

**Jerzy Szwagrzyk**

Katedra Botaniki Leśnej  
i Ochrony Przyrody  
Wydziału Leśnego  
Akademii Rolniczej  
Al. 29 Listopada 46  
31-425 Kraków

**Symulacyjne modele dynamiki lasu  
oparte na koncepcji odnawiania  
drzewostanu w lukach**

**Simulation models of forest dynamics  
based upon the concept of tree stand  
regeneration in gaps**

## 1. Wstęp

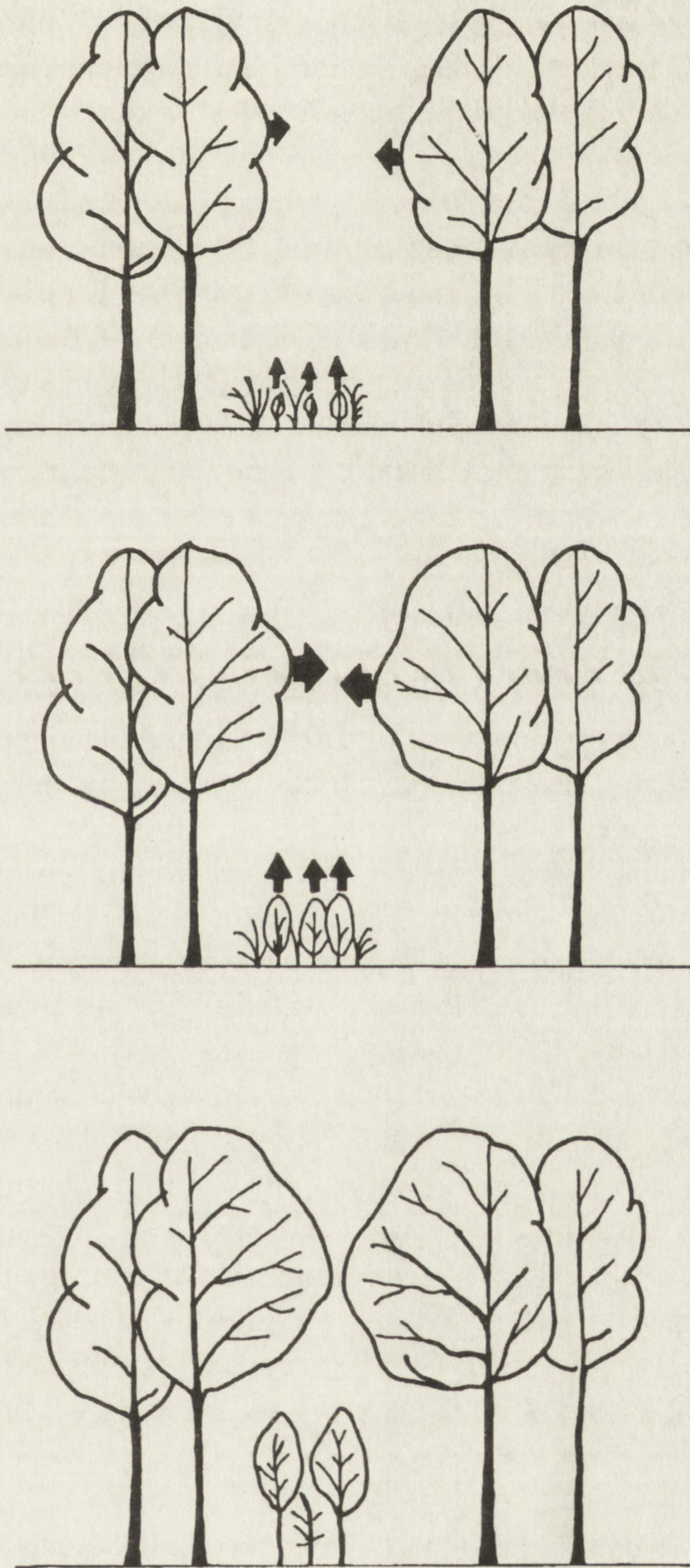
Dla większości lasów strefy klimatu umiarkowanego i dla większości lasów tropikalnych – poza przypadkami, w których dostępność wody czy składników mineralnych jest czynnikiem silnie ograniczającym wzrost drzew – typowym zjawiskiem jest zwarty okap leśny (Karpov 1983, Oliver i Larson 1990). Gałęzie drzew stykają się ze sobą już w młodych drzewostanach, a w miarę nasilania konkurencji o światło słabsze osobniki ulegają eliminacji. Ich miejsce w okapie leśnym zajmują rozrastające się korony tych drzew, które wychodzą zwycięsko z procesu konkurencji. Eliminacja osobników osiąga swoje największe nasilenie w okresie maksymalnego wzrostu drzew na wysokość; później słabnie wraz ze spadkiem tempa wzrostu drzew, aby w końcu praktycznie ustać w dojrzałym drzewostanie (Kimmins 1987, Oliver i Larson 1990). Obumieranie drzew następuje jednak nadal; padają one łupem owadów lub patogenów grzybowych, są wywracane lub łamane przez wiatr i okiść śnieżną (Nakashizuka 1987). Ponieważ tempo rozrostu koron z wiekiem słabnie, po obumarłym drzewie pozostaje w okapie leśnym luka.

