

TEORIA SUKCESJI EKOLOGICZNEJ NA TLE WSPÓŁCZESNYCH BADAŃ; PRZYKŁADY Z LASÓW AMERYKI PÓŁNOCNEJ

Theory of ecological succession compared with results of recent studies: examples from
the forests of North America

Jerzy SZWAGRZYK

Summary. Successional theory, after decades of controversies, is still an important issue in ecological disputes. Results of studies conducted in America during last ten years confirm the fact that patterns of vegetation dynamics are much more complex and diverse than classical ecological theory had assumed. Division between primary and secondary succession is not always clear, as it has been shown by studies conducted after the Mt St Helens eruption. Large-scale natural disturbances turned out to be the crucial factor shaping vegetation patterns in many communities, including some forests which had been previously considered very stable. As shown by the research in Mt Rainier National Park, the climax stadium in forests dominated by long-living trees is rarely being attained. Secondary succession in old fields is driven more by local site factors and proximity of seed sources than by changes induced by the vegetation itself. No single theory can now explain the complexity of vegetation changes.

Key words: climax, natural disturbances, pattern and process

Dr Jerzy Szwagrzyk, Katedra Botaniki Leśnej i Ochrony Przyrody, Akademia Rolnicza, Al. 29 Listopada 46, 31–425 Kraków

WSTĘP

W rozdziale wstępnym książki poświęconej koncepcjom ekologicznym J. M. Cherrett [9] podsumowuje wyniki ankiety, przeprowadzonej wśród członków British Ecological Society w 1988 roku. Wśród najważniejszych koncepcji ekologicznych sukcesja jest tam wymieniona na drugim miejscu (tuż za koncepcją ekosystemu). Okazuje się więc, że w kilkadziesiąt lat po sformułowaniu, po dziesięcioleciach burzliwych dyskusji [11, 23, 7], sukcesja ekologiczna wciąż jest zagadnieniem interesującym – dla jednych jako jedna z podstawowych koncepcji w dziedzinie ekologii, dla innych jako cel ataku.

Nagromadzone w ciągu ostatnich kilkunastu

sięciu lat wyniki badań wskazują na ogromne zróżnicowanie przebiegu procesów sukcesyjnych [45]. Oprócz opisanych na początku obecnego stulecia zmian roślinności o charakterze kierunkowym [10, 30], stwierdzono także istnienie zmian o charakterze cyklicznym [6, 25], w stosunku do których pojęcia takie jak „wcześniejszy” czy „późniejszy” tracą sens, oraz procesów kierowanych przez dynamikę populacji dominujących gatunków [42, 32, 28]. Niebawym wzrost ilościowy badań nad rolą naturalnych zaburzeń w przyrodzie zaowocował ogromnym materiałem faktograficznym, z którego wynika, że dla większości zbiorowisk roślinnych powtarzające się procesy zaburzeń i regeneracji po ich wystąpieniu stanowią typowy wzorzec dynamiki [34, 38, 41].

MODEL CONNELLA I SLATYERA

Prawie równoległe z klasyczną teorią sukcesji Clementsa [10] została sformułowana przez Gleasona [18] alternatywna koncepcja, zwana indywidualistyczną. Nie zakładała ona istnienia jednolitego wzorca sukcesji, natomiast kładła nacisk na zróżnicowanie dynamiki roślinności i na rolę czynników o charakterze losowym. W myśl tej koncepcji o kierunku i tempie przebiegu sukcesji decydowały mechanizmy populacyjne: rozsiewanie diaspor, zróżnicowany wzrost i przeżywalność roślin w konkretnych warunkach siedliskowych oraz oddziaływanie konkurencyjne między gatunkami.

W podobnym duchu została sformułowana hipoteza F. Eglera [14] dotycząca zmian w składzie gatunkowym w toku sukcesji. W myśl tej hipotezy większość gatunków charakteryzujących różne stadia sukcesyjne – od pionierskich po klimaksowe – pojawia się w krótkim czasie po rozpoczęciu procesu sukcesji, czasem nawet równocześnie, a wrazenie ich stopniowego zastępowania się jest wywołane przez różnice w ich tempie wzrostu i długowieczności. Hipotezę tą (nazwaną 'initial floristic composition') przeciwstawił Egler [14] koncepcji „sztafety florystycznej” ('relay floristics'), w myśl której gatunki pojawiają się stopniowo – najpierw pionierskie, a dopiero znacznie później, po przekształceniu przez nie środowiska, gatunki „klimaksowe”.

Najciekawszy chyba z problemów związanych z sukcesją został bardzo jasno sformułowany przez Connella i Slatyera [11]. Przedstawili oni trzy wersje centralnego dla teorii sukcesji zagadnienia: w jaki sposób rośliny pojawiające się w początkowych stadiach sukcesji wpływają na szanse rozwoju roślin późniejszych stadiów sukcesyjnych. Teoretycznie rzecz ujmując istnieją trzy możliwości:

1. Rośliny wczesnych stadiów sukcesyjnych (gatunki pionierskie) oddziałują korzystnie na rozwój roślin późniejszych stadiów sukcesyjnych – jest to model „wspomagania” (facilitation model)
2. Wpływ gatunków pionierskich jest nieistotny; nie wpływają one ani pozytywnie, ani

