

**Jerzy Szwagrzyk**Zakład Botaniki Leśnej  
i Ochrony Przyrody  
Wydziału Leśnego AR  
Al. 29 listopada 46  
31-425 Kraków**Struktura i dynamika lasu:  
teoria, metody badania, kontrowersje****Forest structure and dynamics:  
theory, research methods, controversies**

## 1. Wstęp

Od czasu pojawienia się klasycznej pracy *W a t t a* (1947) przyjął się sposób patrzenia na strukturę i dynamikę lasu jako na dwa różne aspekty tego samego zjawiska. W myśl tego poglądu struktura lasu jest jedynie przejawem jego dynamiki, pomierzonym i opisanym w określonym miejscu i czasie. Badania struktury są więc nastawione na zbieranie danych empirycznych, a badania dynamiki na ich interpretację. Dlatego przypadki ich rozdzielenia są bardzo rzadkie.

Konieczność rozpatrywania lasu jako układu dynamicznego, chociaż powszechnie aprobowana, nie zawsze bywa uwzględniana w praktyce badawczej. Rozmiar przemian składających się na dynamikę lasu bywa z reguły niedoceniany, ponieważ zachodzą one w sposób stopniowy, a znaczące zmiany występują po upływie czasu dłuższego niż okres aktywności jednej generacji badaczy. Dlatego jedyną możliwością stwierdzenia zmian zachodzących w składzie gatunkowym i w strukturze lasu w czasie porównywalnym z czasem trwania co najmniej jednej generacji drzew jest wytrwale powtarzanie co pewien czas pomiarów na stałych powierzchniach badawczych. Takich założonych odpowiednio dawno powierzchni jest niestety mało. Dzięki ich istnieniu wiadomo już wprawdzie, jak duże zmiany w składzie gatunkowym i strukturze drzewostanów mogą zajść w ciągu kilkudziesięciu lat (*D z i e w o l s k i* 1972, *L e a k* 1987, *P e t e r k e n i J o n e s* 1987), ale są to dane niewystarczające do stwierdzenia, co można uznać za prawidłowość, a co jest tylko szczególnym przypadkiem.

Używane w niniejszym artykule pojęcia „las” i „zbiorowisko leśne” mogą sugerować podejście ekosystemowe lub fitosocjologiczne. Tutaj będą one jednak oznaczać tylko drzewa tworzące drzewostany lub wzrastające pod okapem drzewostanu jako odnowienia. Podobnie zresztą rozumieją „las” i „zbiorowisko leśne” autorzy większości cytowanych tu prac.

## 2. Teoria

### 2.1. Klasyczna teoria sukcesji i jej krytyka

Wzorzec dynamiki lasów naturalnych, który przez parę dziesięcioleci panował w naukach przyrodniczych i w leśnictwie, ukształtowany został w znacznej mierze pod wpływem klasycznej teorii sukcesji (*C l e m e n t s*

1916). Stabilność naturalnych zbiorowisk leśnych oraz ograniczenie spontanicznych zmian struktury lasu klimaksowego do bardzo niewielkich powierzchni należały do jego głównych kanonów (Walter 1968, Szymański 1986). W wersjach wcześniejszych (Mauve 1931 wg Czarnowskiego 1947), jak również w późniejszych ujęciach popularnych i uproszczonych las pierwotny miał się charakteryzować tym, że na niewielkiej powierzchni występują obok siebie bardzo zróżnicowane zarówno pod względem wielkości jak i wieku drzewa różnych gatunków. Luka powstająca w wyniku obumarcia któregoś ze starych drzew jest wypełniana przez drzewa młode, z których jedno — przerastające inne młode osobniki w swym bezpośrednim sąsiedztwie — zajmie z czasem miejsce drzewa obumarłego w górnej warstwie lasu. Taki las pierwotny — oglądany bardzo dokładnie „z lotu ptaka” — byłby mozaiką bardzo drobnych jednostek (o powierzchni odpowiadającej wielkością rzutowi korony jednego dużego drzewa w okapie lasu), które różniłyby się bardzo wyraźnie między sobą. Natomiast wszelkie większe fragmenty takiego lasu byłyby bardzo do siebie podobne; w dużej skali nie zachodziłyby właściwie żadne zmiany.

Kontynuatorzy teorii Clementsa znacznie zmodyfikowali ten idealny obraz lasu pierwotnego. Najwcześniej zrezygnowano z analogii między zbiorowiskiem leśnym a pojedynczym żywym organizmem i jeżeli nawet taka analogia pojawi się jeszcze czasem to tylko jako metafora; nawet najbardziej zagorzali zwolennicy klasycznej teorii sukcesji nie są skłonni do traktowania jej dosłownie. Później stwierdzono, że las klimaksowy może być znacznie bardziej ubogi w gatunki niż lasy wcześniejszych stadiów sukcesyjnych (Margalef 1963 wg Oduma 1977), a zróżnicowaniu wiekowemu lasów pierwotnych nie musi odpowiadać zróżnicowanie wysokościowe drzew (Assmann 1968). Zamiast jednolitego klimaksu klimatycznego dla dużych obszarów przyjęto mozaikę klimaksów edaficznych (Odum 1977) lub „continuum klimaksów” (Whittaker 1975). Zasadnicze założenia klasycznej teorii sukcesji: istnienie stosunkowo stabilnych zbiorowisk klimaksowych oraz dochodzenie do klimaksu poprzez następujące kolejno po sobie i dające się przewidzieć stadia rozwojowe — pozostały w koncepcjach kontynuatorów myśli Clementsa nienaruszone.

Chociaż klasyczna teoria sukcesji miała od samego początku swoich krytyków (Gleason 1926), to jednak dopiero po upływie kilku dziesięcioleci krytyka teorii Clementsa stała się zjawiskiem powszechnym, zwłaszcza w Ameryce (Drury i Nisbet 1973, McIntosh 1981). Duża część wytoczonych przeciwko teorii sukcesji argumentów godziła w samo pojęcie klimaksu. Wiązało się to z dostrzeżeniem roli, jaką w dynamice wielu zbiorowisk leśnych odgrywają powtarzające się, intensywne i częstokroć obejmujące wielkie obszary lasu naturalne zaburzenia, takie jak huragany, pożary, lawiny i osuwiska (Dunn i in. 1983, Foster 1983, Hibbs 1983, Whitney i Johnson 1984). Ponieważ tego typu

zjawiska są jednym z głównych czynników kształtujących skład i strukturę lasu w warunkach naturalnych, pojęcie klimaksu — zakładające brak istotnych, wielkopowierzchniowych zmian w ciągu długich okresów — okazało się być w opinii wielu autorów koncepcją teoretyczną, nieprzydatną do opisu i wyjaśniania rzeczywistości (Drury i Nisbet 1973).

Przeciwko tym argumentom można oponować — co zresztą robiono — stwierdzając, że nie podważają one pojęcia klimaksu, ale tylko znacznie ograniczają jego zastosowanie (Shugart 1984). Teorii Clementsa postawiono jednak również zarzuty poważniejsze. Pierwszy z nich podważa zasadę stopniowego pojawiania się w toku sukcesji gatunków reprezentujących kolejne stadia sukcesyjne. Przybrał on postać hipotezy głoszącej, że w trakcie sukcesji wtórnej gatunki wszystkich kolejnych stadiów sukcesyjnych, łącznie z gatunkami klimaksowymi, mogą się pojawić równocześnie na samym początku tego procesu, a obserwowane kolejne stadia sukcesji wynikają jedynie z różnic w tempie wzrostu i w długowieczności poszczególnych gatunków (Egler 1954). Trzeba dodać, że hipoteza Eglera została w późniejszych latach potwierdzona wynikami niezależnych prac empirycznych (Knapp 1974, Hibbs 1983).

