się bardzo wysokim współczynnikiem korelacji. Zauważono, iż krzywe regresji przedstawiające analizowane zależności u obu grup drzew początkowo pokrywały się, ale wraz ze wzrostem wartości zmiennych  $X$  i  $Y$  przebieg krzywych ulegał różnicowaniu (ryc. 5, 6). U drzew wyrosłych w warunkach gruntów porolnych wraz z wiekiem stopniowo zwiększała się masa igieł przypadająca na jednostkę powierzchni przewodzącej. Jak wiadomo, zmniejszenie produktywności drzewostanu jest właśnie skutkiem zmniejszenia hydraulicznej konduktywności rośliny wraz ze wzrostem wysokości (Zaehle 2005). Wynika z tego, iż wielkość korony pozostaje w ścisłej relacji nie tylko z samą powierzchnią „aktywnych rur”, ale również z wysokością drzewa. Jest to konsekwencją tego, że korona drzewa musi przewyciężyć siłę grawitacji i podciągnąć słupek wody na znaczną wysokość przy jednoczesnym funkcjonowaniu aktywnych mechanizmów minimalizujących ryzyko powstania kawitacji (Jelonek et al. 2009).

Zakładając, iż wysokość drzew w porównywanych grupach była zbliżona (tab. 1), można przyjąć, że występujące różnice wskazują na mniejszą wydajność aparatu asymilacyjnego sosen pochodzących z gruntów porolnych niż tych wyrosłych na glebach leśnych. Regresja między masą igliwia a wiekiem drzewa (ryc. 6) wskazywałaby, że zmniejszenie wydajności koron sosen wyrosłych w warunkach gruntów porolnych zaczyna występować po przekroczeniu około 65 roku życia i postępuje wraz z przechodzeniem do kolejnych etapów ontogenezy (ryc. 6).

Rozpatrując wydajność aparatu asymilacyjnego oraz architekturę rośliny, należy wziąć pod uwagę to, iż alokacja biomasy podczas wzrostu drzewa podlega biofizycznym ograniczeniom. Na przykład aparat asymilacyjny, którego wielkość bezpośrednio wpływa na produktywność fotosyntetyczną, musi mieć odpowiednie podparcie mechaniczne oraz dostęp i możliwość poboru wody i składników pokarmowych (Mencuccini et al. 1997). Zakłócenie któregośkolwiek z czynników, które istotnie wpływają na rozwój i wydajność korony może spowodować różnicowanie omawianych zależności, w związku z czym można przypuszczać, iż warunki wzrostu, jakie panują na gruntach porolnych w pewnym zakresie zakłócają osiągnięcie przez drzewa fizjologicznej równowagi.

W kolejnym etapie, opierając się na zależnościach pomiędzy cechami biometrycznymi a biomasa aparatu asymilacyjnego, opracowano modele allometryczne, które pozwolą na szacowanie biomasy ulistnienia na

podstawie pierśnicy drzewa. Jak podaje Cienciala et al. (2006) i Turski et al. (2008), na podstawie cech łatwo mierzalnych, takich jak pierśnica, wysokość czy wiek drzewa, można względnie dokładnie określić model biomasy dla jednego drzewa. W praktyce rzadko szacuje się biomasa ulistnienia pojedynczych drzew, a znacznie ważniejsza wydaje się być możliwość szacowania, ze stosunkowo dużą dokładnością, masy aparatu asymilacyjnego całych drzewostanów (Lehtonen et al. 2004; Socha i Wężyk 2007). W wyniku bardzo dużej zmienności biomasy ulistnienia sosny zwyczajnej, użycie nawet bardzo wielu zmiennych niezależnych nie zapewni wysokiej dokładności szacowania biomasy. Dlatego przy wyborze równania optymalnego do szacowania biomasy należy wziąć pod uwagę wiele zmiennych niezależnych, które mogą wpłynąć na jego dokładność. W pierwszym etapie pracy wzięto pod uwagę wszystkie pomierzone cechy, tj. pierśnicę, wysokość drzewa, długość i średnicę korony oraz wiek drzewa. Stosując regresję krokową wsteczną opracowano modele oddzielnie w dwóch porównywanych grupach drzew. W konsekwencji przeprowadzonych analiz otrzymano dwa modele allometryczne (9, 10) pozwalające, jedynie na podstawie pierśnicy, na względnie dokładną predykcję biomasy ulistnienia drzewostanów sosnowych wyrosłych w warunkach gruntów porolnych oraz leśnych. Ponieważ nie stwierdzono pomiędzy modelami istotnych różnic, wydaje się możliwe stosowanie ich zamiennie, bez względu na warunki wzrostu określone rodzajem gruntu.