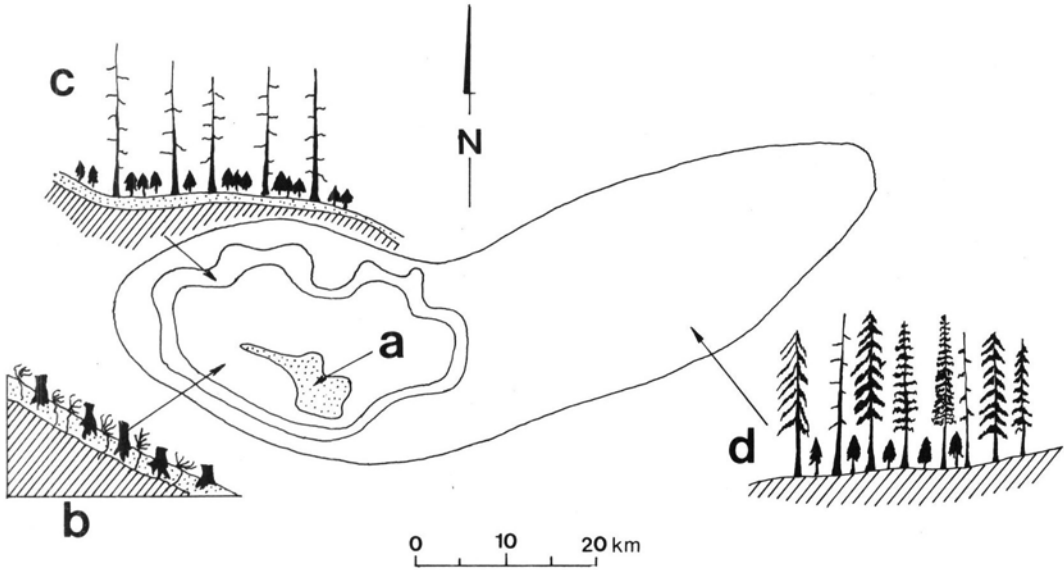
negatywnie na rozwój roślinności późniejszych stadiów – jest to model tolerancji (tolerance model)

3. Wpływ gatunków pionierskich na gatunki pojawiające się później jest szkodliwy (model „powstrzymywania” – inhibition model)

Klasyczna teoria sukcesji [10] zakładała, że w przyrodzie bezwzględnie przeważa model pierwszy. W miarę gromadzenia coraz większej ilości materiału okazało się, że na poparcie każdego z tych modeli można znaleźć przykłady [11, 7]. Nie znaczy to jednak, że są one jednakowo liczne dla każdego modelu. Spośród przeanalizowanych dotychczas przypadków najczęściej zgodnych jest z modelem drugim. Rośliny wcześniejszych stadiów sukcesyjnych ani nie „poprawiają” środowiska w sposób znaczący, ani nie są na tyle silnie konkurencyjne, żeby móc powstrzymać rozwój roślin późniejszych stadiów sukcesyjnych. Dzieje się zwykle tak, że np. oddziaływanie dodatnie (np. zwiększenie zawartości próchnicy w glebie) jest równoważone przez oddziaływanie o charakterze ujemnym (np. ograniczenie zawartości wody dostępnej dla innych roślin).

SUKCESJA PIERWOTNA I WTÓRNA; PRZYKŁADY Z MOUNT ST. HELENS

Pierwsze klasyfikacje sukcesji tworzono wówczas, kiedy dysponowano stosunkowo niewielkim materiałem faktograficznym, a dokładne dane zebrane były dla niewielkiej grupy przypadków, które wypadałoby dzisiaj określić jako przypadki szczególne. Dychotomia: sukcesja pierwotna i sukcesja wtórna, mogła się wydawać sensowna w czasie, kiedy dane o sukcesji pochodziły – mniej więcej pół na pół – albo z badania zarastania piaszczystych wydym nad jeziorem Michigan [29], albo z zarastania lasem opuszczonych pól w Nowej Anglii [10, 30]. Z dzisiejszej perspektywy widać jednak, że przypadki opisywane jako sukcesja pierwotna są na tle całości kształtu zmian szaty roślinnej wąskim marginesem, i że są opisywane stosunkowo często dlatego, iż są łatwe do badania i dobrze pasują do teorii. Warto zauważyć, że na tle wszy-



Ryc. 1. Rozmieszczenie zniszczeń roślinności w okolicy Mount St. Helens a – tereny na których roślinność została całkowicie zniszczona; b – tereny, na których wszystkie drzewa zostały obalone, a teren pokryty grubą warstwą popiołów; c – tereny, na których drzewa zostały oszalone, ale przetrwała część chronionych przez grubą warstwę śniegu odnowień; d – tereny na których osadziła się warstwa popiołu o grubości od 1 do 30 cm, co doprowadziło do obumierania pojedynczych drzew.

Fig. 1. Destruction of vegetation around Mount St. Helens a – areas, where vegetation was totally destroyed; b – the blow-down forest covered with thick layer of volcanic ashes; c – the scorched forest, where some forest regeneration survived, protected by thick snow cover; d – areas covered with volcanic ashes 1–30 cm thick, what resulted in selective tree mortality.

stkich przemian, jakim podlegała i podlega nadal szata roślinna, przypadki kiedy sukcesja odbywa się w miejscu, gdzie nie ma ani żadnych roślin, ani ich spor, są ograniczone do znikomo małych powierzchni, podczas gdy prawie wszystko, co składa się na historię szaty roślinnej, należałoby sklasyfikować jako sukcesję wtórną.

Do bardzo efektywnych i często cytowanych przykładów sukcesji pierwotnej należą obserwacje zarastania przez roślinność wysepek pochodzenia wulkanicznego. Są to przypadki nieliczne – pierwszy z nich, Krakatau, dostarczył wprawdzie mnóstwo ciekawego materiału obserwacyjnego, ale ze względu na metodyczne nieściśności w prowadzeniu badań jest przedmiotem wielu kontrowersji. Drugi przypadek – wyspa Surtsey koło Islandii – jest przykładem badań prowadzonych w sposób bardzo ścisły. Niestety, tempo rozwoju roślinności w tej strefie klimatycznej jest bardzo powolne. Jednym z wniosków wynikających z przebiegu sukcesji na Surtsey jest decydująca rola sposobów rozsiewania roślin dla tempa ich pojawiania się na wy-

spie; natomiast przewidywania co do „pionierskiej” roli pewnych grup organizmów (jak np. porosty) nie potwierdziły się [26].

Dobrym przykładem na to, jak złudne może być rozdzielanie sukcesji na pierwotną i wtórną, są badania prowadzone na terenach zniszczonych przez erupcje Mount St. Helens w maju 1980 roku. W klasycznym ujęciu teorii sukcesji wkraczanie roślinności na tereny zniszczone przez erupcję wulkanu to typowy przykład sukcesji pierwotnej [33]. Wybuchy wulkanów, zwłaszcza te bardziej gwałtowne, niszczą biotowiska roślinne na wielkich powierzchniach. Wydawać by się mogło, że w tym przypadku sukcesja pierwotna obejmuje znaczne obszary.

