

**Jerzy Szwagrzyk****Anna Gazda**

Katedra Botaniki Leśnej

i Ochrony Przyrody

Akademii Rolniczej

Al. 29 Listopada 46

31-425 Kraków

**Różnorodność gatunkowa drzew  
a produktywność ekosystemów leśnych****Species diversity of trees  
and productivity  
of forest ecosystems****1. Wstęp**

Problem relacji między różnorodnością gatunkową a funkcjonowaniem ekosystemów pojawiał się w ekologii od dawna i po wielokroć (MacArthur 1955, May 1974, McCann 2000). Zagadnienie to nabrało jednak szczególnego znaczenia w latach 90. XX wieku, kiedy termin „różnorodność biologiczna” zyskał popularność nie tylko w nauce, ale i w mediach. Dodatkowymi czynnikami wpływającymi na wzrost zainteresowania tą tematyką były: zagrożenie zmniejszeniem różnorodności biotycznej w skali globalnej (Rosenzweig 1995) oraz pytanie, w jaki sposób zmniejszanie różnorodności gatunkowej drzew może się odbić na akumulacji węgla w ekosystemach tropikalnych lasów deszczowych (Bunker i in. 2005).

Wydana pod redakcją Schulze i Mooneya (1994) książka podsumowała ówczesny stan wiedzy na temat tych relacji; jak napisał w słowie wstępnym Ehrlich (1994): „*Wiemy na temat związków między różnorodnością a funkcjonowaniem ekosystemów wystarczająco dużo, aby niezwłocznie przystąpić do działania, czyli do ochrony różnorodności. Z drugiej strony jednak, z czysto naukowego punktu widzenia, ta wiedza jest w dalszym ciągu bardzo niedoskonała i pełna luk*”.

To, co w kontekście rozważań nad różnorodnością biologiczną określa się mianem „funkcjonowania ekosystemów” obejmuje kilka różnych aspektów, w tym dostarczanie przez ekosystemy różnego rodzaju „dóbr” (*goods*) czy „świadczeń” (*services*). W pierwszym z tych pojęć mieszczą się zwykle właściwości ekosystemów, takie jak wielkości pul (np. pula materii organicznej) czy tempo procesów, jak np. przepływ energii (Hooper i in. 2005). W praktyce, wiele badań podejmujących tematykę związku różnorodności biologicznej z funkcjonowaniem ekosystemów koncentruje się na łatwo mierzalnych procesach, jak produkcja pierwotna, czy na łatwych do oszacowania cechach ekosystemu, jak wielkość biomasy czy ilość zakumulowanego węgla (Malhi i in. 2004, Bunker i in. 2005, Vilà i in. 2005).

Wielu ekologów oczekuje stwierdzenia pozytywnej relacji między różnorodnością gatunkową a produktywnością; botanicy skłaniają się raczej ku zależności opisanej krzywą jednowierzchołkową (*humped-back relationship*), polegającej na tym, że przy niskiej produktywności występuje związek dodatni, przy umiarkowanej różnorodność gatunkowa osiąga wartość największą, a przy dużej produktywności różnorodność gatunkowa maleje (Mittelbach i in. 2001). Może też być tak, że związek między różnorodnością gatunkową a produktywnością okaże się nieistotny, a w konkretnych przypadkach może on też być negatywny (Pretzsch 2005). Ponieważ na poparcie każdej z tych ewentualności można znaleźć konkretne przykłady, prawidłowo postawione pytanie powinno brzmieć nie: „*jaki jest związek między różnorodnością gatunkową a produktywnością?*”, ale „*jaki związek występuje najczęściej?*”, albo „*w jakich okolicznościach wystąpi konkretny typ związku?*” (Mittelbach i in. 2001).

Dzięki licznym eksperymentom, wykonanym w ciągu ostatnich kilkunastu lat, wiemy już stosunkowo dużo na temat relacji między różnorodnością gatunkową a funkcjonowaniem ekosystemów trawiastych (Tilman i Downing 1994, Tilman i in. 1996, Waide i in. 1999, Tilman i in. 2002, Mulder i in. 2004). To właśnie badania eksperymentalne nad układami o różnej liczbie gatunków i grup funkcjonalnych przyczyniły się w latach 90. XX wieku do ożywienia mocno już przygasłego sporu na temat relacji między różnorodnością gatunkową a stabilnością ekosystemów (Tilman i in. 1997) i sprawiły, że tematyka ta jest nie tylko stale obecna w czasopiśmie typowo ekologicznych, ale pojawia się też regularnie na łamach *Nature* czy *Science* (McCann 2000, Loreau i in. 2001, Willis i Whittaker 2002, Bunker i in. 2005).

## **2. Bogactwo gatunkowe producentów a produktywność ekosystemu: kontekst praktyczny**

Związek między różnorodnością gatunkową a wielkością produkcji pierwotnej to jeden z tradycyjnych tematów ekologii, istotny również dla praktycznego rolnictwa i leśnictwa. Współczesne rolnictwo w zasadzie ogranicza się do forsowania upraw jednego gatunku na określonym areale; osiąga w tym zakresie imponujące sukcesy mierzone wielkością plonu, ale jest też przedmiotem potężnej krytyki z uwagi na środowiskowe skutki takiej działalności. Próby uprawiania wielu gatunków razem na jednym kawałku ziemi ograniczają się głównie do ekstensywnego rolnictwa w krajach subtropikalnych i tropikalnych lub do eksperymentów prowadzonych na niewielką skalę w ramach tak zwanego „rolnictwa organicznego”, znanego bardziej jako „rolnictwo ekologiczne”. Układy wielogatunkowe przeważają też w zbiorowiskach trawiastych, użytkowanych jako łąki lub pastwiska, chociaż i w tym przypad-

ku występuje tendencja do intensyfikacji użytkowania połączonej z protegowaniem jednego lub, co najwyżej kilku, najbardziej produktywnych gatunków traw czy roślin motylkowych. Zbiorowiska trawiaste stały się też, ze względu na łatwość manipulacji, jednym z najczęstszych obiektów badań eksperymentalnych nad związkiem między różnorodnością gatunkową a produktywnością (Tilman i Downing 1994, Tilman i in. 2002).