Drugi z tych zarzutów podważa założenie stanowiące sedno teorii sukcesji: że gatunki kolejnych stadiów sukcesyjnych „przygotowują” siedlisko dla gatunków następnych. Wiele obserwacji terenowych i wyników eksperymentów wskazuje, że czasem bywa inaczej; obecność gatunków wcześniejszych stadiów sukcesji utrudnia pojawienie się i wzrost gatunków stadiów późniejszych (Connell i Slatyer 1977).

Wreszcie trzeci zarzut, ważny choć rzadko przytaczany. Otóż występujące w teorii Clementsa założenie, że gatunki drzewiaste stadium klimaksu mogą się z powodzeniem odnawiać pod okapem macierzystego drzewostanu nie zostało w sposób przekonujący przetestowane i budzi pewne wątpliwości. Zachodzi zjawisko zwane u nas „naturalnym płodozmianem leśnym” (Sucheck 1926), a w Ameryce opisane jako „wzajemne zastępowanie się gatunków” (Fox 1977), polegające na tym, iż pod okapem drzew określonego gatunku pojawiają się z reguły odnowienia należące do gatunku innego niż ten, który tworzy dany drzewostan. Wprawdzie potwierdzające to rzetelne dane ilościowe należą do rzadkości (Šimák 1951, Woods 1984), a przyczyny i mechanizmy „naturalnego płodozmianu” pozostają, poza niektórymi lepiej poznanymi przypadkami (Jaworski i Zarzycki 1983) w sferze domysłów, tym niemniej zjawiska tego nie można ignorować. Można je różnie interpretować; Paczoski (1928) twierdził, że z faktu występowania nalotów i podrostów lipowych pod drzewostanem złożonym z dębu i grabu wcale jeszcze nie wynika, że w przyszłości dąb i grab zostaną w sposób naturalny zastąpione przez lipę. I chociaż w konkretnym przypadku Puszczy Białowieskiej Paczoski, jak się później okazało, nie miał racji (Kowalski 1982), nie podważa to zasadności jego zastrzeżeń wobec pochopnego wyciągania

daleko idących wniosków z samego faktu pojawienia się pod okapem drzewostanu takich czy innych odnowień. Na takiej jednak kruchej podstawie (a nie na długotrwałych obserwacjach czy pomiarach na stałych powierzchniach badawczych) zbudowana jest nie tylko koncepcja „naturalnego płodozmianu”, ale i wyróżnianie gatunków „klimaksowych” oraz towarzyszące temu głębokie przekonanie, że z chwilą opanowania terenu przez te gatunki ustaną spontaniczne zmiany składu gatunkowego i struktury drzewostanu.

## 2.2. Matematyczne modele dynamiki lasu

Zarysowany powyżej spór między zwolennikami klasycznej teorii sukcesji a jej krytykami stracił już znacznie na sile. Pomimo iż wśród ekologów zajmujących się dynamiką lasu nadal nie brakuje zarówno zdecydowanych przeciwników teorii Clementsa, jak i jej kontynuatorów, wiadomo już, że klasyczna teoria sukcesji nie jest uniwersalną teorią dynamiki zbiorowisk roślinnych, pozwalającą na tłumaczenie i przewidywanie wszystkich składających się na tę dynamikę zjawisk, albo przynajmniej znakomitej ich większości. Takiej uniwersalnej teorii obecnie nie ma. Tym bujniej powstają i rozwijają się koncepcje czy hipotezy o bardziej ograniczonym zakresie stosowalności, odnoszące się zwykle do pojedynczego zjawiska lub do niewielkiej grupy zjawisk. Czynione są co prawda próby systematyzacji zagadnień i zastąpienia obecnego chaosu siecią logicznie powiązanych i możliwych do testowania hipotez (Connell i Slatyer 1977), ale ewentualny sukces tych wysiłków wydaje się na razie dość odległy. Szczególną trudność stanowi właśnie testowanie hipotez. W odniesieniu do dynamiki lasu takie testowanie okazuje się albo niewykonalne, albo bardzo trudne do przeprowadzenia ze względu na czas potrzebny do wykonania rozstrzygającej obserwacji czy eksperymentu (Botkin 1981). Dlatego ostatnimi laty zjawiskiem skupiającym na sobie szczególną uwagę ludzi zajmujących się dynamiką lasu stało się matematyczne modelowanie składających się nań procesów (Dale i in. 1985).

Wyodrębnia się tu wyraźnie kilka kierunków, różniących się między sobą przyjętymi założeniami i zakresem stosowalności tworzonych modeli. Stosunkowo najstarszy jest kierunek związany dotąd ściśle z praktycznym leśnictwem, obejmujący modele o bardzo różnym stopniu szczegółowości i związanej z tym bardzo różnej skali przestrzennej. Najciekawszymi z nich wydają się być ściśle redukcjonistyczne małopowierzchniowe modele, w których dynamikę lasu wyjaśnia się na podstawie analizy procesów zachodzących na poziomie pojedynczego osobnika (wzrost modyfikowany przez czynniki siedliskowe) oraz oddziaływania między dokładnie umiejscowionymi na powierzchni próbnej osobnikami (Fries 1974). Słabymi stronami tego kierunku okazały się: duża prącochłonność oraz brak wystarczającej liczby odpowiednio szczegółowych danych empirycznych

dla potrzeb testowania modeli (a w konsekwencji również ich dalszego ulepszania) (E k i M o n s e r u d 1979).

Drugi kierunek modelowania, zasługujący zresztą na szczególną uwagę, gdyż rozwija się teraz niezwykle szybko, został zapoczątkowany przez skonstruowanie modelu dynamiki lasów zlewni Hubbard Brook (B o t k i n i i n. 1972, B o r m a n n i L i k e n s 1979). W ciągu kilkunastu lat na podstawie założeń modelu Botkina opracowano inne modele, których liczba sięga już kilkudziesięciu (S h u g a r t 1984), a zakres ich zastosowania obejmuje lasy od strefy borealnej (E l - B a y o u m i i n. 1984) po zwrotnikową (S h u g a r t 1984). Ich wspólną cechą jest modelowanie dynamiki lasu na stosunkowo niewielkich powierzchniach przy wykorzystaniu danych dotyczących liczby drzew, ich rozmiarów, przynależności gatunkowej oraz biologicznych właściwości poszczególnych gatunków, ale bez uwzględniania dokładnego rozmieszczenia drzew na powierzchni.

Zawarte w modelach tego kierunku założenia, że dynamikę lasu można i należy modelować w skali odpowiadającej powierzchni zajmowanej przez korony kilku rozrośniętych drzew sprawia, iż kierunek ten można poczytać za współczesną próbę kontynuowania klasycznej teorii sukcesji z jej twierdzeniami o zbiorowiskach leśnych stosunkowo stabilnych, gdzie wyraźne i szybkie zmiany są ograniczone do bardzo małych powierzchni. Oprócz tych zbieżności istnieją jednak wyraźne różnice. Symulacje wykonywane na wielu modelach tej grupy wykazały, że przyjęcie powszechnie akceptowanych założeń o właściwościach biologicznych gatunków drzew tworzących modelowane lasy nie prowadzi na ogół do osiągnięcia stanu równowagi odpowiadającego stadium klimaksu, lecz do nieregularnych fluktuacji składu gatunkowego i biomasy drzewostanu (S h u g a r t 1984).