Po dokładnym zbadaniu okazało się, że opinia ta jest znacznie przesadzona. Erupcja Mount St. Helens zniszczyła lasy na obszarze dziesiątków tysięcy hektarów (Ryc. 1), a na obszarach wielu tysięcy hektarów roślinność zniknęła całkowicie pod warstwą wulkanicznych popiołów

[1, 21]. Jednak tylko obszar na północ od stożka wulkanicznego – pokryty przez gorącą lawę – okazał się być rzeczywiście pozbawiony roślin [12]. Gdzie indziej, przez całe lata, żywe pędy przebijały się przez grube warstwy popiołu. W rezultacie tego na terenach, które wydawały się być zupełnie pozbawione roślinności, pojawiały się niewielkie oazy roślin, które przetrwały erupcję i kilkuletnie przysypanie popiołem [2, 50, 21].

Kolejny mit związany z teorią sukcesji głosi, że podłoża odsłonięte w wyniku różnych kataklizmów to siedliska skrajnie niekorzystne dla roślin, na których utrzymać się mogą tylko gatunki „pionierskie”. Natomiast inne rośliny mogłyby tam wkraczać dopiero po dłuższym czasie, kiedy środowisko zostałoby już odpowiednio przekształcone przez roślinność pionierską. Pogląd ten jest całkowicie fałszywy w odniesieniu do popiołów wulkanicznych i lawy, na których stosunkowo skutecznie osiedlają się gatunki roślin uważane za „klimaksowe” [12]. Na wulkanicznych popiołach Pumice Plains spotyka się pojedyncze młode egzemplarze drzew leśnych, między innymi gatunków uchodzących za wybitnie cienioznośne i wymagające żyznych gleb, jak np. *Abies amabilis* czy *Tsuga heterophylla* [16, 48]. Rosną one także w miejscach, gdzie na warstwie popiołu nie ma oprócz nich żadnych innych roślin. Powstały z nasion przyniesionych z odległości kilkunastu kilometrów – taka jest bowiem odległość od najbliższych drzewostanów, które nie uległy zniszczeniu w wyniku erupcji.

Osadzenie wielocentymetrowej warstwy popiołów wydaje się być dla lasu kataklizmem, ale obserwacje dokonane po 1980 roku w rejonie Mount St. Helens wskazują, że niektóre drzewostany przeżyły nawet przysypanie warstwą popiołów grubszą niż 30 cm; do podobnych wniosków prowadzi analiza dendrochronologiczna drzew, które przeżyły erupcję w 1480 roku [49]. Jednak nawet jeżeli drzewostany przeżywają przysypanie popiołami wulkanicznymi – jak się to na ogół dzieje – to pośredni wpływ erupcji na nie może być bardzo istotny. Jednym z takich efektów bywa np. bardzo obfite odnowienie drzew na popiołach wulkanicznych, dające początek nowej, bardzo dynamicznej generacji

drzew. Można to obecnie obserwować w rejonie Mosquito Meadows, gdzie pod okapem starodrzewia złożonego z *Tsuga mertensiana* i *Abies amabilis*, odnawiającego się przed 1980 rokiem bardzo słabo, bezpośrednio po erupcji Mount St. Helens nastąpił bardzo obfity obsiew *Abies amabilis* na popiołach wulkanicznych [3]. Przypadek ten wskazuje na zawodność prognoz dynamiki lasu opartych na kilku- lub kilkunastoletnich obserwacjach; czasem wydarzenia o charakterze katastrofy występujące raz na kilka stuleci, wpływają na kierunek zmian w sposób decydujący.

Odporność różnych gatunków drzew na zasypianie popiołami wulkanicznymi może też być bardzo różna i może doprowadzić do istotnych zmian w składzie gatunkowym drzewostanów. Obserwacje w dolinie Iron Creek w Gifford Pinchot National Forest wskazują, że np. *Abies amabilis* jest bardziej wrażliwa niż inne gatunki iglaste i ustępuje z drzewostanu, podczas gdy *Pseudotsuga menziesii* i *Tsuga heterophylla* nie wykazują zwiększonej śmiertelności [40].

Siedliska trudne do zasiedlenia dla roślin innych niż gatunki „pionierskie” należą do rzadkości. Jako przykład podaje się często lite skały, ale również i one mogą być stosunkowo szybko opanowywane przez gatunki „klimaksowe” osiedlające się w szczelinach i na półkach skalnych. Naprawdę trudne do zasiedlenia bywają przemyte, gruboziarniste piaski wydymowe i świeżo odsłonięte przez lodowiec twory morenowe, na których niska zawartość azotu ogranicza wzrost większości gatunków i powoduje, że gatunki „pionierskie” wiążące azot rzeczywiście poprawiają warunki siedliskowe dla wkraczających po nich bardziej wymagających drzew [6, 25]. Są to jednak przypadki szczególne, od dawna opisywane w prawie każdym podręczniku ekologii jako przykłady sukcesji pierwotnej.

Kolejny wniosek, jaki nasuwa analiza przypadku Mount St. Helens to znaczenie lokalnej dostępności wody dla tempa sukcesji. Okazuje się, że nie „przygotowanie” siedliska przez gatunki pionierskie, ale dostępność wody jest tym czynnikiem, który najsilniej różnicuje tempo rozwoju roślinności na Pumice Plains, czyli na terenie zupełnie pozbawionym roślinności bez-

pośrednio po wybuchu [16, 47]. Wprawdzie w rejonie Mount St. Helens roczna suma opadów jest wysoka (ponad 1500 mm), ale letnie susze zdarzają się niemal co roku [12]. Na innych obszarach zamiast wody rolę czynnika ograniczającego może pełnić coś innego – w każdym razie jest wysoce prawdopodobne, że będzie to czynnik nie związany z obecnością czy brakiem innych roślin.

PROBLEM Z KLIMAKSEM: PRZYKŁADY Z PARKU NARODOWEGO MOUNT RAINIER.