Shugart (1984) wprowadził podział drzew na gatunki tworzące luki i nie tworzące luk; te pierwsze mają zwykle szerokie korony i osiągają duże rozmiary, natomiast drugie – nawet jeżeli osiągają znaczne wysokości – mają korony wąskie. Jak to bywa w przypadku tego typu klasyfikacji – duża część gatunków drzew nie mieści się dobrze w żadnej z tych szufladek (Prentice i Leemans 1990). Ponadto często drzewa wypadają z drzewostanu nie pojedynczo, lecz po kilka czy kilkanaście osobników na raz, i wtedy luki powstają również w drzewostanach złożonych z gatunków, które według klasyfikacji Shugarta luk nie tworzą (Uhl i in. 1988, Lertzman i Krebs 1991). Zdarza się też, że drzewa rosnące na skraju luki, wskutek zwiększonej ekspozycji na wiatr, silnej insolacji etc. giną stosunkowo szybko i luka się powiększa (Runkle 1990). Z drugiej strony, poziomy rozrost gałęzi sąsiadujących z luką drzew prowadzi do stopniowego ograniczenia jej powierzchni, a z czasem może doprowadzić do jej zarośnięcia (Frelich i Martin 1988, Alaback i Tappeiner 1991).

W luce i na jej skraju panują korzystne warunki dla rozwoju młodej generacji drzew. Jest tu więcej światła (C a n h a m i in. 1990), do gleby dociera więcej opadów (nie przechwytywanych w tym miejscu przez korony drzew), wskutek korzystniejszych warunków cieplnych mineralizacja materii organicznej następuje szybciej. Dlatego – przynajmniej na początku – gleba jest tu bardziej zasobna w pierwiastki biofilne, a konkurencja korzeniowa jest mniej intensywna (K i m m i n s 1987, W i l c z y n s k i i P i c k e t t 1993). Jeżeli powstanie luki było związane z naruszeniem gleby (jak to się dzieje w przypadku wykrotów), pojawiają się w niej siedliska sprzyjające kiełkowaniu nasion i rozwojowi nowej generacji siewek (S c h a e t z l i in. 1989, V e b l e n 1992). Jeżeli luka powstała wskutek złamania pnia drzewa – warunki kiełkowania nie polepszają się, ale za to korzystne warunki rozwoju uzyskują siewki obecne już na tej powierzchni (O l i v e r i L a r s o n 1990, A l a b a c k i T a p p e i n e r 1991, L e r t z m a n i K r e b s 1991). Natomiast w przypadku obumierania drzewa „na pniu” powstawanie luki rozciąga się w czasie, co faworyzuje gatunki dobrze rosnące w warunkach częściowego ocienienia i nie stwarza większych szans gatunkom „pionierskim”, nawet jeżeli luka jest stosunkowo duża (K r a s n y i W h i t m o r e 1992).

To, co się dzieje w luce, ma charakter podwójnego wyścigu. Przede wszystkim pojawiające się tutaj młode pokolenie drzew jest narażone na konkurencję ze strony roślin zielnych i krzewów, które – przynajmniej w niektórych przypadkach – mogą zagłuszyć siewki i powstrzymać rozwój odnowień na dłuższy czas (N a k a s h i z u k a 1988). Kiedy podrosty drzew osiągną już wielkość dającą im przewagę nad roślinami runa i krzewami, decydującą rolę odgrywa wyścig z zamykaniem luki przez korony otaczających ją drzew (rys. 1). Jeżeli młode pokolenie ma wejść do okapu leśnego – musi rosnać na tyle szybko, aby osiągnąć wysokość dojrzałego drzewostanu zanim korony drzew otaczających lukę zewrą się i uniemożliwią mu dalszy wzrost. Na to wszystko nakłada się jeszcze konkurencja między młodymi osobnikami rosnącymi w luce – jeżeli któryś z nich rośnie wolniej niż inne, zostaje szybko wyeliminowany (rys. 1).