Następnym kierunkiem w modelowaniu dynamiki lasu jest symulacja przyszłego rozwoju drzewostanu na podstawie oszacowanego empirycznie prawdopodobieństwa zastąpienia drzewa jednego gatunku przez młode osobniki należące do tego samego lub do innych gatunków. Na podstawie aktualnego składu gatunkowego drzewostanu oraz oszacowanych prawdopodobieństw zastąpienia jednego gatunku przez inny i danych o długowieczności poszczególnych gatunków drzew sporządza się tabele przejść, pozwalające przewidzieć skład modelowanego drzewostanu w przyszłości (H o r n 1975, 1976). Nurt ten wykazuje wyraźne związki z koncepcją wzajemnego zastępowania się gatunków i dzieli z nią również jej słabe strony. W stosunku do przedstawionych uprzednio kierunków modelowania dynamiki lasu uchodzi za zanadto uproszczony (W h i t e i i n. 1985) i nie cieszy się obecnie większą popularnością.

Nie wnikając w szczegóły wzmiankowanych wyżej modeli trzeba stwierdzić, że stanowią one interesujące i rokujące szanse sukcesu próby

sformułowania nowej teorii dynamiki lasu. Reprezentują typowo analityczne podejście do zjawisk przyrodniczych i są najpoważniejszą do tej pory alternatywą dla nurtu opisowego, dominującego dotychczas w ekologii lasu, zwłaszcza w badaniach jego struktury i dynamiki. Niektórym z tych modeli można zarzucić zbyt daleko posunięte uproszczenia, przyjmowanie ryzykownych założeń lub zastępowanie analizy mechanizmów badanych zjawisk oszacowanymi empirycznie prawdopodobieństwami ich wystąpienia. Tym niemniej przełom, jakiego dokonało matematyczne modelowanie w ekologii lasu, jest już dzisiaj widoczny.

### 2.3. Struktura i dynamika lasów strefy borealnej

Oczywiście tworzenie modeli nie jest jedynym obecnie nurtem badań nad strukturą i dynamiką lasu. Kierunki bardziej tradycyjne, operujące raczej opisem niż analizą ilościową lub usiłujące połączyć jedno z drugim rozwijają się nadal, a w ich ramach odkrywa się wiele nieznanych dotąd faktów i powstają nowe hipotezy.

Do kierunków, które dostarczyły dużej liczby nowych danych oraz interesujących interpretacji należą m. in. badania lasów strefy borealnej. Bliższe poznanie tych rozległych, nie zmienionych przez gospodarkę leśną lasów iglastych wykazało, że nie da się do nich zastosować ani pojęcia klimaksu, ani wzorca dynamiki lasu opartego na zmianach zachodzących w bardzo małej skali. Czynnikiem kształtującym krajobraz leśny na dużych obszarach a zarazem stanowiącym zasadnicze ogniwo w procesie odnawiania się lasu są wywołane naturalnymi przyczynami klęski żywiołowe, przede wszystkim pożary leśne, w mniejszym stopniu huragany i gradacje owadów (Sannikov 1981, Foster i King 1986, Bergeron i Gagnon 1987). W takich przypadkach odnawianie się lasu — właściwie cała dynamika lasu — ma charakter „katastroficzny”, zwłaszcza gdy średni okres między wystąpieniem dwóch kolejnych katastrof jest mniejszy od potencjalnego czasu trwania jednej generacji drzew (Heinselman i Wright 1973). Ponieważ stary drzewostan po pożarze lub huraganie zostaje z reguły całkowicie zniszczony, nowa generacja drzew pojawia się na przestrzeni otwartej. Przebieg procesu zarastania oraz jego tempo są uwarunkowane — jak to już dawno temu sugerował Gleason (1926) — przez takie czynniki jak: lokalne warunki siedliskowe, prawdopodobieństwo pojawienia się w danym miejscu określonej liczby nasion danego gatunku, właściwości biologiczne tego gatunku oraz oddziaływania między osobnikami rosnącymi obok siebie.

Wiele argumentów przemawia za tym, że zarysowany powyżej „katastroficzny” typ dynamiki lasu nie jest ograniczony jedynie do lasów strefy borealnej. W podobny sposób może się kształtować dynamika lasów iglastych w wyższych położeniach górskich strefy umiarkowanej (Parker i Peet 1984), w wielogatunkowych lasach iglastych zachod-

niego wybrzeża Ameryki Północnej (Franklin i Hemstrom 1981), w suchych lasach w klimacie „śródziemnomorskim” czy nawet w niektórych lasach tropikalnych (Shugart 1984).

#### 2.4. Koncepcja faz rozwojowych lasu

Koncepcja faz rozwojowych lasu sformułowana przez Leibundguta (1959) przedstawia wzorzec dynamiki lasu zdecydowanie różniący się zarówno od tego, który za podstawę przyjmuje odnawianie się lasu na niewielkich powierzchniach, jak i od koncepcji odnawiania się lasu w rezultacie naturalnych zaburzeń obejmujących duże obszary drzewostanów. Rozwija się ona przede wszystkim w kilku krajach Europy Środkowej i pozostaje praktycznie nie znana ekologom lasu na innych kontynentach. Odnosi się do lasów pierwotnych albo naturalnych, ograniczonych w Europie do stosunkowo niewielkich powierzchni chronionych jako rezerwaty przyrody. W myśl tej koncepcji las naturalny nie jest bezładną i przypadkową mieszaniną drzew różnej wielkości i różnego wieku, ani mozaiką bardzo drobnych, jednolitych fragmentów, których wielkość odpowiadałaby powierzchni zajmowanej przez grupę kilku czy kilkunastu drzew. Natomiast można w nim wyodrębnić większe powierzchnie — od pół hektara do kilku lub kilkunastu hektarów — zajęte przez drzewostany reprezentujące określone fazy rozwojowe lasu. Każda z tych faz jest strukturalnie jednolita i odpowiada pewnemu etapowi w cyklu rozwojowym, jaki przechodzą lasy pierwotne. W obrębie jednej fazy drzewa mają ten sam albo zbliżony wiek, lub też — co zdarza się częściej — w obrębie jednej fazy występują drzewa należące do kilku określonych kategorii wiekowych. Zawsze jednak zróżnicowanie wieku drzew we fragmencie lasu opisywanym jako konkretna faza rozwojowa jest ograniczone. Oprócz rozkładu wieku drzew fazę rozwojową charakteryzują takie wielkości, jak zasobność (biomasa na jednostkę powierzchni) oraz przyrost i jego tendencja — wzrastająca lub malejąca (Korpel 1978, Jaworski i Zarzycki 1983).

W omawianej koncepcji przejścia między poszczególnymi fazami są bardzo płynne. Kolejne fazy — inicjalna, optymalna i terminalna, dzielone jeszcze ponadto na stadia rozwojowe, odznaczają się zróżnicowanym czasem trwania, a do ich wyraźnego oddzielenia — oprócz jednorazowych obserwacji i pomiarów — konieczne są niekiedy pomiary powtarzane w celu stwierdzenia, czy przyrost masy przeważa nad jej ubytkami, czy odwrotnie.