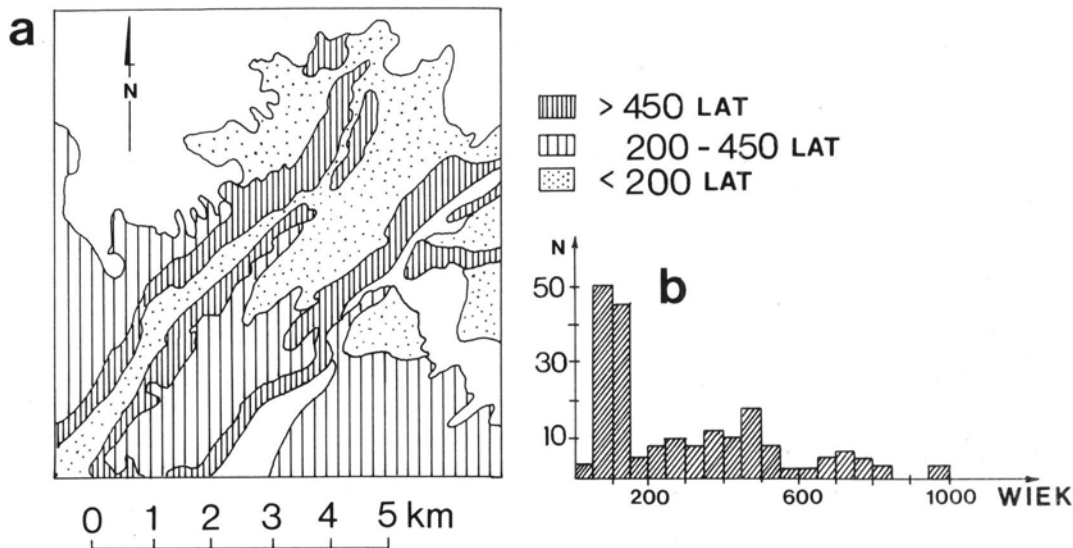
Pojęcie klimaksu weszło na dobre do słownika i do świadomości ekologów, tak że zaprzeczenie temu, jakoby w ogóle istniały zbiorowiska klimaksowe, wywołało w swoim czasie prawdziwą burzę [13]. Istnienie klimaksu zaatakowano z dwóch stron; po pierwsze, w myśl teorii, zbiorowisko klimaksowe jest dostosowane do klimatu i warunkiem jego istnienia jest to, że klimat pozostaje mniej więcej stały. Tymczasem istotne zmiany klimatyczne zachodzą często w czasie znacznie krótszym niż średni czas trwania życia wielu gatunków drzew [5 17], stąd przynajmniej jeden z elementów ekosystemu jest często wyraźnie niedostosowany do klimatu w czasie krótszym niż trwanie jednej generacji.

Drugi zarzut dotyczy częstotliwości występowania w przyrodzie różnego rodzaju naturalnych zaburzeń (pożary, huraganowe wiatry, osuwiska etc.). Z ich istnienia zdawali sobie sprawę Clements i jemu współcześni, ale zdecydowanie nie doceniali wagi tych zjawisk. Dopiero od lat 70. datuje się istna eksplozja badań nad naturalnymi zaburzeniami i ich rolą w dynamice ekosystemów [34]. Obecnie badanie naturalnych zaburzeń w znacznym stopniu wyparło klasyczne badania nad sukcesją; o ile jeszcze przed dwudziestu laty podstawowe pytanie amerykańskiego ekologa wkraczającego do dowolnego ekosystemu mogło brzmieć: w jakim stadium sukcesyjnym jest obecnie dane zbiorowisko i co będzie tutaj zbiorowiskiem klimaksowym, to obecnie analogiczne pytanie może raczej brzmieć: z jakim rodzajem, częstotliwością i intensywnością naturalnych zaburzeń mamy tutaj do czynienia? [35].

Dobłą ilustracją pierwszego zarzutu pod adresem koncepcji klimaksu są zmiany zachodzące w pobliżu górnej granicy lasu w Parku Narodowym Mount Rainier w USA. W okresie poprzednich paru stuleci, które były stosunkowo chłodne, górna granica lasu i dolny zasięg lodowców zostały ustalone stosunkowo nisko. Od połowy XIX wieku ma miejsce wyraźne ocieplenie klimatu [17], szczególnie widoczne w latach 1930–1960. Jego bardzo łatwo dostrzegalnym efektem jest topnienie jeziorów lodowcowych i przesunięcie się czoł lodowców o kilkadziesiąt metrów w górę. Drugim efektem, mniej na razie widocznym, jest zjawisko masowego obсіewu drzew powyżej górnej granicy lasu; ponieważ wzrost tych drzew jest dosyć powolny, na pierwszy rzut oka przebieg górnej granicy lasu wydaje się nie zmieniony. Jeżeli jednak ocieplenie klimatu potrwa dłużej, jej przesunięcie w górę stanie się widoczne.

Mniej widoczne są efekty ocieplenia klimatu w niższej rosnących lasach, co jednak wcale nie znaczy, że ich nie ma. Ponieważ wiele gatunków drzew tworzących lasy Mount Rainier może żyć po kilkadziesiąt lat, a niektóre z nich powyżej tysiąca, większość obecnych drzewostanów powstała w warunkach klimatu chłodniejszego niż obecny. Najstarsze z tych drzewostanów powstały w latach wczesnośredniowiecznego ocieplenia klimatu, przetrwały tzw. małą epokę lodową [5, 17] i dotrwały do współczesnego ocieplenia. Udział tych najstarszych drzewostanów jest jednak niewielki: to, co uderza w tych lasach, to ogromny udział drzewostanów 400–500 letnich, zajmujących z reguły dosyć rozległe obszary, poprzedzielane mniejszymi enklawami drzewostanów starszych i młodszych (Ryc. 2). Stosunkowo rozległe, jednogeneracyjne drzewostany powstały w wyniku rozległych pożarów, które w okresie średniowiecznego ocieplenia objęły znaczną część obszaru Gór Kaskadowych i w znacznej mierze ukształtowały ich krajobraz [31].