W gruncie rzeczy, przypadki dorośnięcia młodych osobników drzew do okapu leśnego „jednym skokiem” należą do rzadkości i zdarzają się tylko w bardzo dużych lukach. Częściej obserwuje się natomiast, że niewielka początkowo luka stopniowo powiększa się wskutek obumierania drzew rosnących na jej skraju i osiągnięcie okapu leśnego przez rosnące w niej młode pokolenie drzew jest o wiele łatwiejsze. Znacznie częściej zdarza się jednak, że rosnące w luce młode osobniki przechodzą jedno- lub wielokrotnie przez cykl zarastania i ponownego otwierania się luki, związany z okresowym hamowaniem i przyspieszaniem ich wzrostu (R u n k l e i Y e t t e r 1987). Znoszenie okresowego ocienienia przez młode osobniki drzew jest zjawiskiem ograniczonym tylko do niektórych gatunków – zwanych u nas



**Rys. 1.** Luka w drzewostanie: konkurencja między odnowieniami i roślinnością dna lasu, zarastanie luki przez korony rosnących na jej skraju drzew, „wyścig do światła” w młodym pokoleniu drzew  
 A forest gap: competition between tree seedlings and forest floor vegetation, gap filling by the lateral growth of branches of surrounding trees, “race for light” among the young generation of trees

cieniożnościami – zwłaszcza jeżeli okresy „przygłuszenia” odnowień ciągną się przez wiele lat (Canham 1989). Gatunki światłożądne nie mają w takich wypadkach szans, dlatego ich odnawianie się jest ograniczone tylko do bardzo dużych luk (Shugart 1984).

Jak z tego wynika, skład gatunkowy, struktura przestrzenna i struktura wiekowa naturalnych drzewostanów bywa kształtowana w znacznej mierze przez procesy zachodzące w lukach (Runkle 1982, Lertzman i Krebs 1991). Stąd też znaczenie luk dla dynamiki lasu bywa ogromne, nie tylko zresztą dla lasów naturalnych, ponieważ spora część bardziej finezyjnych rębni stosowanych obecnie w leśnictwie opiera się na naturalnym odnawianiu lasu w lukach utworzonych przez wycięcie jednego lub kilku drzew (Rubner 1960, Oliver i Larson 1990).

## 2. „Kariera” luk drzewostanowych

Wprawdzie zjawisko odnowienia drzewostanu w lukach jest znane co najmniej od kilku dziesięcioleci (Sernander 1936 – cyt. za Leemans 1991, Watt 1947), ale imponująca kariera luk drzewostanowych w ekologii lasu zaczęła się niedawno. Dopiero lata osiemdziesiąte zaowocowały dużą liczbą publikacji poświęconych temu zagadnieniu, a pojęcie „gap phase dynamics” weszło na dobre do słowników ekologów lasu (Shugart 1984).

Rola luk w dynamice lasu została doceniona w ramach szerszego procesu odkrywania roli naturalnych zaburzeń w rozwoju szaty roślinnej (Pickett i White 1985). Fakt, że drzewa, mimo że długowieczne, jednak w końcu obumierają, wprawdzie nie budził nigdy wątpliwości, ale przez długi czas nie pociągał za sobą żadnych teoretycznych konsekwencji. W koncepcjach lasu pierwotnego, charakteryzującego się – jak niegdyś twierdzono – niemal pełną stabilnością, po prostu jedno drzewo zastępowało drugie, osobnik młody wchodził na miejsce obumierającego starego drzewa w sposób prawie niezauważalny (Jones 1945). Stwierdzenie, że zanim to nastąpi, w drzewostanie powstaje luka, było już pierwszym krokiem w kierunku zaakceptowania obrazu wprawdzie mniej sielskiego, ale za to bliższego rzeczywistości (Watt 1947, Runkle 1982, Nakashizuka 1983). Natomiast prawdziwy rozkwit tej koncepcji wiąże się z powstaniem dużej klasy modeli dynamiki lasu, które za punkt wyjścia przyjęły właśnie lukę.