Wiele równań służących do predykcji biomasy ulistnienia zostało opracowanych z wykorzystaniem dwóch bądź jednej zmiennej biometrycznej, tj. pierśnicy oraz wysokości drzewa (Zianis et al. 2005; Bronisz et al. 2009). Biorąc pod uwagę zasięg występowania sosny w Europie, jej dużą zmienność i zdolności adaptacyjne, można uznać, że użycie w tych samych równaniach jednej zmiennej niezależnej przy zachowaniu względnie dużej dokładności jest uzasadnione tylko na skalę lokalną. Za słusnością tej tezy przemawia fakt, iż uzyskane w pracy wyniki różnią się zasadniczo od podobnych modeli, które uzyskano dla sosny z innych regionów Europy. Dlatego należy pamiętać, iż szersze zastosowanie opracowanych równań wymaga ich potwierdzenia poprzez przeprowadzenie podobnych badań dla sosny z różnych stanowisk.

## 5. Wnioski

1. Wszystkie analizowane w pracy cechy biometryczne drzew są istotnie dodatnio skorelowane z biomasa ulistnienia. Największy współczynnik korelacji

był w przypadku zależności pomiędzy masą świeżych igieł  $M_i$  a pierśnicą drzewa  $D_{1,3}$ .

2. Stwierdzono, iż masa igieł przypadająca na jednostkę powierzchni przewodzącej zwiększa się wraz z wiekiem bardziej u drzew wyrosłych w warunkach gruntów porolnych niż u drzew wyrosłych na gruntach leśnych. Może to wskazywać na występowanie różnic wydajności koron drzew porównywanych grup.

Ponadto stwierdzono, iż wielkość korony określona masą świeżych igieł pozostaje w ścisłej relacji nie tylko z samą powierzchnią „aktywnych rur”, ale również z wysokością drzewa, co może wskazywać na potrzebę weryfikacji głównych założeń *Pipe Model Theory*.

3. Stwierdzono, iż pierśnica drzewa wydaje się najlepszym predykatorem biomasy ulistnienia dla sosny pochodzącej z analizowanych w pracy stanowisk.

4. Nie stwierdzono istotnych różnic w masie igieł między badanymi grupami drzew. Widoczna różnica między średnimi  $M_i$  jest statystycznie nieistotna, zatem do szacowania biomasy igliwia sosny oba powyższe modele allometryczne (9, 10) mogą być używane zamiennie bądź tylko jedno z tych równań może być stosowane bez względu na warunki wzrostu określone rodzajem gruntu.

5. Opracowane modele mogą zostać użyte do predykcji biomasy ulistnienia sosny zwyczajnej, jednak w celu praktycznego użycia równań na większą skalę powinny one zostać zweryfikowane na niezależnym materiale empirycznym pochodzącym z różnych stanowisk sosny.