Lasy Mount Rainier dostarczają więc również przykładów na poparcie drugiego argumentu przeciw koncepcji klimaksu – roli naturalnych zaburzeń w dynamice roślinności. Czynniki wpływającymi w sposób istotny na dyna-



Ryc. 2. Przestrzenne zróżnicowanie wieku drzewostanów w rejonie Rampart Ridge w parku narodowym Mount Rainier (a), oraz histogram liczebności drzew w klasach wieku w próbie pobranej na tym terenie (b) (na podstawie Moir 1989, zmodyfikowane).

Fig. 2. Spatial differentiation of tree-stand ages around Rampart Ridge, Mount Rainier National Park (a), and a histogram of tree distribution among age classes in a sample collected from that area (b) (after Moir 1989, modified).

mikę tamtejszych lasów są przede wszystkim pożary, a w mniejszym stopniu wybuchy wulkanów i osuwiska. Wprawdzie roczna suma opadów na tym obszarze waha się od 1000 do 3000 mm, ale prawie corocznie w ciągu lata występują susze. W latach, kiedy susze stają się bardziej dotkliwe niż zwykle, pojawiają się pożary. Mozaika drzewostanów na terenach objętych ochroną (a więc nie podlegającym wyrębom) odzwierciedla w głównej mierze wpływ pożarów; większość drzewostanów powstaje na wypaleniskach, gdzie spaleniemu uległ albo cały drzewostan, albo przynajmniej większość tworzących go drzew. Dlatego zróżnicowanie wieku drzew w obrębie pojedynczego drzewostanu nie jest duże – zwykle daje się wyodrębnić jedną lub dwie dominujące kohorty (Ryc. 2) – podczas gdy różnice wieku między dwoma sąsiadującymi ze sobą drzewostanami mogą być bardzo duże [31, 35]. Wpływ pożarów leśnych jest też głównym czynnikiem powodującym, że *Pseudotsuga menziesii* – gatunek światłołubny – jest w niższych położeniach głównym albo jednym z głównych składników drzewostanów [31].

Oprócz dawnych erupcji Mount Rainier (który też jest wulkanem) wpływ na lasy tego parku narodowego wywarły również wybuchy innych wulkanów, niekiedy bardzo odległych. Odkrytki glebowe w lasach Mt Rainier przypominają tort, złożony z warstw o różnym zabarwieniu i o różnej grubości [31]. Są to warstwy popiołów wulkanicznych; jedną z najgrubszych jest ta, która pochodzi z wybuchu Mt Mazama w Oregonie, odległego od Mt Rainier o 500 km w linii prostej (obecnie w miejscu wulkanu Mt Mazama jest jezioro – Crater Lake, chronione w parku narodowym). Erupcja Mount St. Helens z końca XV wieku spowodowała osadzenie kilkucentymetrowej warstwy popiołów na stokach Mount Rainier; dla porównania, słynna erupcja z 1980 roku osadziła warstewkę popiołu grubości jednego milimetra.

Doskonałym przykładem roli osuwisk w dynamice drzewostanów parku narodowego Mount Rainier jest przypadek tzw. Kautz mudflow. W roku 1947, po długotrwałych deszczach, doszło do rozległych osuwisk w górnej części zlewni Kautz Creek. Potężna struga błota wy-

pełniła wąsko dolinę; dużo drzew rosnących w pobliżu jej dna zostało wyrwanych, pozostałe zostały zalane warstwą błota o grubości od kilku do kilkunastu metrów. Wskutek odcięcia dostępu powietrza do korzeni drzewa te obumarały w następnych latach, a ich kikuty stoją jeszcze do dzisiaj wśród gęstwiny młodych drzew, które obsiały się na warstwie błota tworzącej nowe, podwyższone dno doliny Kautz Creek. Powrót lasu na ten teren był bardzo szybki, tak że najwyższe z drzew w młodych drzewostanach dorastają już do dwudziestu metrów wysokości. Jest to dobry przykład na to, jak w warunkach sprzyjającego wzrostowi drzew podłoża i dostępności nasion (pas zniszczonego lasu miał szerokość od kilkudziesięciu do kilkuset metrów, a dookoła stały stare drzewostany) sukcesja może postępować bardzo szybko. Jest to zarazem przypadek trudny, nie będący ani typową sukcesją pierwotną, ani wtórną. Wprawdzie cała roślinność na miejscu została zniszczona, przynajmniej w strefie gdzie grubość warstwy błota wynosiła kilkanaście metrów, ale za to wraz z błotem przyniesione zostały nasiona, fragmenty roślin, a zapewne także i całe rośliny, oraz sporo martwej materii organicznej [31].

OD CZEGO ZALEŻY PRZEBIEG SUKCESJI WTÓRNEJ: PRZYKŁADY Z NOWEJ ANGLII

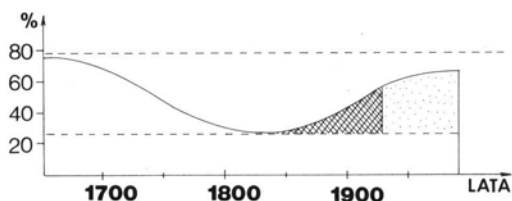
Bardzo typowym przykładem sukcesji wtórnej – a zarazem jednym z najbardziej znanych – jest zarastanie przez las opuszczonych pól i pastwisk w Nowej Anglii [4, 19]. Zjawisko to trwa ze zmiennym nasileniem od ponad 100 lat i obejmuje bardzo duże obszary, rzędu milionów hektarów – zalesienie terenu wzrosło tam od mniej niż 30% w połowie XIX wieku do ponad 70 % obecnie (Ryc. 3).