Na plus koncepcji faz rozwojowych należy zapisać fakt, że jest ona oparta na bardzo bogatym materiale empirycznym i w większym stopniu niż inne wymienione tu hipotezy potwierdzona została wynikami pomiarów na stałych powierzchniach badawczych (Priesol i Randuška 1967, Korpel 1978). Z drugiej strony jednak szereg zagadnień

pozostaje w niej nie wyjaśnionych (jak np. przyczyny występowania obok siebie drzewostanów należących do różnych faz czy uwarunkowania wielkości powierzchni zajmowanej przez drzewostany w jednej fazie rozwojowej). Koncepcja ta jak dotąd koncentruje się raczej na opisie dynamiki lasu niż na analizie mechanizmów, które się na tę dynamikę składają. Brak jej zwłaszcza analizy ilościowej procesów populacyjnych — takiej, jaka została wypracowana w demografii roślin, a którą od pewnego czasu próbuje się stosować również do badania zmian zachodzących w zbiorowiskach leśnych (Peet i Christensen 1980, Ogden 1985).

### 2.5. Badania radzieckie

Ten przegląd teorii byłby niepełny, gdyby nie wspomnieć o koncepcjach dynamiki lasu sformułowanych przez rosyjskich i radzieckich ekologów i leśników. Ich mocną stroną była od dawna i pozostaje do dzisiaj duża oryginalność. Jest rzeczą znamioną, że nawet w okresie największego powodzenia teorii Clementsa pojęcie klimaksu i prowadzących do niego nieuchronnie zmian sukcesyjnych było odrzucane lub ignorowane przez radzieckich ekologów lasu (Nesterov 1954). Obraz dynamiki drzewostanów w klasycznych pracach Morozova (1953) jest znacznie bardziej zbliżony do koncepcji rozwijanych obecnie niż do teorii współczesnych Morozovowi. Wyraźna zbieżność między rozwijającą się nadal w sposób odrębny rosyjską ekologią lasu a wspomnianymi tu wcześniej kierunkami teoretycznymi opartymi na konstruowaniu matematycznych modeli dynamiki lasu zarysowuje się dopiero teraz, zwłaszcza na gruncie metodycznym (Buzikin i in. 1985, Karmanova i in. 1987).

### 3. Metody

Omawiając metody badania struktury i dynamiki lasu warto skoncentrować się na metodach zbierania danych. Na tym etapie zachodzą bowiem z reguły zasadnicze rozstrzygnięcia. Zebrane już materiały można analizować na wiele różnych sposobów i popełnione przy tym błędy mogą być stosunkowo łatwo wyeliminowane przez zastosowanie innych, bardziej odpowiednich metod opracowania danych. Jednak już sam dobór metod analizy jest ograniczony przez dokonany wcześniej wybór metody zbierania danych. Prowadzenie pomiarów czy obserwacji w terenie jest zazwyczaj czynnością bardzo pracochłonną, którą powtarza się niechętnie. Ponadto, jeżeli wykorzystujemy dane zebrane dawniej (co praktykuje się w badaniach dynamiki lasu dosyć często), to już nic zmienić ani poprawić nie można. Dlatego bardzo często zdarzają się sy-



tuacje, kiedy analizuje się za pomocą wielu wyrafinowanych technik dane zebrane częstokroć w sposób przypadkowy, obarczone dużą dozą subiektywizmu, a niekiedy — ze względu na błędy metodyczne popełnione przy ich zbieraniu — dane wręcz bezwartościowe. Ta dysproporcja między coraz doskonalszymi metodami analizy danych a nie zmieniającymi od dziesiątków lat metodami ich zbierania będzie zapewne jeszcze wzrastać.

Zjawisko to ma jeszcze jeden ważny aspekt. Każda metoda obserwacyjna czy pomiarowa jest w dużym stopniu zależna od kontekstu teoretycznego towarzyszącego jej powstawaniu. Całkowicie niezależne od teorii, „czyste” metody zbierania danych nie istnieją, bo wobec dużej różnorodności świata każda metoda musi być selektywna, koncentrując uwagę badacza tylko na wybranych faktach czy aspektach rzeczywistości. Tym co określa, które fakty czy aspekty rzeczywistości są ważne i warte zaobserwowania lub pomierzenia jest w przypadku każdej metody obserwacyjnej czy pomiarowej zaplecze teoretyczne środowiska badaczy tworzących i stosujących daną metodę. W większości nauk zmiana teorii pociąga za sobą zmiany metod prowadzenia obserwacji, zmiany technik eksperymentalnych etc. W przypadku badań nad strukturą i dynamiką lasu jest inaczej i przytoczonym uprzednio zmianom teorii nie towarzyszą odpowiednie zmiany metod zbierania danych.

Większość owych metod została ukształtowana w czasach, gdy powstawała i zyskiwała na popularności teoria sukcesji Clementsa. Wiąza się z tym charakterystyczne cechy omawianych metod: bada się las jako taki, a nie konkretnie istniejący wybrany fragment lasu. Bada się las jako pewną całość, charakteryzowaną takimi parametrami jak: liczba drzew na jednostkę powierzchni, rozkład wielkości osobników, rozkład ich wieku. Nie bada się lasu jako zbioru drzew o określonym wieku i określonej wielkości, usytuowanych względem siebie w pewien określony sposób.

Ze względów oczywistych badaniami można objąć jedynie mały fragment lasu, czyli powierzchnię badawczą, lub pewną liczbę jeszcze mniejszych jego fragmentów tworzących razem sieć powierzchni próbnych. Kształt, wielkość oraz kryteria wyboru powierzchni badawczej stanowią problem o zasadniczym znaczeniu, chociaż nie zawsze poświęca się tym zagadnieniom należyłą uwagę. Tradycyjnie zakłada się powierzchnie próbne w kształcie prostokąta (K o z a k 1969, A b b o t t 1984), przy czym proporcje mogą się wahać od bardzo wąskiego pasa (transekt pasowy: D r e s c h e r i M a j e r 1984, P e t e r k e n i J o n e s 1987) do kwadratu (N a k a s h i z u k a i N u m a t a 1982). Zakłada się też — choć na razie rzadko — powierzchnie kołowe (H a r c o m b e i M a r k s 1978, D u n n i i n. 1983). Wielkość powierzchni zawiera się zwykle w przedziale od kilku arów do jednego hektara.

Kryteria wyboru powierzchni badawczych określane są na ogół dość enigmatycznie. Zakłada się, że powierzchnia próbna powinna być jednorodna fizjograficznie, z drzewostanem wykazującym możliwie małe zróżnicowanie w skali porównywalnej z wielkością powierzchni. Powinna też być „reprezentatywna” — czyli że pod względem takich cech jak: zagęszczenie drzew i ich rozmiary, skład gatunkowy drzewostanu oraz warunki siedliskowe nie powinna odbiegać od innych fragmentów lasu położonych w sąsiedztwie.

Są to oczywiście sformułowania mało precyzyjne. Dokładne zdefiniowanie kryteriów wyboru powierzchni próbnej i ścisłe ich przestrzeganie byłoby jednak niełatwe do przeprowadzenia. Zdecydowanie lepszym rozwiązaniem wydaje się zrezygnowanie z nieprecyzyjnych kryteriów w rodzaju „jednorodności” czy „reprezentatywności” na rzecz zbierania danych z większej liczby mniejszych powierzchni badawczych rozmieszczonych w lesie w sposób wolny od subiektywizmu, systematycznie albo losowo. Jest to zresztą coraz częściej stosowane w prowadzonych obecnie badaniach struktury i dynamiki lasu (Runkle 1981, Knowles i Grant 1983).