Inaczej przedstawia się sytuacja w leśnictwie (Hooper i in. 2005), gdzie mimo dwóch stuleci wprowadzania jednogatunkowych upraw drzew, w dalszym ciągu dużą część lasów gospodarczych tworzą drzewostany wielogatunkowe (Kelty i in. 1992), a znaczna część lasów eksploatowanych w umiarkowany sposób ma nadal charakter zbliżony do naturalnego. Ze względu na zajmowaną powierzchnię oraz ilość zakumulowanego w biomasie węgla, to właśnie ekosystemy leśne są szczególnie ważne dla globalnego bilansu węglowego.

### **3. Bogactwo gatunkowe producentów a produktywność ekosystemu: mechanizmy**

#### **3.1. Wprowadzenie**

Istnieje szereg hipotez próbujących wyjaśnić, dlaczego układy wielogatunkowe mają – lub mogą mieć – przewagę nad układami jednogatunkowymi, znanymi w rolnictwie i leśnictwie pod nazwą monokultur. Poniżej przedstawiamy dwie z nich, często cytowane w dyskusjach nad rolą różnorodności biotycznej: „komplementarność nisz” i „hipotezę ubezpieczeniową”. Wspominamy też „hipotezę neutralną” Hubbella (2001), która podważa znaczenie zróżnicowania nisz i może stanowić poważny problem dla znacznej części teorii ekologicznej, rozwiniętej z wykorzystaniem koncepcji niszy.

#### **3.2. Komplementarność nisz**

Według tej koncepcji, różne gatunki roślin eksploatują zasoby środowiska w różny sposób lub w różnym czasie. Gatunki różnią się znacząco pod względem wykorzystania energii świetlnej, ilości wody transpirowanej na gram produkowanej suchej masy, ilości pierwiastków biofilnych zużytych na wyprodukowanie grama suchej masy, proporcji, w jakich pochłaniają konkretne pierwiastki, poziomu gleby, z których je czerpią itd. (Rothe i Binkley 2001). Pomimo tego, że korzystają w zasadzie z tych samych zasobów, mogą je eksploatować – do pewnego stopnia – w sposób komplementarny. Żaden pojedynczy gatunek nie jest w stanie

w sposób optymalny wykorzystać wszystkich dostępnych w danym miejscu zasobów. Stąd powstała koncepcja, że zestaw odpowiednio dobranych gatunków może eksploatować zasoby środowiska w sposób pełniejszy niż jeden gatunek, nawet ten najbardziej produktywny.

Koncepcja jest logiczna, ale dane empiryczne nie zawsze ją potwierdzają (Hooper i in. 2005). Interakcje między gatunkami mogą spowodować, że w zbiorowisku złożonym z wielu gatunków większość z nich nie będzie w stanie zrealizować swojego potencjału w takim stopniu, w jakim robi to w czystych kulturach (Loreau i Hector 2001, Kahmen i in. 2006). Produkcja biomasy w wielu zbiorowiskach zależy w znacznym stopniu od jednego, najbardziej produktywnego gatunku; zjawisko to występuje szczególnie często w warunkach bardzo sprzyjających wzrostowi roślin. Z drugiej strony jednak, w wielu lasach tropikalnych charakteryzujących się wysoką produktywnością żaden gatunek nie osiąga statusu dominanta, a większość drzew składających się na drzewostan to gatunki średnio liczne (Laurance i in. 2004, Montagnini i Jordan 2005).

### 3.3. Hipoteza ubezpieczeniowa (*Insurance hypothesis*)

Nawet jeżeli w warunkach optymalnych monokultury okazują się bardziej produktywne niż układy wielogatunkowe, to nie znaczy, że będzie tak samo w warunkach odbiegających od optymalnych. W zbiorowiskach naturalnych rośliny prędzej czy później będą narażone na stres. Zgodnie z regułą „kompromisów ewolucyjnych” gatunki najlepiej wykorzystujące zasoby w warunkach ich obfitości z reguły dużo słabiej radzą sobie w przypadku ich niedoboru. W układach wielogatunkowych gatunki, które są mniej produktywne w warunkach optymalnych, mogą się okazać tymi, na których w znacznej mierze opierać się będzie produkcja biomasy wtedy, kiedy gatunki zwykle bardziej wydajne wyraźnie ucierpią z powodu niedoboru wody (Tilman i in. 1996).

Hipoteza ubezpieczeniowa, określane też niekiedy jako *portfolio effect* zakłada, że układy złożone z większej liczby gatunków są mniej narażone na ryzyko związane z wystąpieniem silnego stresu środowiskowego lub różnego rodzaju zaburzeń, podobnie jak inwestor giełdowy lokujący kapitał w wiele różnych spółek ponosi mniejsze ryzyko strat w razie wystąpienia krachu na giełdzie (Loreau i in. 2003). Jest to koncepcja intuicyjnie oczywista, chociaż jej potwierdzenie na podstawie danych empirycznych wcale nie jest łatwe (Yachi i Loreau 1999).