W procesie tym wyróżnia się na ogół dwie wyraźne fazy. W pierwszej, trwającej od lat osiemdziesiątych XIX wieku do lat dwudziestych naszego stulecia, opuszczone pola i pastwiska zarosły głównie lasami złożonymi z sosen, przede wszystkim z wejmutki *Pinus strobus*. W fazie drugiej, trwającej od końca lat dwudziestych, po wycięciu lasów sosnowych pojawiły się drzewostany liściaste z niewielką domieszką ga-

tunków iglastych [43]. Zarastanie opuszczonych gruntów rolnych przez lasy trwa do dzisiaj i główny udział mają w nim nadal gatunki liściaste. Fakt, że pierwszą generację lasu na opuszczonych polach i pastwiskach Nowej Anglii stanowiły głównie sosny, tłumaczy się ich dużą produkcją nasion i dużą zdolnością rozsiewu, ale prawdopodobnie szybki wzrost w młodym wieku (zwłaszcza u wejmutki) był jednym z czynników decydujących o osiągnięciu przez nią dominacji w młodych drzewostanach [22, 36]. Nie bez znaczenia był też zapewne fakt, że początkowo las zarastał tylko grunty najuboższe, porzucane w pierwszej kolejności, na których większość gatunków liściastych rośnie słabiej niż sosny [19].

Na to wszystko nakłada się ogromna zmienność przestrzenna. Inaczej wygląda sukcesja na glebach piaszczystych, inaczej na glebach żyzniejszych. Las wkraczający na pastwiska różni się od lasu wkraczającego na grunty orne. Inaczej przebiegała sukcesja pod koniec XIX wieku, kiedy stan liczbowy zwierzyny był bardzo niski, a inaczej przebiega obecnie, kiedy liczebność – zwłaszcza jeleni – jest bardzo wysoka, zapewne wyższa niż kiedykolwiek w historii. Preferencje pokarmowe zwierzyny mogą wpływać w sposób istotny na kształtowanie się składu gatunkowego drzewostanów; jest to zjawisko znane u nas m. in. z Puszczy Białowieskiej, gdzie udział lipy wśród młodej generacji drzew wykazuje wyraźny związek z liczebnością zwierzyny łownej [15].

Lokalne warunki – jak na przykład obecność wśród pól czy pastwisk starych drzew, mogących służyć jako źródło nasion – mogą w sposób radykalny różnicować przebieg i tempo sukcesji na terenach o bardzo zbliżonych warunkach klimatycznych i glebowych [4]. Właśnie obecnością pojedynczych okazów dębów na granicach pastwisk tłumaczy się duży udział drzew tego rodzaju w obecnych drzewostanach. Żołędzie są jednymi z największych i najtrudniejszych do przenoszenia przez wiatr owocami drzew leśnych w Nowej Anglii, tak że nawet zakładając znaczny udział starych drzew w zadrzewieniach na skrajach łąk i pastwisk, opanowanie przez dęby tak znacznych obszarów byłoby niemożliwe



Ryc. 3. Zmiany lesistości (wyrażone w procentach) w Nowej Anglii w ciągu ostatnich 300 lat. Część zakreskowana: pierwszy etap sukcesji wtórnej, część zakropkowana – drugi etap sukcesji wtórnej lasu.

Figure 3. Changes in forest cover (in percent) of New England during the last three centuries. Cross-hatched area – the first stage of secondary succession, dotted area – the second stage of secondary forest succession.

bez przenoszenia żołądki przez zwierzęta, a zwłaszcza przez sójkę *Cyanocitta cristata* [6].

Na przebieg procesu sukcesji na opuszczonych polach mają też wpływ czynniki działające w zupełnie innej skali. Badania nad przestrzennym zróżnicowaniem natężenia światła, wilgotności gleby i zawartości w niej azotu, przeprowadzone w dolinie Hudsonu, wykazały że czynniki te wykazują istotną zmienność nawet na małych odległościach (nawet mniejszych niż 1 metr), tak że zbiorowiska na pozór homogeniczne wykazują duże wewnętrzne zróżnicowanie [24]. Ma to wpływ na pojawianie się i przeżywalność drzew i może decydować zarówno o składzie gatunkowym, jak i strukturze przestrzennej młodych drzewostanów. Równie silny wpływ może mieć selektywne zgryzanie siewek przez drobne gryzonie; jest to na zarastających polach jedna z głównych przyczyn śmiertelności siewek, w warunkach skrajnych mogąca skutecznie opóźnić wkraczanie lasu. Okazuje się więc, że zróżnicowanie procesów sukcesyjnych w ich wczesnej fazie jest znacznie większe, niż zakładano, a przewidywanie ich przebiegu bez znajomości procesów składających się na sukcesję jest ryzykowne [38].

Zaznaczająca się od pewnego czasu dominacja podejścia ilościowego w ekologii dotyczy również zagadnień sukcesji [7] i to pociąga za sobą poważne konsekwencje. Zamiast kontynuowania jałowych rozważań, czy dany przypadek reprezentuje sukcesję pierwotną czy wtórną,

autogeniczną czy allogeniczną [33], lepiej byłoby zdefiniować i spróbować określić ilościowo, jaki udział w procesie sukcesji ma roślinność, która przetrwała proces zniszczenia, w stosunku do spor docierających z zewnątrz [22]. Duża część przypadków nie mieści się łatwo w żadnej z szufladek, nawet jeżeli system klasyfikacyjny jest bardzo rozbudowany [36].

Tym, co wymaga bardzo istotnej rewizji, jest też rola człowieka w procesach sukcesyjnych. W klasycznej teorii sukcesji gospodarka człowieka nie tyle wpływa na dynamikę roślinności w konkretny, możliwy do oszacowania czy pomiaru sposób, co raczej doprowadza do „skażenia” całego procesu. W rzeczywistości sposoby i zakres oddziaływania człowieka na roślinność są bardzo zróżnicowane. Sukcesja roślinności na dnie opuszczonej kopalni odkrywkowej ma niewiele wspólnego z sukcesją na leśnym zrębie, chociaż zarówno kopalnia, jak i zręb są dziełem człowieka. Różnica między powaleniem lasu przez huragan a wycięciem go przez drwali nie jest na tyle duża, aby przeważać nad istotnymi podobieństwami przebiegu procesu sukcesji w obu tych przypadkach [22, 33].