## 3. Model JABOWA

Pierwszy model dynamiki lasu oparty na koncepcji luk drzewostanowych został opublikowany przez Botkina i in. (1972) już ponad dwadzieścia lat temu (od skrótów nazwisk autorów – Janaka, Botkina i Wallisa – nazwano go modelem JABOWA). Zasadniczym jego założeniem było to, że za podstawową jednostkę przestrzenną dynamiki można uznać niewielkie powierzchnie, odpowiadające wielkością koronie bardzo dużego, rozrośniętego drzewa, albo też powierzchni luki

w okapie lasu, która powstanie po jego obumarciu. Dynamika lasu jest sumą procesów zachodzących w tych małych, podstawowych „komórkach”. Wpływ bezpośredniego otoczenia na to, co dzieje się w każdej z komórek, można zaniedbać bez zniekształcania całości obrazu (rys. 2).

W modelu JABOWA (Botkin i in. 1972) wzrost drzewa jest określany w sposób deterministyczny, z parametrami zależnymi od gatunku drzewa i osiągniętych już przez to drzewo rozmiarów, odniesionych do rozmiarów maksymalnych dla danego gatunku:

$$\delta (D^2 \cdot H) = R \cdot LA \left(1 - \frac{D \cdot H}{D_{\max} \cdot H_{\max}}\right),$$

gdzie:  $D$  – średnica drzewa na wysokości 1,3 m,  $H$  – wysokość drzewa,  $D_{\max}$  – maksymalna średnica dla danego gatunku,  $H_{\max}$  – maksymalna wysokość dla danego gatunku,  $LA$  – powierzchnia listowia danego drzewa,  $\delta(D^2 \cdot H)$  – przyrost objętości drzewa,  $R$  – stała dla gatunku, określająca wydajność fotosyntetyczną aparatu asymilacyjnego.

Zakładając, że dla danego gatunku powierzchnia listowia jest funkcją kwadratu średnicy drzewa, równanie to można zapisać jako:

$$\delta (D^2 \cdot H) = R \cdot C_i \cdot D^2 \left(1 - \frac{D \cdot H}{D_{\max} \cdot H_{\max}}\right),$$

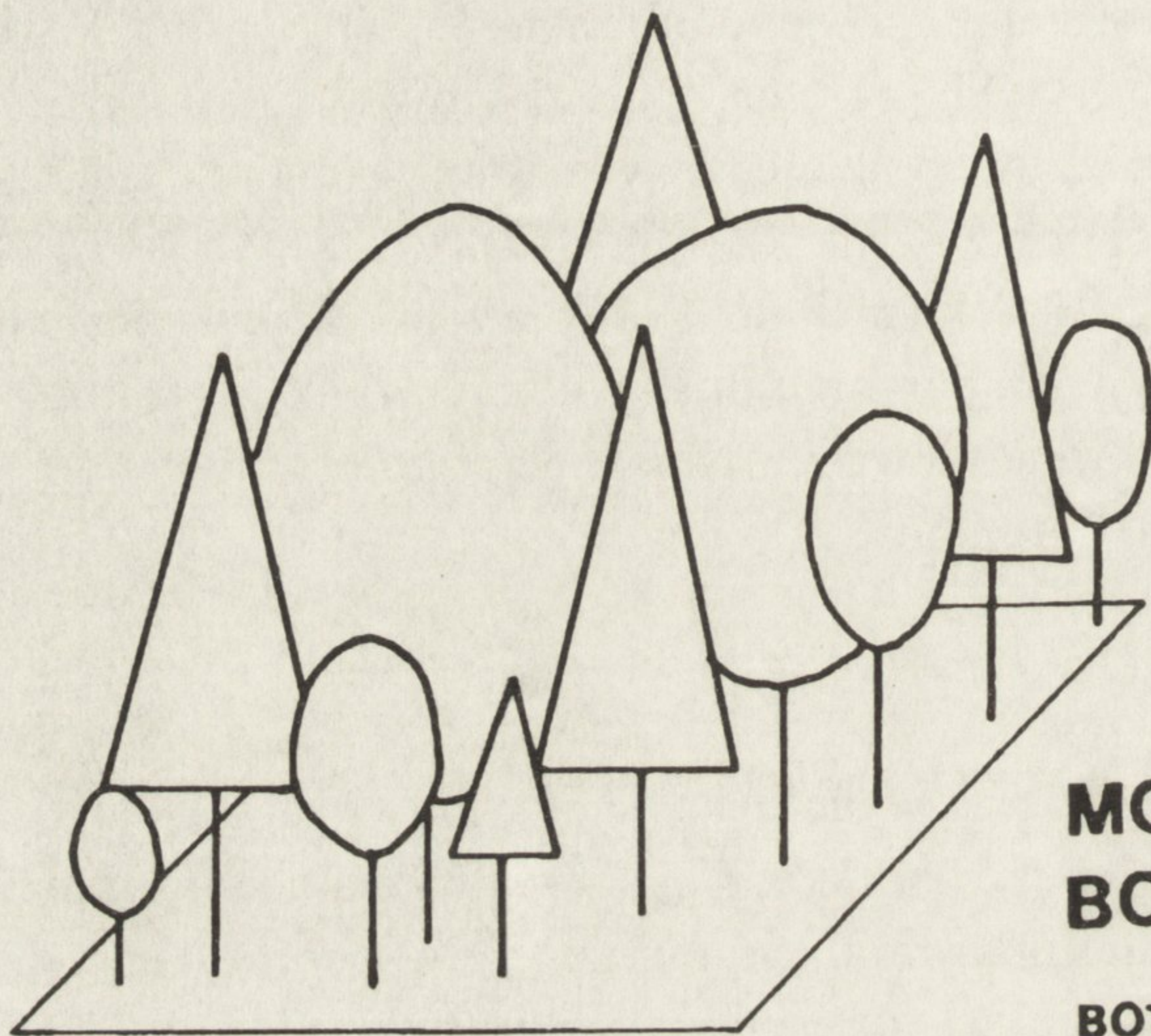
gdzie:  $C_i$  – stała dla gatunku, określająca zależność między powierzchnią przekroju pnia a powierzchnią listowia.