### 3.4. Hipoteza neutralna

Hipoteza ta została sformułowana przez Hubbella (2001) jako próba alternatywnego wyjaśnienia zróżnicowania gatunkowego lasów tropikalnych. Jej istotą jest założenie, że wszystkie gatunki, bez względu na wszelkie odmienności występujące między nimi, nie różnią się pod względem dostosowania. Żaden z tych gatunków nie jest ani istotnie lepszy, ani gorszy od innych; a zatem wykluczanie konkurencyjne praktycznie nie występuje. W długim czasie gatunki mogą „wypadać z gry” w wyniku losowego wymierania, ale pojawiają się też nowe w procesie specjacji. Liczba gatunków występujących w danym zbiorowisku jest wynikiem tych dwóch procesów oraz ograniczeń dyspersji, natomiast nie zależy od liczby nisz (Hubbell 2001).

W skali lokalnej można hipotezę neutralną sprowadzić do absurdu na podstawie danych empirycznych lub prostych eksperymentów, w których jeden gatunek wypiera drugi w określonych warunkach środowiskowych, a w innych warunkach jest przezeń wypierany. Układem odniesienia dla hipotezy neutralnej są jednak wielkoszarowe wzorce różnorodności biologicznej oraz długotrwałe procesy.

## 4. Problemy interpretacyjne

W toku badań eksperymentalnych nad związkami między różnorodnością gatunkową a produktywnością pojawiły się dwa problemy, których rozwiązanie okazało się bardzo istotne w tego typu badaniach. Pierwszy z tych problemów to tak zwany „efekt próbkowania” (*sampling effect*), a drugi – to przekraczanie wydajności monokultur (*overyielding*).

Efekt próbkowania wiąże się z faktem, że często o wielkości produkcji pierwotnej ekosystemu może decydować jeden wyjątkowo efektywny gatunek lub niewielka grupa takich gatunków. W wyniku tego większa produktywność w układach wielogatunkowych może wynikać nie z samej liczby gatunków, ale z większego prawdopodobieństwa, że jest wśród nich gatunek odznaczający się wyjątkowo dużą produktywnością (Huston i McBride 2002).

Problem efektu próbkowania był podnoszony zazwyczaj w stosunku do badań eksperymentalnych (włączając w to długotrwałe doświadczenia polowe), w których eksperymentatorzy tworzą mniej lub bardziej przypadkowe składy gatunkowe. Nie da się jednak wykluczyć możliwości, że podobny mechanizm działa również w układach naturalnych. Problem efektu próbkowania kieruje nas w stronę drugiego zagadnienia – przekraczania wydajności monokultur (Fridley 2001, Loreau i in. 2001).

Zagadnienie to zostało sformułowane znacznie wcześniej w toku eksperymentalnych badań nad produktywnością. Sprowadza się do prostego stwierdzenia: jeżeli

produktywność jest pozytywnie związana z różnorodnością gatunkową, to układy mieszane z udziałem najbardziej produktywnego gatunku powinny wykazywać produkcję większą niż monokultury owego najbardziej produktywnego gatunku. Każdy prawidłowo przeprowadzony eksperyment powinien zawierać porównanie gatunku najbardziej produktywnego w monokulturze i w zmieszaniu z innymi gatunkami.

## **5. Związek między bogactwem gatunkowym drzew a produktywnością i biomasą ekosystemów leśnych**

W odróżnieniu od ekosystemów trawiastych, ekosystemy leśne są bardzo trudnym obiektem do prac o charakterze doświadczalnym. Przyczynia się do tego długowieczność drzew oraz ich rozmiary. Długowieczność drzew sprawia, że aby uzyskać znaczące wyniki, należałoby prowadzić eksperyment przez wiele lat. Duże rozmiary drzew powodują, że w długotrwałych badaniach powierzchniowo doświadczalne powinny być znacznie większe niż się to powszechnie przyjmuje w pracach eksperymentalnych. Stosowanie zbyt małych poletek szybko prowadzi do sytuacji, w której wpływ poletek sąsiednich staje się zbyt duży, aby można go było nadal ignorować. Wszystko to razem wzięte sprawia, że eksperymentowanie z drzewami wymaga ogromnego nakładu pracy, środków i przede wszystkim czasu.

Kilka bardzo ambitnych i szeroko zakrojonych eksperymentów z drzewami leśnymi zostało założonych w ostatnich paru latach w lasach borealnych, w lasach strefy umiarkowanej oraz w tropikalnych lasach deszczowych (Scherer-Lorenzen i in. 2005c). O ile powierzchnie badawcze w lasach tropikalnych Panamy i Borneo mogą już niedługo dostarczyć interesujących wyników, ponieważ wzrost drzew jest tam bardzo szybki, to powierzchnie eksperymentalne założone w Niemczech i w Finlandii każą zapewne czekać jeszcze bardzo długo na istotne rezultaty.