Jest jeszcze jeden aspekt związany z wpływem człowieka na procesy sukcesyjne, który warto tutaj poruszyć. Wiele zbiorowisk roślinnych, które dawniej uznawano za wolne od ludzkiej ingerencji, okazało się być efektem działania gospodarki ludzkiej. Tak było w przypadku fragmentów roślinności „stepowej” w południowej Polsce, które po objęciu ich ochroną ścisłą szybko zarosły lasem lub krzewami [44]. Ten przypadek jest nam dobrze znany, ale podobnych sytuacji jest znacznie więcej. Prawie wszystkie zbiorowiska trawiaste we wschodniej części Ameryki Północnej były wynikiem świadomego stosowania ognia przez Indian. Obecnie tereny te, opisywane przez pierwszych osadników jako rozległe, trawiaste przestrzenie, są już zarosnięte lasem – ponieważ wyeliminowanie pożarów doprowadziło do stosunkowo szybkiej ekspansji roślinności drzewiastej [46]. Znaczne ograniczenie zasięgu pożarów po wprowadzeniu gospodarki leśnej okazało się być w Ameryce jednym z najistotniejszych czynników „antropogenicznych” zmieniających dynamikę

amerykańskich lasów – a seria wielkich pożarów w Yellowstone w 1988 roku pokazała, jak niebezpiecznym błędem było ignorowanie roli ognia w dynamice naturalnych ekosystemów [39].

CZY ISTNIEJE NOWA TEORIA SUKCESJI?

Klasyczna teoria sukcesji w swojej radykalnej wersji została sfalsyfikowana. Na jej miejsce nie pojawiła się jednak żadna inna teoria o porównywalnym stopniu ogólności [8, 30]. Obecnie mamy więc do czynienia z sytuacją, kiedy ogrom nagromadzonego przez dziesięciolecia materiału nie daje się ująć w ramy jednego modelu, chociaż istnieje wiele modeli cząstkowych, o niewielkim stopniu ogólności, wyjaśniających poszczególne przypadki lub niewielkie grupy przypadków [7]. Cały czas trwają jednak próby, aby ogólny model sformułować. Próbę takiego uogólnienia – w formie koncepcji hierarchii przyczyn sukcesji – zaproponowali ostatnio Pickett i in. [37]. Jest to jednak bardziej program badawczy niż nowa teoria.

Czy doczekamy się sformułowania nowej, ogólnej teorii sukcesji? Na razie nic na to jeszcze nie wskazuje. Jedno jest pewne: droga do jej sformułowania wiedzie przez analizę mechanizmów, a tych jest wiele i badanie ich nie jest łatwe. Postęp w ich badaniu jest jednak spory [37], chociaż ogarnięcie go staje się coraz trudniejsze. Badania nad naturalnymi zaburzeniami, badania nad rolą „banku nasion”, modelowanie rozprzestrzeniania diaspor oraz konkurencji między roślinami – wszystko to składa się na coraz lepsze poznanie procesu sukcesji. Dokumentacja zmian roślinności rozrasta się też imponująco – w porównaniu z tym, czym dysponował Clements i jemu współcześni, postęp jest olbrzymi, a wysiłek włożony w założenie stałych powierzchni badawczych będzie coraz mocniej procentować w miarę upływu czasu [22, 27].

Z drugiej strony, narasta też świadomość tego, jak bardzo zmienna w czasie jest przyroda, i jak ostrożnie trzeba podchodzić do wszelkich ekstrapolacji obecnych trendów. Dlatego sformułowanie nowej teorii, która dobrze tłumaczyłaby dużą ilość nagromadzonych faktów, a zara-

zem nie czyniła nierealnych założeń, wydaje się jeszcze bardzo odległe.

LITERATURA

- [1] ANTOS J. A., ZOBEL D. B. 1985. Plant form, Developmental Plasticity, and Survival Following Burial by Volcanic Tephra. *Can. J. Bot.* **63**: 2083–2090.
- [2] ANTOS J. A., ZOBEL D. B. 1985. Upward Movement of Underground Plant Parts into Deposits of Tephra from Mt St Helens. *Can. J. Bot.* **63**: 2091–2096.
- [3] ANTOS J. A., ZOBEL D. B. 1986. Seedling Establishment in Forests Affected by Tephra from Mt St Helens. *Am. J. Bot.* **73**: 495–499.
- [4] ARMESTO J. J., PICKETT S. T. A., MCDONNELL M. J. 1991. Spatial Heterogeneity During Succession: A Cyclic Model of Invasion and Exclusion. W: J. Kolasza, S. T. A. Pickett (red.), *Ecological Heterogeneity*, Springer-Verlag, New York, ss. 256–269.
- [5] BEDNARZ Z., TREPIŃSKA J. 1991. Climatic Conditions of 1815 and 1816 from Tree-Ring Analysis in the Tatra Mountains. W: C. R. Harrington (red.), *The Year Without Summer? World Climate in 1816*, Canadian Museum of Nature, ss. 418–421.
- [6] BEGON M., HARPER J. L., TOWNSEND C. R. 1986. *Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, ss. 876.
- [7] BOTKIN D. B., SHUGART H. H., WEST D. C. (red.) *Forest Succession. Concepts and Application*. Springer Verlag, New York, ss. 362.
- [8] BRZEZIECKI B. 1990. Sukcesja roślinna – w poszukiwaniu ogólnego modelu. *Wiad. Ekol.* **36**: 3–20.
- [9] CHERRETT J. M. (Red.) 1989. *Ecological Concepts*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge, ss. 385.
- [10] CLEMENTS F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Inst. Washington Publ.* **242**: 1–512.
- [11] CONNELL J. H., SLATYER R. O. 1977. Mechanisms of Succession in Natural Communities and Their Role in Community Stability and Organization. *Am. Nat.* **111**: 1119–1144.
- [12] del MORAL R., WOOD D. M. 1993. Early primary succession on the volcano Mount St. Helens. *J. Veg. Sci.* **4**: 223–234.
- [13] DRURY W. H., NISBET I. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor. Harv. Univ.* **54**: 332–368.
- [14] EGLER F. E. 1954. Vegetation Science Concepts. I. Initial Floristic Composition, a Factor in Old-Field Vegetation Development. *Vegetatio* **4**: 412–417.
- [15] FALIŃSKI J. B., PAWLACZYK P. 1991. *Ekologia*. W: S. Białobok (red.), *Lipy*. Monografia z serii Nasze Drzewa Leśne, Instytut Dendrologii PAN, Poznań, ss. 145–236.
- [16] FRENZEN P. M., FRANKLIN J. F. 1986. Establishment of Conifers From Seed on Tephra Deposited by the 1980 Eruptions of Mt St Helens, Washington. *Am. Midl. Nat.* **114**: 84–87.
- [17] FRITTS H. F. 1976. *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London, ss. 567.