Wzrost drzewa jest też funkcją lokalnych warunków klimatycznych i glebowych. W modelu JABOWA głównym czynnikiem klimatycznym wpływającym na wzrost drzew jest suma temperatur efektywnych (wyższych niż 5°C). Za optimum dla danego gatunku przyjmowana jest suma temperatur efektywnych, będąca średnią z wartości minimalnej ( $DEGD_{\min}$ ) i maksymalnej ( $DEGD_{\max}$ ) dla jego naturalnego zasięgu. Dla dowolnego miejsca w granicach zasięgu danego drzewa współczynnik  $T(DEGD)$ , określający wpływ klimatu na wzrost, ma postać:

$$T(DEGD) = \frac{4 \cdot (DEGD - DEGD_{\min}) \cdot (DEGD_{\max} - DEGD)}{(DEGD_{\max} - DEGD_{\min})^2}$$

i osiąga wartość 1 w centrum zasięgu danego gatunku, a przy granicach zasięgu zbliża się do zera. Jest w tym ukryte założenie, że optimum fizjologiczne dla gatunku pokrywa się z jego optimum ekologicznym, co w zestawieniu z przeważającymi obecnie poglądami na ten temat trudno uznać za mocny punkt modelu.

Z kolei wpływ warunków glebowych sprowadzony jest do zastosowania współczynnika  $S(BIO)$ , który opiera się na założeniu, że w danych warunkach glebowych łączna biomasa drzewostanu nie może przekroczyć pewnej wartości granicznej ( $SOILQ$ ). Im bardziej aktualna biomasa drzewostanu ( $BIO$ ) zbliża się do



**MODEL  
BOTKINA**

**BOTKIN'S  
MODEL**



**MODEL  
SHUGARTA**

**SHUGART'S  
MODEL**

**Rys. 2.** Podstawowe „komórki” w których symulowana jest dynamika lasu w modelach typu JABOWA  
The basic "cells" in which the forest dynamics is simulated in JABOWA type models