Mimo problemów z eksperymentowaniem oraz braku wcześniej założonych doświadczeń z drzewami leśnymi, przenoszenie na ekosystemy leśne wiedzy uzyskanej w badaniach ekosystemów trawiastych też nie wchodzi w rachubę (Scherer-Lorenzen i in. 2005b). Problematyka skalowania w ekologii nie jest wcale banalna; badanie obiektu w miniaturze wydaje się być kuszącym rozwiązaniem, ale może prowadzić na manowce. W wielu przypadkach okazuje się, że wyniki uzyskane w laboratorium nie dają się w prosty sposób ekstrapolować na realnie istniejące ekosystemy (Willis i Whittaker 2002).

Większość danych pochodzących z ekosystemów leśnych to albo wyniki pomiarów prowadzonych na powierzchniach badawczych, albo wyniki inwentaryzacji prowadzonej głównie dla celów gospodarczych. Te pierwsze odnoszą się z reguły do niewielkich powierzchni, niekiedy wybranych w sposób subiektywny. Dane

drugiego typu są zbierane w sposób systematyczny lub losowy, ale dotyczą z reguły układów, których skład gatunkowy został ukształtowany przez człowieka, czasem w sposób zasadniczo odmienny niż miało to miejsce w przeszłości, zanim wpływ człowieka na ekosystemy leśne stał się tak wyraźny jak obecnie.

Z analizą danych pochodzących z badań terenowych lub z inwentaryzacji wiąże się jeszcze jeden problem. Tradycyjnie sformułowane pytanie o związek między różnorodnością gatunkową a cechami ekosystemu, takimi jak produktywność czy akumulacja biomasy, było odniesione do konkretnych, jednolitych warunków środowiskowych: jak w danych warunkach klimatycznych i glebowych przedstawia się wielkość produkcji pierwotnej w układach wielogatunkowych w porównaniu z monokulturami? Tak postawione pytanie najlepiej rozwiązywać w drodze eksperymentu w kontrolowanych warunkach środowiskowych, tak jak to robiono w przypadku ekosystemów trawiastych (Tilman i Downing 1994). Natomiast analizy o charakterze makroekologicznym, dotyczące związku różnorodności gatunkowej z cechami ekosystemu, napotykają na zasadniczą przeszkodę: warunki środowiskowe w porównywanych obiektach nie są jednakowe, a różnice te wpływają na cechy ekosystemu (np. produktywność) i zaciemniają wpływ różnorodności gatunkowej (Hooper i in. 2005).

## **6. Relacje między różnorodnością a produktywnością w warunkach wysokiej różnorodności gatunkowej (las tropikalne)**

Lasy tropikalne i subtropikalne mają większą liczbę gatunków roślin i zwierząt niż inne ekosystemy. Bogactwo gatunkowe lasów tropikalnych w sposób szczególnie jaskrawy przejawia się w przypadku roślin drzewiastych. Wskazują na to wyraźnie wyniki programu Centrum Badania Lasów Tropikalnych (CTFS – *The Center for Tropical Forest Science*), zainicjowany przez *Smithsonian Tropical Research Institute* (Condit i in. 2000, Hubbell 2001). W ramach tego programu udało się przeprowadzić badania składu gatunkowego i struktury lasów tropikalnych na stosunkowo dużych powierzchniach; co więcej, zrobiono to w jednolity metodycznie sposób na różnych kontynentach (w Ameryce Południowej, w Afryce i w południowo-wschodniej Azji).

Dane uzyskane w trakcie realizacji programu CTFS potwierdzają ogromne bogactwo gatunkowe drzew w tropikalnych lasach deszczowych; na jednym hektarze takiego lasu może rosnąć więcej gatunków drzew niż w lasach całej Europy. Na przykład na 25-hektarowej powierzchni badawczej w Parku Narodowym Yasuni w Ekwadorze znaleziono więcej gatunków drzew niż liczy sobie dendroflora Ameryki Północnej,

kontynentu znacznie bardziej obfitego w gatunki niż Europa (Körner 2005). W najbogatszych w gatunki tropikalnych lasach deszczowych trzeba się niekiedy mocno natrudzić, aby znaleźć dwa okazy tego samego gatunku; zagęszczenie okazów reprezentujących jeden gatunek na obszarze 1 ha lasu tropikalnego może być bardzo niskie (Montagnini i Jordan 2005). We wspomnianym powyżej Parku Narodowym Yasuni w Ekwadorze, z puli 1104 gatunków 40% wystąpiło w zagęszczeniu niższym niż 25 osobników na 25 hektarach, a 64 gatunki były reprezentowane tylko przez pojedyncze osobniki na powierzchni 25-hektarowej (Valencia i in. 2004).

Prace badawcze prowadzone współcześnie w lasach deszczowych ukazują też ogromne zróżnicowanie wewnętrzne w obrębie biomu lasów tropikalnych. Szczególnie wyraźnie zaznacza się to w Ameryce Południowej, posiadającej najbardziej zwarty i najlepiej zachowany kompleks leśny w tropikach. Przeprowadzane tam ostatnio badania wykazały istnienie wyraźnego gradientu bogactwa gatunkowego (ter Steege i in. 2006) oraz równie wyraźnego gradientu produktywności (Malhi i in. 2004). Oba wzorce są wizualnie podobne do siebie; zarówno największe zróżnicowanie gatunkowe, jak i największa produktywność wystąpiły w zachodniej części basenu Amazonki, u podnóża Andów. Przyczyny tego stanu są dosyć złożone. Bogactwo gatunkowe jest ujemnie skorelowane z długością pory suchej (definiowanej poprzez średnie miesięczne opady poniżej 100 mm); przez to najuboższe w gatunki są lasy na północnych, południowych i wschodnich krańcach basenu Amazonki, gdzie opady są mniejsze, a okres suchy stosunkowo długi (ter Steege i in. 2006). Nie udało się jednak znaleźć istotnego związku między ilością opadów czy długością okresu suchego a produktywnością tych lasów, chociaż stwierdzono ujemny związek produktywności z temperaturą. Natomiast bardzo wyraźny wpływ na produkcję biomasy w tych ekosystemach ma żyzność gleby (Malhi i in. 2004). Określenie zależności między bogactwem gatunkowym a produktywnością jest trudne, ponieważ zarówno bogactwo gatunkowe, jak i produktywność są w znacznej mierze kształtowane przez czynniki środowiskowe.