## Literatura

- Albrektson A. 1980. Relations between tree biomass fractions and conventional silvicultural measurements. w: Persson T. (ed.) Structure and function of northern coniferous forest – an ecosystem study. *Ecological Bulletins* (Stockholm), 32: 315–327.
- Albrektson A. 1984. Sapwood basal area and needle mass of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees in Central Sweden. *Forestry*, 57: 35–43.
- Baldwin V.C., Peterson K.D., Burkhatt H.E., Amateis R.J., Dougherty P.M. 1997. Equations for estimating loblolly pine branch and foliage weight and surface area distributions. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 918–927.
- Baskerville G. L. 1972. Use of logarithmic regression in the estimation of plant biomass. *Canadian Journal of Forest Research*, 2, 49 – 53.
- Berninger F., Nikinmaa E. 1994. Foliage area–sapwood area relationships of Scots pine (*Pinus sylvestris*) trees in different climates. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 2263–2268.
- Bronisz K., Bronisz A., Zasada M., Bijak S., Wojtan R., Tomusiak R. et al. 2009. Biomasa aparatu asymilacyjnego w



- drzewostanach sosnowych zachodniej Polski. *Sylvan*, 153 (11): 758-767.
- Burger H. 1929. Holz, Blattmenge und Zuwachs. 1. Mitteilung: Die Weimouthsföhre. *Mitteilungen der Schweizerischen anstalt für das forstliche versuchswesen*, 15: 243–292.
- Burger H. 1937. Kronenuntersuchungen. *Schweizerische Zeitschrib für Forstwesen*, Zürich, 44-49
- Cienciala E., Černý M., Tatarinov F., Apltauer J., Exnerová Z. 2006. Biomass functions applicable to Scots pine. *Trees*, 20: 483–495.
- Cienciala E., Černý M., Tatarinov F., Apltauer J., Exnerová Z. 2006. Biomass functions applicable to Scots pine. *Tree Structure and Function*, 20: 483–495.
- De los Santos-Posadas H., Borders B.E. 2002. Empirical allometric models to estimate total needle biomass for loblolly pine. Proceedings of the 11<sup>th</sup> biennial southern silvicultural research conference. USDA-FS. General Technical Report SRS, pp 431–437.
- Finney D. J. 1951. On the distribution of a variate whose logarithm is normally distributed. *Journal of the Royal Statistical Society*, Supplement 7: 155–161.
- Gorzalak A. 1996. Ekologiczne warunkowania kształtowania lasów na gruntach porolnych. *Sylvan*, 5: 29-34.
- Goulden M.L., Munger J.W., Fan S-M., Daube B.C., Wofsy S.C. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science*, 271: 1576–1578.
- Grace J.C., Jarvis P.G., Norman J.M. 1987. Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 17: 119–203.
- Grochowski J. 1973. Dendrometria. Warszawa, PWRiL.
- Hooker T.D., Compton J.E. 2003. Forest ecosystem carbon and nitrogen accumulation during the first century after agricultural abandonment. *Ecological Applications* 2: 299–313.
- Huxley J.S. 1932. Problems of relative growth. New York, MacVeagh.
- Jelonek T., Pazdrowski W., Arasimowicz M., Tomczak A., Szaban J. 2009. Wpływ siedliska i klasy biologicznej drzewa na wydajność korony u sosny zwyczajnej (*Pinus sylvestris* L.) *Sylvan*, 153 (5): 304–322.
- Jelonek T., Pazdrowski W., Arasimowicz M., Tomczak A., Walkowiak R., Szaban J. 2008. The applicability of the pipe model theory in trees of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) of Poland. *Journal of Forest Science*, 54(11): 519–531.
- Jelonek T., Pazdrowski W., Tomczak A., Szaban J., Jakubowski M. 2007. Dynamics of heartwood formation in stems of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) growing in fresh coniferous forest sites on former farmland and typical forest soil. *Annals of Warsaw Agricultural University, Forestry and Wood Technology*, 61: 279-285.
- Jenkins J.C., Chojnacki D.C., Heath L.S., Birdsey R.A. 2003. National-scale biomass estimators for United States tree species. *Forestry Science*, 49: 12–35.
- Jennrich R.I., Sampson P.F. 1968. Applications of stepwise regression to non-linear estimation. *Technometrix*, 10: 63–72.