W przypadku, gdy obiektem prac terenowych jest tylko jedna, ale za to stosunkowo duża powierzchnia badawcza, problem jej wyboru i zakreszenia granic nabiera szczególnej ostrości. Po dokonaniu pomiarów traktuje się zwykle taką powierzchnię jako pewną wyodrębnioną jednostkę i przypisuje się jej szereg właściwości przysługujących co najmniej próbie reprezentatywnej z populacji. Dzieje się tak szczególnie wtedy, gdy nie określa się położenia poszczególnych drzew w obrębie powierzchni próbnej, czyli gdy osobnik przestaje być obiektem jakiegokolwiek zainteresowania. Dobrym przykładem trudności interpretacyjnych, do jakich może to doprowadzić, jest spór o kształt krzywej przedstawiającej frekwencję drzew w różnych klasach grubości w naturalnych lasach liściastych i mieszanych strefy umiarkowanej. Od dawna za typową dla naturalnych wielogeneracyjnych drzewostanów uchodziła krzywa J-kształtna (Rutkowski 1967, Dzielowski 1972). Pogląd ten został zakwestionowany w ogłoszonej przed parunastu laty pracy o relacjach między drzewostanem i powstającymi pod nim odnowieniami (Goff i West 1975), której autorzy sugerują, że wykres frekwencji drzew w klasach grubości przypominający krzywą J-kształtną jest wynikiem zakładania zbyt dużych powierzchni badawczych, które wskutek tego są niejednorodne, a kształt otrzymywanej krzywej wynika z nałożenia się na siebie szeregu podstawowych krzywych o kształcie zbliżonym do obróconej sigmoidy (rotated sigmoid) charakteryzujących jednolite strukturalnie fragmenty lasu, które znalazły się w granicach powierzchni badawczej.

Problem kształtu, jaki przyjmuje wyżej wymieniona krzywa w lasach naturalnych ma dla badań struktury i dynamiki lasu zasadnicze znaczenie. Pomiar pierśnic (średnic drzew na wysokości 1,3 m) oraz przedstawienie wyników w postaci wykresu frekwencji w klasach grubości to najczęściej stosowana procedura badawcza i większość interpretacji dotyczy właśnie kształtu otrzymanej w ten sposób krzywej (Paczoski 1928, Pigott 1975, Nakashizuka i Numata 1982, Abbott 1984). Na podstawie krzywych sporządzonych osobno dla poszczególnych gatunków wyciąga się wnioski odnośnie do rozkładu wiekowego drzew w ich populacjach, tendencji dynamicznych poszczególnych gatunków oraz przyszłego składu gatunkowego drzewostanu. Powstanie sporu o zależność między kształtem wykresu frekwencji drzew w stopniach grubości a przyjętą wielkością powierzchni próbnej sprawia, że niezwykle istotną staje się potrzeba określenia, co stanowi podstawową, jednorodną jednostkę powierzchniową, na której należy badać strukturę i dynamikę lasu.

Istnieje jednak sposób na ominięcie tego skomplikowanego i mocno uwikłanego w teoretyczne założenia problemu. Tym sposobem jest zakładanie sieci regularnie rozmieszczonych powierzchni próbnych, na których obok pomiaru wielkości drzew określa się też ich dokładne rozmieszczenie. Można też, oczywiście, określać położenie drzew nawet na bardzo dużych powierzchniach próbnych, z tym że takie postępowanie obok niewątpliwych zalet (zwiększone możliwości interpretacyjne odnośnie do związku między strukturą drzewostanu i różnymi czynnikami siedliskowymi) ma również swoje słabe strony. Trzeba do nich zaliczyć dużą pracochłonność i konieczność zrezygnowania z określania dokładnego rozmieszczenia najmniejszych drzew.

Wybór wielkości progowej, od której poczynając wszystkie osobniki na powierzchni badawczej podlegają pomiarowi, to kolejny niełatwy problem metodyczny. W większości badań struktury i dynamiki lasu za taką wielkość progową przyjmuje się pierśnicę 7 cm. Ma to swoją dobrą stronę (wielkość ta jest w Europie przyjmowana powszechnie, co bardzo ułatwia porównywanie wyników), ale pozostawia poza pomiarami praktycznie wszystkie odnowienia. Dlatego badania odnowień rozwijają się innym torem niż badania struktury i dynamiki lasu, a drzewostan jest w nich traktowany jako tło i nie podlega dokładnemu pomiarowi (Jaworski 1979, Mazur 1984). Powoduje to utrudnienia w interpretacji wyników i sprawia, że zamiast jednolitego obrazu struktury i dynamiki lasu otrzymujemy dwa odrębne i słabo ze sobą powiązane obrazy struktury i dynamiki odnowień oraz struktury i dynamiki drzewostanu. Istnieje potrzeba zintegrowania tych dwóch obrazów poprzez zakładanie powierzchni badawczych, na których osobniki od siewek po wyrosnięte

drzewa podlegają pomiarowi na współśrodkowych kołach o różnej wielkości promieni<sup>1</sup> (H a r c o m b e i M a r k s 1978).

O ile pomiary pierśnic drzew wykonuje się we wszystkich badaniach struktury i dynamiki lasu, o tyle pomiary wysokości i wieku osobników należą do rzadkości. Zamiast bezpośredniego pomiaru stosuje się często estymacje wysokości i wieku drzewa na podstawie jego pierśnicy, co bywa poprzedzone konstruowaniem krzywych obrazujących — w odniesieniu do konkretnego drzewostanu — zależności między pierśnicą i wiekiem czy między pierśnicą i wysokością.

Mimo częstokroć wyrafinowanych metod dopasowywania krzywych trudno uznać otrzymane w ten sposób wyniki za wiarygodne. Są one oparte na błędnym założeniu, że dla drzew rosnących w lesie takie zależności da się ustalić. Tymczasem w drzewostanach o silnym zwarcie istnieje wyraźna tendencja do wyrównywania wysokości; drzewa wolniej przyrastające na wysokość, przerosnięte przez osobniki sąsiadujące z nimi, obumierają i wypadają z drzewostanu. Wskutek tego drzewa o bardzo różnych pierśnicach mogą mieć bardzo podobną wysokość (C z a r n o w s k i 1947, S u c h e c k i 1947). Różnice mogą sięgać ponad 100% — i tę samą wysokość 20 m mogą mieć drzewa o pierśnicach 15 i 30 cm. Jeszcze większe błędy mogą wyniknąć z próby określania wieku drzew na podstawie ich grubości. Szczególnie gatunki wytrzymałe na ocienienie (w naszych warunkach np. jodła) mogą przyrastać w młodości skrajnie powoli i w wieku ponad 100 lat mieć zaledwie kilka centymetrów pierśnicy (J a w o r s k i 1979). Z kolei w korzystnych warunkach siedliskowych drzewa rosnące w lukach i pozbawione nacisku sąsiadów mogą przyrastać bardzo szybko. Dlatego należy przyjąć, że w dużej liczbie przypadków przyrost drzewa na grubość jest tak dalece modyfikowany przez oddziaływania konkurencyjne ze strony innych osobników, że zależność między wiekiem i pierśnicą staje się niemożliwa do prawidłowego oszacowania. Występowanie obok siebie w drzewostanie drzew o bardzo różnej grubości może sugerować różnowiekowość drzewostanu również i w tych przypadkach, kiedy drzewa są w tym samym lub podobnym wieku (K n o w l e s i G r a n t 1983). Narzuca to potrzebę traktowania z rezerwą doniesień o „wielogeneracyjności” lasów, w których nie prowadzono dokładnych pomiarów wieku (O l i v e r 1980). Pomiary takie, jako bardzo pracochłonne, prowadzi się z kolei niezwykle rzadko, stąd pojawiające się, szczególnie dawniej, spory dotyczące zróżnicowania wieku w drzewostanach (C z a r n o w s k i 1947, R u b n e r 1960).