Badania prowadzone w lasach deszczowych basenu Amazonki ujawniły również inne ciekawe zależności. Dominacja drzew należących do rodziny motylkowych (Fabaceae) zaznaczyła się najwyraźniej nie na glebach najuboższych – jak tego oczekiwano – ale na obszarach charakteryzujących się małą częstością występowania naturalnych zaburzeń. Ponieważ większość gatunków z rodziny Fabaceae ma stosunkowo duże owoce i następnie bardziej cieniowyttrzymałe siewki w porównaniu do przedstawicieli innych rodzin, występują one stosunkowo częściej w lasach, gdzie naturalne zaburzenia są rzadsze, natomiast na terenach charakteryzujących się większą częstością zaburzeń dominują gatunki drzew o mniejszych diasporach (ter Steege i in. 2006).

Ogromne zróżnicowanie tropikalnych lasów deszczowych bynajmniej nie ułatwia badań związku między różnorodnością gatunkową a produktywnością. Obie te charakterystyki są w lasach tropikalnych największe w skali globalnej. Jednak stwierdzone do tej pory zróżnicowanie produktywności (od 200 do 513 Mg suchej masy na hektar – Chave i in. 2003, Montagnini i Jordan 2005) jest dwukrotnie mniejsze niż zróżnicowanie różnorodności gatunkowej (od 56 do 283 gatunków na hektar, Phillips i in. 1994). Znajomość tej drugiej jest wciąż niepełna nawet w odniesieniu do identyfikacji gatunków; znacznie mniej wiadomo na temat ich biologii, a zupełnie mało na temat warunków środowiskowych; zróżnicowanie gleb jest poznane w sposób fragmentaryczny, a zmienność warunków klimatycznych do niedawna nie była wcale znana. Przez długi czas zadawano się stwierdzeniem, że temperatury są optymalne, a opady obfite. Dopiero rozpoczęcie regularnych pomiarów pokazało, że w wielu tropikalnych lasach deszczowych okresowy niedostatek opadów może wpływać w sposób istotny na asymilację i wielkość produkcji, a nawet prowadzić do zwiększonej śmiertelności drzew (Condit i in. 2000) oraz do powstawania pożarów. W związku z dużą zmiennością czynników środowiskowych próba wyjaśnienia związków między różnorodnością gatunkową a produktywnością w lasach tropikalnych napotyka – i będzie napotykać – na liczne przeszkody; mimo dynamicznego rozwoju badań prowadzonych w tropikach trudno się spodziewać, aby zagadnienie to udało się rozwiązać w najbliższym czasie.

## **7. Relacje między różnorodnością a produktywnością w warunkach niskiej różnorodności gatunkowej (lasy strefy umiarkowanej i lasy borealne)**

Lasy borealne i lasy strefy umiarkowanej są pod wieloma względami niemal przeciwieństwem lasów tropikalnych. Składają się z bardzo niewielu gatunków drzew, są dobrze poznane pod względem zróżnicowania warunków środowiskowych (gleby, klimat) oraz produktywności, a większość gatunków drzew tworzących te lasy doczekała się wielu naukowych monografii, niekiedy wielotomowych. Można się więc spodziewać, że w przypadku lasów borealnych i lasów strefy umiarkowanej, zwłaszcza w Europie i w Ameryce Północnej, związek między zróżnicowaniem gatunkowym a funkcjonowaniem ekosystemów powinien być stosunkowo łatwy do określenia.

Ważnym etapem na drodze do dokonania syntezy dotychczasowej wiedzy o związkach między różnorodnością gatunkową a funkcjonowaniem ekosystemów leśnych w strefie klimatu umiarkowanego i w lasach borealnych był 176 tom z serii *Ecological Studies*, wydany pod redakcją Scherera-Lorenzena i in. (2005a).