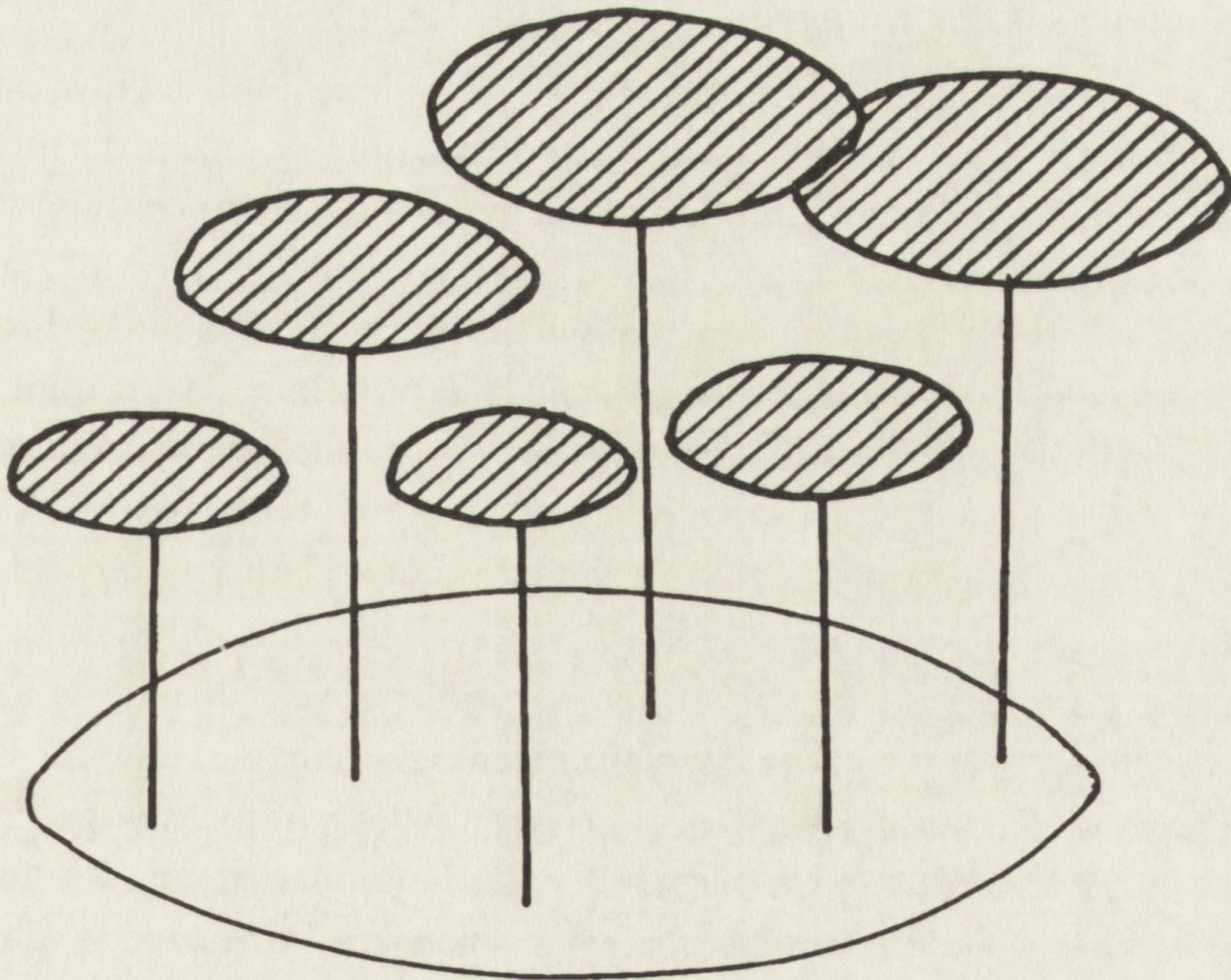
tej granicy, tym bardziej wzrost drzew jest ograniczany przez wyczerpywanie się związków biogennych dostępnych w glebie:

$$S(BIO) = 1 - \frac{BIO}{SOILQ}.$$

Potencjalny wzrost każdego drzewa jest w modelu JABOWA pomniejszany proporcjonalnie do tego, jak intensywnej konkurencji ze strony innych drzew doznaje dany osobnik na modelowanej powierzchni (Botkin i in. 1972). Konkurencja ta rozgrywa się zasadniczo o światło, stąd jej intensywność zależy od tego, jak bardzo pozostałe drzewa mogą zacieniać danego osobnika. W modelu tym zakłada się, że powierzchnia listowia danego drzewa jest rozłożona równomiernie na poziomie odpowiadającym wysokości danego drzewa (rys. 3), a światło przenikające niżej ulega osłabieniu zgodnie z prawem Beer-Lamberta:

$$\frac{I_z}{I_0} = \text{EXP}(-K \cdot \sum L),$$

gdzie:  $I_z$  – intensywność światła na danej wysokości  $z$ ,  $I_0$  – intensywność światła ponad warstwą koron,  $K$  – współczynnik,  $\sum L$  – skumulowana suma powierzchni liści liczona od górnej warstwy koron.



**Rys. 3.** Modelowanie rozmieszczenia powierzchni listowia w modelu JABOWA  
Modelling the distribution of leaf area in JABOWA model

Z założenia przyjętego w tym modelu wynika, że wysokość drzewa ma znaczenie kluczowe, ponieważ tylko drzewo wyższe od danego osobnika może wywierać na niego nacisk konkurencyjny.