<sup>1</sup> W takiej metodzie wszystkie osobniki łącznie z siewkami mierzy się w kole o powierzchni 2,5 m<sup>2</sup>, osobniki o wysokości powyżej 0,5 m w następnym kole o powierzchni 25 m<sup>2</sup>, a w największym kole o powierzchni 250 m<sup>2</sup> mierzy się tylko drzewa o pierśnicy większej niż 4,5 cm.

Wspólną cechą większości dotychczasowych badań nad zagadnieniami sukcesji i nad dynamiką lasu było zestawienie wyników obserwacji i pomiarów pochodzących z powierzchni reprezentujących różne stadia rozwojowe w hipotetyczne szeregi zmian sukcesyjnych. Metoda ta, stosowana powszechnie przez wiele dziesięcioleci, dostarczyła danych do uogólnień składających się na klasyczną teorię sukcesji. Zasadniczą wadą tej metody są dwa trudne do sprawdzenia założenia. Według pierwszego możemy wyodrębnić powierzchnie, które mimo znacznych różnic w porastającej je roślinności charakteryzują się identycznością lub przynajmniej dużym podobieństwem istotnych czynników siedliskowych. Zgodnie z drugim założeniem zidentyfikowane przez badacza podobne siedliskowo powierzchnie mają tę samą historię roślinności, czyli wcześniejsze stadia rozwoju zbiorowisk były takie same jak współczesne, możliwe do zaobserwowania wczesne stadia rozwoju roślinności na podobnych siedliskach. Sposobem na uniknięcie tych założeń oraz na częściowe przynajmniej przetestowanie ich słuszności jest długotrwałe prowadzenie obserwacji i pomiarów na stałych powierzchniach badawczych (Botkin 1981, Peterken i Jones 1987).

#### 4. Podsumowanie: główne przedmioty kontrowersji

Jednym z głównych problemów współczesnych badań nad dynamiką lasu jest wybór skali przestrzennej, w jakiej należy tę dynamikę rozpatrywać (Delcourt i in. 1983). Wyraźnie zaznaczają się dwa skrajnie odmienne stanowiska: według pierwszego kluczowe znaczenie dla odnawiania się lasu, a co za tym idzie dla całej jego dynamiki mają powtarzające się co jakiś czas wielkopowierzchniowe kataklizmy w rodzaju huraganów czy pożarów lasu. W drugim kładzie się nacisk na odnawianie się lasu w niewielkich lukach, powstałych wskutek obumarcia jednego lub paru drzew. Pośrednie stanowisko w odniesieniu do skali przestrzennej zjawisk składających się na dynamikę lasu zajmuje koncepcja faz rozwojowych drzewostanu, akceptująca zarówno oba wspomniane tu stanowiska skrajne, jak i szereg możliwości pośrednich.

Każde z wymienionych trzech stanowisk jest poparte sporą liczbą danych empirycznych, i każde z nich jest przynajmniej w niektórych sytuacjach prawdziwe. Problem tkwi w rozgraniczeniu zakresów ich stosowania i w określeniu, od jakich czynników zależy wybór skali przestrzennej, w której należy rozpatrywać dynamikę lasu. Stosunkowo łatwo można to zrobić w paru przypadkach nie będących przedmiotami żadnego większego sporu. Tak na przykład powszechnie przypisuje się lasom iglastym strefy borealnej „katastroficzny” typ dynamiki i związaną z tym dużą skalę przestrzenną. W stosunku do ogromnej większości zbiorowisk leśnych nie można jednak liczyć na podobną jednomysłność. Lasy najbar-

dziej intensywnie dotychczas badane pod względem struktury i dynamiki — czyli lasy liściaste i mieszane strefy umiarkowanej w Europie i Ameryce Północnej — sprawiają szczególne trudności. Wielu autorów uważa je za zbiorowiska, których struktura kształtuje się pod wpływem procesów zachodzących w bardzo małej skali, odpowiadającej rozmiarom niewielkich luk w drzewostanie. Jednak już w koncepcji faz rozwojowych wielkość powierzchni zajmowanej przez jedną fazę określana jest na pół hektara lub więcej. Nie brak też argumentów przemawiających za tym, że zniszczenie drzewostanu na dużej powierzchni (zwykle w wyniku huraganu) nie jest w tych lasach czymś wyjątkowym (Dunn i in. 1983, Hibbs 1983).

Zagadnienie skal przestrzennych w badaniach struktury i dynamiki lasu jest problemem powszechnie docenianym. Natomiast niedoceniane pozostaje zagadnienie właściwego uwzględnienia roli czasu w dynamice drzewostanów. Stosunkowo dużo uwagi skupiają na sobie kwestie długowieczności drzew i związane z tym przewidywane trwanie drzewostanu oraz zmiany składu gatunkowego wynikające z faktu istnienia znacznych różnic w średnim trwaniu życia u różnych gatunków (Korpel 1978, Franklin i Hemstrom 1981). Z reguły jednak ignoruje się zmiany zachodzące z czasem w elementach dynamiki lasu traktowanych jako bardzo stabilne czy wręcz niezmiennie. Za przykład niech posłuży luka w drzewostanie, skądinąd kluczowy element wielu współczesnych koncepcji dynamiki lasu. Luka, powstała po obumarciu czy zniszczeniu jednego lub paru drzew, podlega działaniu dwóch przeciwstawnych procesów kształtujących bezpośrednio jej kształt i wielkość. Pierwszym z tych procesów jest zmniejszanie się luki wskutek wypełniania jej przez korony drzew rosnących w sąsiedztwie, rozrastających się w kierunku większego oświetlenia. Szybkość tego wypełniania zależy m.in. od przynależności gatunkowej drzew rosnących na obrzeżu luki, ich wieku oraz żywotności. Procesem działającym niejako w przeciwnym kierunku i powodującym lub przynajmniej mogącym powodować rozszerzanie się luki jest przyspieszone obumieranie drzew na jej krawędzi, wynikające z ich nagłego odsłonięcia. Prawdopodobieństwo rozszerzania się luki poprzez obumieranie otaczających ją drzew też zależy od wieku i wzrasta szczególnie w drzewostanach starych.

Tak więc w wyniku działania dwóch powyższych procesów luka w drzewostanie zmienia swoją wielkość i kształt. Dlatego przypisywanie jej pewnych niezmiennych parametrów w ciągu okresu tak długiego, jak czas potrzebny na dorosnięcie młodych drzew do okapu dojrzałego drzewostanu jest błędem, którego stałe powtarzanie może być jedną z przyczyn trudności w wyborze skali przestrzennej właściwej dynamice danego lasu. Czynione dotychczas próby uwzględnienia zmian wielkości luk w drzewostanie, oparte na mało realistycznych oszacowaniach tempa

procesu rozrastania się koron drzew prowadziły do niedoceniań rozmiarów tego zjawiska i jego konsekwencji (Runkle 1981).