W jednym z rozdziałów tej książki zostały podsumowane wyniki długotrwałych badań nad produktywnością drzewostanów, prowadzonych na stałych powierzchniach badawczych na terenie Niemiec i Skandynawii. Wyniki te jednoznacznie wskazują na przewagę drzewostanów jednogatunkowych nad drzewostanami mieszanymi pod względem łącznej masy pni drzew na jednostkę powierzchni (Pretzsch 2005). Trudno oprzeć się refleksji, że leśnicy wprowadzający w XIX wieku na szeroką skalę lite drzewostany świerkowe w dużej części środkowej Europy, mieli za sobą pewne racjonalne argumenty – chociaż w owych czasach pytanie, czy drzewostany jednogatunkowe produkują więcej biomasy niż wielogatunkowe, nie było jeszcze jednoznacznie rozstrzygnięte (Assmann 1968). Z drugiej strony warto jednak zauważyć, że taka racjonalność może być złudna; drzewostany, na podstawie których wyliczono przyrosty biomasy, to te, którym udało się dotrzeć w pełnym zwarciu do wieku dojrzałości. Wiele drzewostanów uległo jednak wcześniej rozpadowi wskutek działalności wiatru, patogenicznych grzybów czy gradacji owadów. Drzewostany, które uległy rozpadowi, zostały wyeliminowane z próby i nie ujęto ich w obliczeniach (Pretzsch 2005). Gdyby porównywać całą pulę drzewostanów jednogatunkowych i wielogatunkowych, włączając w to także te, które rozpadły się przed osiągnięciem dojrzałości, różnica na korzyść drzewostanów jednogatunkowych mogłaby zostać zniwelowana, gdyby drzewostany wielogatunkowe odznaczały się istotnie większą trwałością. Niestety, takich analiz nadal nie ma, co oprócz znaczącej luki poznawczej przynosi także negatywne konsekwencje praktyczne; rachunek ekonomiczny w dalszym ciągu wskazuje na przewagę monokultur, a wszelkie argumenty podnoszone przeciwko monokulturom w lasach nie dają się przełożyć na język ekonomii (Pretzsch 2005).

W istocie rzeczy problem jest jeszcze bardziej złożony – cytowane przez Pretzsch (2005) prace odnoszą się bowiem tylko do masy i produkcji drewna pni, pomijając zupełnie listowie i korzenie. O ile w przypadku badania stanu biomasy listowie i korzenie można pominąć bez ryzyka popełnienia dużych błędów, w badaniach produkcji takie błędy są trudne do uniknięcia. Listowie w starszych drzewostanach stanowi jedynie kilka procent biomasy nadziemnej, ale może stanowić aż 40% nadziemnej rocznej produkcji suchej masy (Lieth i Whittaker 1975). Masę korzeni w odniesieniu do masy pni można przyjąć jako pewien stały procent (choćby ryzykujemy tutaj popełnienie błędu wynikającego z różnych proporcji na różnych siedliskach), ale produkcja korzeni, zwłaszcza drobnych, może się szybko zmieniać i jest na ogół trudna do oszacowania.

Przewaga produkcji drzewostanów mieszanych nad monokulturami została udokumentowana jedynie w drzewostanach złożonych z brzozy brodawkowatej, sosny pospolitej i świerka pospolitego na terenie Finlandii oraz w drzewostanach modrze-

wiowo-świerkowych na terenie Niemiec (Pretzsch 2005). W obu przypadkach są to przykłady drzewostanów wielopiętrowych (*stratified mixtures*), w których górne piętro tworzy gatunek szybko rosnący i światłożądny, a dolne piętro – gatunek wolniej rosnący i cieniowytrzymały (Kelty i in. 1992). Jest to jedna z niewielu sytuacji, w których jesteśmy w stanie jednoznacznie określić mechanizm (w tym przypadku jest to „komplementarność nisz”) oraz z dużym prawdopodobieństwem przewidzieć jego skutki (duża część drzewostanów tego typu odznacza się większą produktywnością niż lite drzewostany gatunków, które wchodzi w skład danego drzewostanu mieszanego).

W gruncie rzeczy znacznie bardziej interesujące są dla nas drzewostany naturalne lub zbliżone do naturalnych (Christensen i Emborg 1996). W biomie tajgi lasów takich jest w Europie niewiele (Kellomäki 2000), ale na Syberii i w Ameryce Północnej jest ich nadal dużo. Natomiast w całej strefie umiarkowanej lasy o charakterze naturalnym są nieliczne i rozproszone. Danych dotyczących produktywności tych lasów jest więc stosunkowo mało, a zatem trudno znaleźć dobrze udokumentowane przykłady analizy relacji między ich zróżnicowaniem gatunkowym a produktywnością (DeClerck i in. 2005).

## 8. Konkluzje

Obecny stan wiedzy na temat zależności między różnorodnością gatunkową a produktywnością ekosystemów leśnych można podsumować następująco: nie ma jednej, uniwersalnej zależności opisującej relacje zachodzące między różnorodnością gatunkową a produkcją, natomiast stwierdzany w badaniach wzorzec zależy głównie od skali (Huston i in. 2000, Whittaker i Heegaard 2003). Najczęściej spotykamy się z zależnością dodatnią (Mittelbach i in. 2001), potem ujemną, rzadziej z wyraźnym maksimum różnorodności przy średnich wartościach produktywności (*humped-back relationship*), a czasem z zupełnym brakiem zależności. Analizy makroekologiczne na ogół nie wykazują istnienia związku, ale ich wiarygodność jest obniżona przez zmienność czynników środowiskowych między porównywanymi obiektami oraz przez trudne do uniknięcia problemy metodyczne (Whittaker i Heegaard 2003). Popularność tematu sprawia, że każda nowa koncepcja dotycząca tych zagadnień spotyka się bardzo szybko z komentarzem, polemiką lub krytyką, co przyczynia się do szybkiego postępu w badaniach. Z drugiej strony jednak, ogromna liczba publikowanych na ten temat prac ma też skutki ujemne: coraz trudniej jest stworzyć miarodajną syntezę dotychczasowego stanu wiedzy.

**Podziękowania:** Artykuł ten powstał w ramach projektu badawczego PBZ-KBN-087/P04/2003 „Różnorodność biologiczna ekosystemów: geneza i funkcja”, finansowanego przez Ministerstwo Nauki i Szkolnictwa Wyższego. Dziękujemy dr. Januszowi Szewczykowi za krytyczne uwagi dotyczące wcześniejszej wersji tekstu.