W modelu JABOWA zarówno obumarcie drzewa, jak i pojawienie się nowego osobnika są symulowane w sposób stochastyczny; prawdopodobieństwo śmierci drzewa zależy od jego kondycji, wyrażonej poprzez przyrost w danym okresie (istnieje wartość progowa przyrostu, poniżej której prawdopodobieństwo śmierci równa się 1 – w modelu Botkina taką wartością jest przyrost na grubość rzędu 0,1 mm rocznie). Natomiast prawdopodobieństwo pojawienia się młodego osobnika zależy od warunków świetlnych panujących na danej powierzchni, będących funkcją zagęszczenia i wielkości rosnących tam drzew.

Osobniki pojawiające się na dnie lasu są losowane z puli gatunków obecnych na danej powierzchni, albo z puli zadeklarowanej uprzednio dla danego siedliska. Ich wzrost modelowany jest podobnie jak wzrost drzew w górnym piętrze drzewostanu, i to samo dotyczy prawdopodobieństwa ich przeżycia. W miarę upływu czasu niektóre z nich dorastają do piętra koron i wchodzi na dobre w skład głównego drzewostanu. Pozostałe giną wskutek ocienienia, albo też wskutek działania czynników o charakterze losowym (w ten sposób symulowana jest śmiertelność powodowana przez działanie wiatru, patogenicznych grzybów, owadów etc.).

#### 4. Dalsze modele; szkoła Shugarta

Shugart (1984) przejął z modelu JABOWA jego podstawową strukturę i stworzył – wraz ze swoimi współpracownikami – szereg modyfikacji, przystosowanych do różnych stref klimatycznych i do różnych typów lasu. W zależności od potrzeb, modele te były uzupełniane tak, aby symulować zjawiska nie przewidziane w modelu Botkina (np. wpływ pożarów na dynamikę lasu, wpływ zwierzyny zgryzającej pędy młodych drzew, etc.). Powstało ich w krótkim czasie tak wiele, że zaczęto je obejmować wspólną nazwą „model typu JABOWA” albo „modele luk” („gap models”). Doskonały przegląd modeli typu JABOWA wraz z ich dokładnym „drzewem genealogicznym” zawiera praca Urbana i Shugarta (1992). Nazwa „modele gapowe”, która zdążyła się już pojawić w polskim piśmiennictwie (Brzezicki 1991), nie wydaje się być jednak zbyt szczęśliwie dobrana. Modele tej grupy wykorzystywały zasadniczy schemat modelu JABOWA, a wprowadzane w nich modyfikacje dotyczyły głównie parametrów gatunkowych i siedliskowych. Powstała dzięki temu seria modeli symulacyjnych dla dużej grupy zbiorowisk leśnych, od lasów borealnych, poprzez różnorodne lasy strefy umiarkowanej, aż po lasy subtropikalne i tropikalne (Shugart 1984, Leemans i Prentice 1987, Kienast i Kuhn 1989, Urban i Shugart 1992). Niejako przeoczona została przy tym zasadnicza kwestia: ta sama, arbitralnie



przyjęta wielkość powierzchni służyła teraz jako podstawowa jednostka przestrzenna dla zbiorowisk, dla których skala przestrzenna dynamiki lasu była słabo poznana. Założenie, że była ona taka sama we wszystkich zbiorowiskach, jest pozbawione rzetelnych podstaw.

W niniejszym tekście cała uwaga jest skoncentrowana na lukach w lesie. Oczywiście, nie jest to jedyny przypadek, do którego można zastosować „modele luk”. Można je także stosować w odniesieniu do zbiorowisk krzewiastych, trawiastych, a nawet w niektórych zbiorowiskach wodnych (podwodne „lasy” brunatnic, zwane „kelp forests”, rafy koralowe, etc.). Jest to prawdopodobnie jedno ze źródeł popularności „gap models”; stwarzają one, poprzez zastosowanie podobnego schematu, możliwość porównywania dynamiki zbiorowisk bardzo silnie różniących się między sobą (Shugart 1984, Urban i Shugart 1992).