- Koerper G.J., Richardson C.J. 1980. Biomass and net annual primary production regressions for *Populus grandidentata* on three sites in northern lower Michigan. *Canadian Journal of Forest Research*, 10: 92–101.
- Kraft G., 1884. Beiträge zur Lehre von den Durchforstungen, Schlagstellungen und Lichtungshieben. Hannover, Germany, Klindworth's. 26p.
- Kuchar L. 2004. Niebezpieczeństwa stosowania transformacji funkcji w aproksymacji metodą najmniejszych kwadratów przy modelowaniu zagadnień rolniczych. *Acta Agrophysica*, 3(1), 99–105.
- Lehtonen A. 2005. Estimating foliage biomass in Scots pine (*Pinus sylvestris*) and Norway spruce (*Picea abies*) plots. *Tree Physiology*, 25: 803–811.
- Lehtonen A., Mäkipää R., Heikkinen J., Sievänen R., Liski J. 2004. Biomass expansion factors (BEFs) for Scots pine, Norway spruce and birch according to stand age for boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 188 (1-3): 211–224.
- Mäkelä A., Albrektson A. 1992. An analysis of the relationship between foliage biomass and crown surface area in *Pinus sylvestris* in Sweden. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 7: 297–307.
- Mäkelä A., Vanninen P. 1998. Impacts of size and competition on tree form and distribution of aboveground biomass in Scots Pine. *Canadian Journal of Forest Research* 28: 216–227.
- Marks PL 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. *Ecological Monographs*, 44: 73–88.
- Marquardt D. 1963. An algorithm for least-squares estimation on nonlinear parameters. *Journal of the Society for Industrial and Applied Mathematics*, 11, 431–441.
- Mencuccini M., Grace J., 1996. Hydraulic conductance, light interception and needle nutrient concentration in Scots pine stands and their relations with net primary productivity. *Tree Physiology*, 16: 459–468.
- Mencuccini M., Grace J., Fioravanti M. 1997. Biomechanical and hydraulic determinants of tree structure in Scots pine: anatomical characteristics. *Tree Physiology*, 17(2): 105–113.
- Mohler, C.L., Marks, P.L., Sprugel, D.G. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinning of pure stands. *Journal of Ecology*, 66: 599–614.
- Muukkonen P., Mäkipää R. 2006. Biomass Equations for European Trees: Addendum. *Silva Fennica*, 40(4): 763–773.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. 1964a. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. I. Basic analyses. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 97-105.
- Shinozaki K., Yoda K., Hozumi K., Kira T. 1964b. A quantitative analysis of plant form: the pipe model theory. II. Further evidence of the theory and its application in forest ecology. *Japanese Journal of Ecology*, 14: 133–139.
- Socha J., Wezyk P. 2007. Allometric equations for estimating the foliage biomass of Scots pine. *European Journal of Forest Research*, 126: 263–270.
- Szujecki A. 1990. Ekologiczne aspekty odtwarzania ekosystemów leśnych na gruntach porolnych, *Sylvan* 3(12): 23-40.
- Thompson D.C. 1989. The effect of stand structure and stand density on the leaf area – sapwood area relationship of

- lodge pole pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 19: 392-396.
- Turski M., Beker C., Kazmierczak K., Najgrakowski T. 2008. Allometric equations for estimating the mass and volume of fresh assimilational apparatus of standing Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) trees. *Forest Ecology and Management*, 255: 2678–2687.
- Waring R.H., Schroeder P.E., Oren R. 1982. Application of the pipe model theory to predict canopy leaf area. *Canadian Journal of Forest Research*, 12: 556–560.
- Whitehead D., 1978. The estimation of foliage area from sapwood basal area in Scots pine. *Forestry*, 51: 137-149.
- Yukihiro C. 1998. Architectural analysis of relationship between biomass and basal area based on pipe model theory. *Ecological Modelling*, 108: 219-225.
- Zianis D., Muukkonen P., Mäkipää R., Mencuccini M. 2005. Biomass and Stem Volume Equations for Tree Species in Europe. *Silva Fennica*, Monographs 4: 1-63.