## Piśmiennictwo

- Assmann E. 1968 – Nauka o produktywności lasu – PWRiL, Warszawa.
- Bunker D. E., DeClerck F., Bradford J. C., Colwell R. K., Perfecto Y., Phillips O. L., Sankran M., Naeem S. 2005 – Species loss and aboveground carbon storage in a tropical forest – *Nature*, 310: 1029–1031.
- Chave J., Condit R., Lao S., Caspersen J. P., Foester R. B., Hubbell S. P. 2003 – Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama – *J. Ecol.* 91: 240–252.
- Christensen M., Emborg J. 1996 – Biodiversity in natural versus managed forest – *For. Ecol. Manage.* 85: 47–51.
- Condit R., Ashton P. S., Baker P., Bunyavejchewin S., Gunatilleke S., Gunatilleke N., Hubbell S. P., Foster R. B., Itoh A., LaFrankie J. V., Seng Lee H., Losos E., Manokaran N., Sukumar R., Yamakura T. 2000 – Spatial patterns in the distribution of tropical tree species – *Science*, 288: 1414–1418.
- DeClerck F. A. J., Barbour M. G., Sawyer J. O. 2005 – Resource use efficiency as a function of species richness and stand composition in upper montane conifer forests of the Sierra Nevada – *J. Veg. Sci.* 16: 443–452.
- Ehrlich P. 1994 – Biodiversity and ecosystem function: need we know more? (W: Biodiversity and ecosystem function. Red. E. D. Schulze, H. A. Mooney) – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, VII–XI.
- Fridley J. D. 2001 – The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why? – *Oikos*, 93: 514–526.
- Hooper D. U., Chapin III F. S., Ewel J. J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J. H., Lodge D. M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä H., Symstad A. J., Vandermeer J., Wardle D. A. 2005 – Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge – *Ecol. Monogr.* 75: 3–35.
- Hubbell S. P. 2001 – The unified neutral theory of biodiversity and biogeography – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Huston M. A., Aarssen L. W., Austin M. P., Cade B. S., Fridley J. D., Garnier E., Grime J. P., Hodgson J., Lauenroth W. K., Thompson K., Vandermeer J. H., Wardle D. A. 2000 – No consistent effect of plant diversity on productivity (technical comment) – *Science*, 289: 1255a.

- Huston M. A., McBride A. C. 2002 – Evaluating the relative strengths of biotic versus abiotic controls on ecosystem processes (W: Biodiversity and ecosystem functioning: synthesis and perspectives. Red. M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti) – Oxford University Press, Oxford.
- Kahmen A., Renker C., Unsicker S., Buchman N. 2006 – Niche complementarity for nitrogen: An explanation for the biodiversity and ecosystem functioning relationship? – *Ecology*, 87: 1245–1255.
- Kellomäki S. 2000 – Forests of the boreal region: gaps in knowledge and research needs – *For. Ecol. Manage.* 132: 63–71.
- Kelty M. J., Larson B. C., Oliver C. D. (red.) 1992 – The ecology and silviculture of mixed-species forests – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Körner Ch. 2005 – An introduction to the functional diversity of temperate forest trees (W: Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. Red. M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.-D. Schulze) – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 13–37.
- Laurance W. F., Oliveira A. A., Laurance S. G., Condit R., Nascimento H. E. M., Sanchez-Thorin A. C., Lovejoy T. E., Andrade A., D'Angelo S., Dick C. 2004 – Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests – *Nature*, 428: 171–175.
- Lieth H., Whittaker R. H. (red.) 1975 – Primary productivity of the biosphere – *Ecological Studies* 14, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Loreau M., Hector A. 2001 – Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments – *Nature*, 412: 72–76.
- Loreau M., Mouquet N., Gonzalez A. 2003 – Biodiversity as spatial insurance in heterogeneous landscapes – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 12765–12770.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J. P., Hector A., Hooper D. U., Huston M. A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D., Wardle D. A. 2001 – Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges – *Science*, 294: 804–808.
- MacArthur R. H. 1955 – Fluctuations of animal populations and a measure of community stability – *Ecology*, 36: 533–536.
- Malhi Y., Baker T. R., Phillips O. L., Almeida S., Alvarez E., Arroyo L., Chave J., Czimczik C. I., Di Fiore A., Higuchi N., Killeen T., Laurance S. G., Laurance W. F., Lewis S. L., Montoya L. M. M., Monteagudo A., Neill D. A., Vargas P. N., Patino S., Pitman N. C. A., Quesada C. A., Salomões R., Silva J. N. M., Lezama A. T., Martine R. V., Terborgh J., Vinceti B., Lloyd J. 2004 – The above-ground coarse wood productivity of 104 Neotropical forest plots – *Global Change Biol.* 10: 563–591.
- May R. M. 1974 – Stability and complexity in model ecosystems – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- McCann K. S. 2000 – The diversity–stability debate – *Nature*, 405: 228–233.