Do innych zagadnień teoretycznych wzbudzających duże kontrowersje i jak się wydaje dalekich od rozwiązania należą: problem zróżnicowania wytrzymałości na ocienienie poszczególnych gatunków drzew i jego środowiskowe uwarunkowania oraz powiązanie z tempem przyrostu na wysokość i na grubość (Horn 1976), wpływ chemizmu gleby i ewentualnych oddziaływań allelopatycznych na kiełkowanie nasion i przeżywalność siewek różnych gatunków (Jaworski i Zarzycki 1983) czy wreszcie cały kompleks zagadnień dotyczących związku między mozaikowym zróżnicowaniem warunków glebowych a strukturą przestrzenną drzewostanu. Podobnych zagadnień szczegółowych można by przytoczyć wiele, ale ważniejsze wydaje się postawienie na zakończenie pytania o charakterze najbardziej ogólnym: czy przedmiotem badania ma być zbiorowisko leśne jako pewna wyodrębniona całość, czy też las rozumiany jako zbiór osobników oddziałujących na siebie w możliwy do określenia sposób. Konsekwentne wyciąganie wniosków z przyjętych założeń teoretycznych i konfrontowanie ich z wynikami badań przydałoby się zarówno badaczom o nastawieniu holistycznym jak i redukcjonistycznym. Do tej pory robiono to nader rzadko. Zwłaszcza dotychczasowe próby powiązania tego co rozgrywa się w populacjach drzew z teorią ewolucyjną są nieliczne i nazbyt powierzchowne (Pickett 1976). Można przypuszczać, że jest to najbardziej zasadnicza z przyczyn dawnej i obecnej słabości teorii dynamiki lasu.

Docent Elżbiecie Pancer-Kotejowej dziękuję za krytyczne uwagi pomocne przy sporządzeniu ostatecznej wersji powyższego tekstu. Artykuł ten został napisany przy wykorzystaniu finansowego poparcia tematu CPBP 04.10.05.

## Piśmiennictwo

- Abbott I. 1984 — Comparisons of spatial pattern, structure and tree composition between virgin and cut-over Jarrah forest, in western Australia — *For. Ecol. Manage.* 9: 101—126.
- Assmann E. 1968 — Nauka o produktywności lasu — PWRiL, Warszawa, ss. 628.
- Bergeron Y., Gagnon D. 1987 — Age structure of red pine (*Pinus resinosa* Ait.) at its northern limit in Quebec — *Can. J. For. Res.* 17: 129—137.
- Bormann F., Likens G. 1979 — Pattern and process in a forested ecosystem — Springer Verlag, New York, ss. 253.
- Botkin D. B. 1981 — Causality and succession (W: Forest succession: Concepts and application. Red. D. B. Botkin, H. H. Shugart, D. C. West) — Springer Verlag, New York, 11—23.
- Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R. 1972 — Some ecological consequences of a computer model of forest growth — *J. Ecol.* 60: 849—872.
- Buzykin A. I., Gavrikov V. L., Sekretenko O. P., Chlebopros R. G. 1985 — Analiz struktury drevesnych cenzov — Nauka, Novosibirsk, ss. 94.

- Clements F. E. 1916 — Plant succession: an analysis of the development of vegetation — Carnegie Inst. Washington Publ. No. 242: 1—512.
- Connell J., Slatyer R. O. 1977 — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization — *Am. Nat.* 111: 1119—1144.
- Czarnowski M. 1947 — Wstęp do hodowli lasu — Księgarnia Akademicka, Poznań, ss. 145.
- Dale V. H., Doyle T. W., Shugart H. H. 1985 — A comparison of tree growth models — *Ecol. Model.* 29: 145—169.
- Delcourt H. R., Delcourt P. A., Thompson Webb III 1983 — Dynamic plant ecology: The spectrum of vegetational change in space and time — *Quat. Sci. Rev.* 1: 153—175.
- Drescher A., Majer C. 1984 — Struktur und Aufbau von Eichenmischwäldern in Österreich — Wiener Becken — *Zentralbl. gesamte Forstwes.* 101: 129—142.
- Drury W. H., Nisbet I. C. 1973 — Succession — *J. Arnold Arbor.* 54: 331—368.
- Dunn C. P., Gunterspergen G. R., Dorney J. R. 1983 — Catastrophic wind disturbance in an old-growth hemlock-hardwood forest, Wisconsin — *Can. J. Bot.* 61: 211—217.
- Dziewolski J. 1972 — Naturalne zmiany w strukturze drzewostanów Pienińskiego Parku Narodowego w okresie 32 lat — *Ochr. Przyr.* 37: 263—284.
- Egler F. E. 1954 — Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development — *Vegetatio*, 4: 412—417.
- Ek A. R., Monserud R. A. 1979 — Performance and comparison of stand growth models based on individual tree and diameter-class growth — *Can. J. For. Res.* 9: 231—244.
- El-Bayoumi M. A., Shugart H. H., Wein R. W. 1984 — Modelling succession of eastern Canadian mixewood forests — *Ecol. Model.* 21: 175—198.
- Forster D. R. 1983 — The history and pattern of fire in the boreal forest of southeastern Labrador — *Can. J. Bot.* 61: 2459—2471.
- Foster D. R., King G. A. 1986 — Vegetation pattern and diversity in SE Labrador, Canada: *Betula papyrifera* (birch) forest development in relation to fire history and physiography — *J. Ecol.* 74: 465—483.
- Fox J. F. 1977 — Alternation and coexistence of tree species — *Am. Nat.* 111: 69—89.
- Franklin J. F., Hemstrom M. A. 1981 — Aspects of succession in the coniferous forests of the Pacific Northwest (W: Forest succession: Concepts and application. Red. D. B. Botkin, H. H. Shugart, D. C. West) — Springer Verlag, New York, 212—229.
- Fries J. (Red.) 1974 — Growth models for tree and stand simulation — Royal College of Forestry, Research Notes No. 30, Stockholm, ss. 379.
- Gleason H. A. 1926 — The individualistic concept of the plant association — *Bull. Torrey Bot. Club*, 53: 7—26.
- Goff F. G., West D. C. 1975 — Canopy-understory interaction effects on forest population structure — *For. Sci.* 22: 98—108.
- Harcombe P. A., Marks P. L. 1978 — Tree diameter distributions and replacement processes in southeast Texas forests — *For. Sci.* 24: 153—166.
- Heinselman M. L., Wright H. E. 1973 — The ecological role of fire in natural conifer forests of western and northern North America — *Quat. Res.* 3: 317—513.
- Hibbs D. 1983 — Forty years of forest succession in central New England — *Ecology*, 64: 1394—1401.
- Horn H. 1975 — Forest succession — *Sci. Am.* 232: 90—98.