- [18] GLEASON H. 1926. The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bull. Torrey Bot. Club* **53**: 7–26.
- [19] GLITZENSTEIN J. S., CANHAM C. D., MCDONNELL M. J., STRENG D. R. 1990. Effects of environment and land-use history on upland forests of the Cary Arboretum, Hudson Valley, New York. *Bull. Torrey Bot. Club* **117**: 106–122.
- [20] GRACE J. C., TILMAN D. (red.) 1990. Perspectives on Plant Competition. Academic Press, San Diego, ss. 483.
- [21] HALPERN C. B., FRENZEN P. M., MEANS J. E., FRANKLIN J. F. 1990. Plant Succession in Areas of Scorched and Blown-down Forests after the 1980 Eruption of Mount St. Helens. *J. Veg. Sci.* **1**: 181–194.
- [22] HIBBS D. E. 1983. Forty years of forest succession in central New England. *Ecology* **64**: 1394–1401.
- [23] HORN H. H. 1976. Succession. W: W. R. MAY (red.), *Theoretical Ecology: Principles and Applications*, Blackwell Scientific Publications, Oxford, ss. 187–204.
- [24] KELLY V. R., CANHAM C. D. 1992. Resource heterogeneity in oldfields. *J. Veg. Sci.* **3**: 545–552.
- [25] KIMMINS J. P. 1987. Forest Ecology. Macmillan Publishing Company, New York, ss. 531.
- [26] KORNAŚ J., MEDWECKA-KORNAŚ A. 1986. Geografia roślin. PWN, Warszawa, ss. 527
- [27] LIKENS G. E. (red.) 1989. Long-term Studies in Ecology. Approaches and Alternatives. Springer-Verlag, New York, ss. 214.
- [28] MARCHAND P. J., GOULET F. L., HARRINGTON T. C. 1986. Death by attrition: a hypothesis for wave mortality of subalpine *Abies balsamea*. *Can. J. For. Res.* **16**: 591–596.
- [29] MCINTOSH R. P. 1975. H. A. Gleason – „Individualistic Ecologist” 1882–1975: His contributions to ecological theory. *Bull. Torrey Bot. Club* **102**: 253–273.
- [30] MCINTOSH R. P. 1981. Succession and Ecological Theory. W: D. B. BOTKIN, H. H. SHUGART, D. C. WEST (red.), *Forest Succession. Concepts and Application*. Springer Verlag, New York, ss. 10–26.
- [31] MOIR W. H. 1989. The Forests of Mount Rainier National Park: A Natural History. Pacific Northwest National Parks and Forests Association, Seattle, ss. 111.
- [32] MUELLER-DOMBOIS D. 1987. Forest Dynamics in Hawaii. *Trends in Ecology and Evolution* **2**: 216–220.
- [33] ODUM E. P. 1977. Podstawy ekologii. PWN, Warszawa, ss. 678.
- [34] OLIVER C. D. 1981. Forest Development in North America Following Major Disturbances. *For. Ecol. Manage.* **3**: 153–168.
- [35] OLIVER C. D., LARSON B. 1990. Forest Stand Dynamics. McGraw-Hill, Inc., New York, ss. 467.
- [36] OLIVER C. D., STEPHENS E. P. 1977. Reconstruction of a Mixed-Species Forest in Central New England. *Ecology* **58**: 562–572.
- [37] PICKETT S. T. A., COLLINS S. L., ARMESTO J. J. 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Bot. Rev.* **53**: 281–360.
- [38] PICKETT S. T. A., WHITE P. S. (red.) 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, San Diego, ss. 472.
- [39] RENKIN R. A., DESPAIN D. G. 1992. Fuel moisture, forest type and lightning-caused fire in Yellowstone National Park. *Can. J. For. Res.* **22**: 37–45.
- [40] SEGURA G. 1991. Dynamics of old-growth forests of *Abies amabilis* impacted by tephra from the 1980 eruption of Mount St. Helens, Washington. PhD dissertation, University of Washington, Seattle.
- [41] SEISCHAB F. K., ORWIG D. 1991. Catastrophic disturbances in the presettlement forests of western New York. *Bull. Torrey Bot. Club* **118**: 117–122.
- [42] SPRUGEL D. G. 1976. Dynamic Structure of Wave-Regenerated *Abies balsamea* Forests in the North-Eastern United States. *J. Ecol.* **64**: 889–911.
- [43] SPURR S. H., BARNES B. V. 1980. Forest Ecology. Third Edition. Wiley and Sons, New York ss. 687.
- [44] TOWPASZ K., MIERZEŃSKA M. 1990. Antropogeniczne przemiany flory i roślinności w rezerwacie „Skąły Przegorzalskie” w Krakowie w ostatnim trzydziestolecu. *Chrońmy Przyr. Ojcz.* **46**: 32–44.
- [45] van der MAAREL E. 1988. Vegetation dynamics: patterns in time and space. *Vegetatio* **77**: 7–19.
- [46] WILLIAMS M. 1989. Americans and Their Forests. A Historical Geography. Cambridge University Press, New York, ss. 599.
- [47] WOOD D. M., del MORAL R. 1987. Mechanisms of Early Primary Succession in Subalpine Habitats on Mt St Helens. *Ecology* **68**: 780–790.
- [48] WOOD D. M., del MORAL R. 1988. Colonizing Plants on the Pumice Plains, Mt St Helens, Washington. *Am. J. Bot.* **75**: 1228–1237.
- [49] YAMAGUCHI D. K. 1986. The Development of Douglas-fir Forests Northeast of Mt St Helens, Washington, Following an AD 1480 Eruption. Ph. D. Thesis, University of Washington, Seattle.
- [50] ZOBEL D. B., ANTOS J. A. 1992. Survival of plants buried for 8 growing seasons by volcanic tephra. *Ecology* **73**: 698–701.