- Mittelbach G. G., Steiner C. F., Scheiner S. M., Gross K. L., Reynolds H. L., Waide R. B., Willig M. R., Dodson S. I., Gough L. 2001 – What is the observed relationship between species richness and productivity? – *Ecology*, 82: 2381–2396.
- Montagnini F., Jordan C. F. 2005 – *Tropical forest ecology. The basis for conservation and management* – Springer-Verlag, Berlin.
- Mulder C. P. H., Bazeley-White E., Dimitrikopoulos P. G., Hector A., Scherer-Lorenzen M., Schmid B. 2004 – Species evenness and productivity in experimental plant communities – *Oikos*, 107: 50–63.
- Phillips O. L., Hall P., Gentry A. H., Sawyer S. A., Vasquez R. 1994 – Dynamics and species richness of tropical rain forests – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 91: 2805–2809.
- Pretzsch H. 2005 – Diversity and productivity in forests: Evidence from long-term experimental plots (W: *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems*. Red. M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.-D. Schulze) – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 41–64.
- Rosenzweig M. L. 1995 – *Species diversity in space and time* – Cambridge University Press, Cambridge.
- Rothe A., Binkley D. 2001 – Nutritional interactions in mixed species forests: a synthesis – *Can. J. For. Res.* 31: 1855–1870.
- Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. (red.) 2005a – *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems* – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Scherer-Lorenzen M., Körner Ch., Schulze E.-D. 2005b – The functional significance of forest diversity: a synthesis (W: *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems*. Red. M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.-D. Schulze) – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 377–389.
- Scherer-Lorenzen M., Potvin C., Koricheva J., Schmid B., Hector A., Bornik Z., Reynolds G., Schulze E.-D. 2005c – The design of experimental tree plantations for functional biodiversity research (W: *Forest diversity and function. Temperate and boreal systems*. Red. M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.-D. Schulze.) – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 347–376.
- Schulze E. D., Mooney H. A. (red.) 1994 – *Biodiversity and ecosystem function* – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Ter Steege H., Pitman N. C. A., Phillips O. L., Chave J., Sabtier D., Duque A., Molino J.-F., Prévost M.-F., Spichiger R., Castellanos H., von Hildebrand P., Vásquez R. 2006 – Continental-scale patterns of canopy tree composition and function in Amazonia – *Nature*, 438: 444–447.
- Tilman D., Downing J. A. 1994 – Biodiversity and stability in grasslands – *Nature*, 367: 363–365.
- Tilman D., Knops J., Wedin D., Reich P. 2002 – Plant diversity and composition: effects on productivity and nutrient dynamics of experimental grasslands (W: *Biodiversity and*

ecosystem functioning: Synthesis and perspectives. Red. M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti) – Oxford University Press, Oxford, 21–35.

Tilman D., Lehman C. L., Thomson K. T. 1997 – Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 94: 1857–1861.

Tilman D., Wedin D., Knops J. 1996 – Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems – *Nature*, 379: 718–720.

Valencia R., Foster R. B., Villa G., Condit R., Svenning J.-C., Hernandez C., Romoleroux K., Losos E., Magård E., Barslev H. 2004 – Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador – *J. Ecol.* 92: 214–229.

Vilà M., Inchausti P., Vareyda J., Barrantes O., Gracia C., Ibáñez J. J., Mata T. 2005 – Confounding factors in the observational productivity–diversity relationship in forests (W: Forest diversity and function. Temperate and boreal systems. Red. M. Scherer-Lorenzen, Ch. Körner, E.-D. Schulze) – *Ecol. Stud.* 176, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 65–86.

Waide R. B., Willig M. R., Steiner C. F., Mittelbach G., Gough L., Dodson S. I., Juday G. P., Parmenter R. 1999 – The relationship between productivity and species richness – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 30: 257–300.

Whittaker R. J., Heegaard E. 2003 – What is the observed relationship between species richness and productivity? Comment – *Ecology*, 84: 3384–4490.

Willis K. J., Whittaker R. J. 2002 – Species diversity – scale matters – *Nature*, 295: 1245–1248.

Yachi S., Loreau M. 1999 – Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 96: 1463–1468.

## Summary

The long-lasting debate concerning relationship between the species diversity and productivity of ecosystems has been recently revived, primarily as a result of numerous well-designed experiments conducted in grasslands. Their results showed, that although monocultures of fast-growing species can be more productive than species mixtures in environmental conditions close to an optimum, the reverse can be true in case of biotic stress, for example a drought. Therefore in long run ecosystems containing many species can be in effect more productive than monocultures of fastest-growing species. In case of forest ecosystems the situation is much less clear; conducting experiments in forests is very difficult and only recently several large-scale experiments have been established in boreal, temperate and tropical forests. Most of the data concerning relationship between species diversity of trees and productivity of forest ecosystems come from observational studies in long-term sample plots or from large-scale forest inventories; they span relatively short time, so the question concerning stability of high levels of productivity remains unresolved. Many of the recent studies focused on analyzing macroecological patterns, especially in tropical rain

forests. The results showed, that the variation in productivity, although substantial, is very low compared to the enormous variation in species richness; some of the tropical forests are dominated by a few tree species, while in the others number of species per one sample plot can be larger than the number of tree species native to the entire continent in boreal and temperate regions. Results of macroecological studies need careful interpretation, as the environmental factors vary a lot among analyzed study sites, obscuring the effect of species richness on ecosystem productivity. In most cases presented in the literature the relationship between the number of species and productivity is positive; there are also many examples of a humped-back relationship, with the maximum richness at a moderate level of productivity, and several well documented cases of a negative relationship between number of species and tree stand production. The questions: which pattern is the most common one, and what is the temporal variation in productivity of forest ecosystems with various numbers of tree species, remain open.

(wpłynęło: 21 III 2007 r.)