- Horn H. 1976 — Succession (W: Theoretical ecology: Principles and applications. Red. R. May) — W. B. Saunders Co., Philadelphia, 187—204.
- Jaworski A. 1979 — Odnowienie naturalne jodły (*Abies alba* Mill.) w drzewostanach o różnej strukturze, na przykładzie wybranych powierzchni w Karpatach i Sudetach — Acta Agrar. Silvestria, Ser. Silvestris, 18: 61—79.
- Jaworski A., Zarzycki K. 1983 — Ekologia (W: Jodła pospolita *Abies alba* Mill. Red. S. Białobok) — PWN, Warszawa-Poznań, 317—430.
- Karmanova I. V., Sudnicyna T. N., Ilina N. A. 1987 — Prostranstvennaja struktura složnych sosnjakov — Nauka, Moskva, ss. 200.
- Knapp R. (Red.) 1974 — Vegetation dynamics — Dr. W. Junk b. v. Publishers, The Hague, ss. 364.
- Knowles P., Grant M. C. 1983 — Age and size structure analyses of Engelmann spruce, ponderosa pine, lodgepole pine and limber pine in Colorado — Ecology, 64: 1—9.
- Korpel S. 1978 — Prirodzena obnova v prirodnom lese (W: Pesteni lesu. Red. M. Vyskot) — SZN, Praha, 217—228.
- Kowalski M. 1982 — Rozwój drzewostanów naturalnych na powierzchni badawczej w Białowieskim Parku Narodowym — Wyd. SGGW-AR, Warszawa, ss. 87.
- Kozak K. 1969 — Struktura biometryczna i dynamika drzewostanów w rezerwacie „Obroc” na Roztoczu Środkowym — Ann. Univ. Mariae Curie-Skłodowska, Sect. C, 24: 119—136.
- Leak W. B. 1987 — Fifty years of compositional change in deciduous and coniferous forest types in New Hampshire — Can. J. For. Res. 17: 388—393.
- Leibundgut H. 1959 — Über Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwäldern — Schweiz. Z. Forstwes. 110: 111—124.
- Mazur M. 1984 — Internal structure of the new growth and up-growth of silver fir (*Abies alba* Mill.) in forest communities — Ekol. pol. 32: 61—77.
- McIntosh R. P. 1981 — Succession and ecological theory (W: Forest succession: Concepts and application. Red. D. B. Botkin, H. H. Shugart, D. C. West) — Springer Verlag, New York, 11—23.
- Morozov G. 1953 — Nauka o lesie — PWRiL, Warszawa, ss. 363.
- Nakashizuka T., Numata M. 1982 — Regeneration process of climax beech forests. I. Structure of a beech forest with the undergrowth of *Sasa* — Jap. J. Ecol. 32: 57—67.
- Nesterov V. 1954 — Hodowla lasu — PWRiL, Warszawa, ss. 520.
- Odum E. P. 1977 — Podstawy ekologii — PWRiL, Warszawa, ss. 678.
- Ogden J. 1985 — An introduction to plant demography with special reference to New Zealand trees — N. Z. J. Bot. 23: 751—772.
- Oliver C. D. 1980 — Even-aged development of mixed species stands — J. For. 78: 201—203.
- Paczoski J. 1928 — Biologiczna struktura lasu — Sylwan, 46: 193—221.
- Parker A., Peet R. 1984 — Size and age structure of conifer forests — Ecology, 65: 1685—1689.
- Peet R., Christensen N. L. 1980 — Succession: A population process — Vegetatio, 43: 131—140.
- Peterken G., Jones E. W. 1987 — Forty years of change in Lady Park Wood: The old-growth stands — J. Ecol. 75: 477—512.
- Pickett S. T. A. 1976 — Succession: An evolutionary interpretation — Am. Nat. 110: 107—119.
- Pigott C. D. 1975 — Natural regeneration of *Tilia cordata* in relation to forest structure in the forest of Białowieża, Poland — Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, 270: 151—179.

- Priesol A., Randuška D. 1967 — Dobročský Prales — SVPL, Bratislava, ss. 121.
- Rubner K. 1960 — Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaes — Neumann Verlag, Radebeul, Berlin, ss. 620.
- Runkle J. R. 1981 — Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States — *Ecology*, 62: 1041—1051.
- Rutkowski B. 1967 — Rozkład pierśnic według krzywej Liocourta i Mayera — *Zesz. nauk. WSR*, Kraków 38, Leśn. 3: 1—20.
- Sannikov S. N. 1981 — Lesnye požary kak faktor preobrazovanija struktury vozobnovlenij i ewolucii biogeocenzov — *Ekologija*, 12: 23—33.
- Shugart H. H. 1984 — A theory of forest dynamics — Springer Verlag, New York, ss. 278.
- Šimák M. 1951 — Untersuchungen über den natürlichen Baumartenwechsel in schweizerischen Plenterwäldern — *Mitt. Schweiz. Anst. Versuchswes.* 27: 406—468
- Suchecki K. 1926 — Uwagi o plodozmianie w lesie — *Sylwan*, 44: 137—142.
- Suchecki K. 1947 — Hodowla lasu — *Ex Libris*, Warszawa, ss. 466.
- Szymański S. 1986 — Ekologiczne podstawy hodowli lasu — *PWRiL*, Warszawa, ss. 461.
- Walter H. 1968 — Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Bd. III — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, ss. 1001.
- Watt A. S. 1947 — Pattern and process in the plant community — *J. Ecol.* 35: 1—22.
- White P. S., MacKenzie M. D., Busing R. T. 1985 — A critique on overstorey/understorey comparisons based on transition probability analysis of an old-growth spruce-fir stand in the Appalachians — *Vegetatio*, 64: 36—46.
- Whitney H. E., Johnson W. 1984 — Ice storms and forest succession in southwestern Virginia — *Bull. Torrey Bot. Club*, 111: 428—437.
- Whittaker R. H. 1975 — Communities and ecosystems — Macmillan Publishing Co., New York, ss. 385.
- Woods K. D. 1984 — Patterns of tree replacement: canopy effects on understorey pattern in hemlock-northern hardwood forests — *Vegetatio*, 56: 87—107.

## Summary

Forest structure and dynamics are two different aspects of the same phenomenon, however studies on forest structure concentrate mainly on data collection, studies on dynamics concentrate on their interpretation.

For tens of years Clements theory of succession was the main reference point for ecologists studying forest structure and dynamics. The stability of forest communities at their climax stage is one of the basic assumptions of this theory, whereas all changes in forest structure and species composition are considered as having a very small spatial scale.

Since the end of the nineteen-forties many data indicating that the classical theory of succession is neither convincing nor provides correct forecasts have been compiled. It has been observed that natural disturbances in some forest associations on large areas are so frequent that climax can not be achieved, whereas in other forests not having such vast and frequent disturbances, some species are replaced by other in successive generations producing thus significant changes in species composition and structure of communities considered as climax.

In the last tens of years many new ideas have been formed as regards forest dynamics or its chosen aspects. Still none of them is so universal as Clements' theory of succession. An increasing trend in contemporary studies on forest dyna-

mics is the mathematical modelling of processes involved in these dynamics, such as: forest regeneration, competition among trees, replacement of one species by another. The progress in forest ecology thanks to mathematical modelling is already noticeable, although it is not an easy one. These are first of all problems with model testing by comparison of results of computer simulations with results of observations and measurements on permanent plots.

Many discrepancies occurring now in the theory of forest dynamics result from methodical problems. The commonly applied once measurements at chosen areas in forest stands varying as to age and their joint presentation in order to obtain the hypothetical chain of succession stages are no longer considered as the right method of data collection. In order to test the existing hypotheses and to present new concepts, data from permanent plots are necessary. But even if such data are available their insufficient accuracy or reliability are the problems.

Main controversies in the studies on forest structure and dynamics concern the determination of spatial and time scale of processes involved in the dynamics. However, it seems even more important to regard the problem of forest dynamics from a wider evolutionary perspective.

(wpłynęło: 25 III 1988 r.)