## 5. Problem uniwersalności modeli luk

Założenie o tym, że podstawowa jednostka przestrzenna dynamiki lasu w przypadku wielu zbiorowisk mieści się między 100 a 1000 m<sup>2</sup>, miało pewne wsparcie empiryczne – w tym przedziale mieści się wielkość dużych luk drzewostanowych w lasach strefy umiarkowanej (Runkle 1985, Prentice i Leemans 1990). Modelowanie w tej skali wymagało jednak założenia, że odnawianie lasu w lukach jest rzeczywiście głównym mechanizmem dynamiki lasu – to z kolei nie jest wcale pewne.

To, że luki w drzewostanie mogą odgrywać istotną rolę w dynamice lasu, jest sprawą bezdyskusyjną. Problemem jest natomiast stwierdzenie, jak dużą rolę odgrywają luki w konkretnych przypadkach i czy ta rola jest istotna zawsze, czy tylko od czasu do czasu (Veblen 1992). Nikt nie twierdzi, że wszystkie ekosystemy leśne są zdominowane przez typ dynamiki, w którym luki odgrywają istotną rolę. Wiadomo, że część lasów podlega od czasu do czasu katastroficznym zaburzeniom o wielkiej skali – jak np. pożary w lasach borealnych (Shugart i in. 1992) i w lasach na terenach o klimacie śródziemnomorskim (Zedler i Gauthier 1983), gradacje owadów w lasach zdominowanych przez jeden gatunek (Kimmins 1987), czy też zjawiska takie jak lawiny, osuwiska i wybuchy wulkanów (Veblen 1985). Zdaniem wielu autorów, prawie wszystkie lasy żyznych i wilgotnych siedlisk strefy umiarkowanej charakteryzują się dynamiką opartą na lukach (Runkle 1990, Urban i Shugart 1992); są jednak badacze, którzy dynamikę tych ekosystemów skłonni są rozpatrywać w znacznie większej skali (Koop 1989, Korpel 1989).

Co więcej, w zestawie kilkunastu artykułów o lukach drzewostanowych, które wypełniły specjalny numer „Ecology” przed pięcioma laty, znalazły się również i takie, które zaatakowały ten sposób myślenia o dynamice lasu jako zanadto

uproszczony (Lieberman i in. 1989). Zarzuty dotyczyły przede wszystkim tego, że podział na luki i zwarty drzewostan nie uwzględnia faktu, że znaczna część drzewostanu ma warunki pośrednie, przejście od centrum luki do zwartego drzewostanu jest stopniowe, a położenie luki względem stron świata jest jedną z kluczowych zmiennych (Popma i in. 1988, Canham i in. 1990). Zarzut nadmiernego uproszczenia, na którym opierają się modele „gap dynamics”, doprowadził do ożywionej polemiki pod hasłem, że „las nie jest po prostu kawałkiem szwajcarskiego sera” (Lieberman i in. 1989). Różnice te mogą się wydawać drobne, ale ich konsekwencje są doniosłe. Jeżeli przyjąć, że przeciwstawienie luki zwartemu drzewostanowi w najlepszy sposób charakteryzuje proces odnowienia lasu i jego dynamikę, to podstawową jednostką przestrzenną dynamiki lasu powinna być powierzchnia odpowiadająca wielkością luce – dokładnie tak, jak się to dzieje w modelach luk. Jeżeli jednak na dużych powierzchniach na dnie lasu panują warunki pośrednie między zwartym drzewostanem a luką, to oczywiście stwarza to przynajmniej niektórym gatunkom możliwości odnowienia poza lukami, a podstawowa jednostka, w jakiej rozpatrywać należy dynamikę lasu, jest znacznie większa niż w pierwszym przypadku. Taki model – oparty na odnowieniu nie tylko bezpośrednio w lukach drzewostanowych, ale także uzależniający możliwość rozwoju odnowień na dnie lasu od sumy luk w okapie leśnym na większym obszarze – byłby zapewne bliski „fazom rozwojowym” lasów naturalnych, opisanym przez Leibundguta (1959) i Korpela (1989). Próby opracowania tego typu modeli zostały już zresztą podjęte (Busing 1991, Canham i in. 1993).

Jeżeli istotnie zjawiska rozgrywające się w większej skali przestrzennej odgrywają znaczną rolę we wszystkich zbiorowiskach leśnych, użycie „modeli luk” do symulowania dynamiki lasu okazałoby się niesłuszne. Wiele danych wskazuje, że rzeczywiście, nawet w zbiorowiskach uznawanych za stabilne i wolne od wielkoskalowych zaburzeń, procesy rozgrywające się na dużych powierzchniach mogą mieć znacznie większe znaczenie, niż bylibyśmy skłonni przypuszczać jeszcze stosunkowo niedawno (Pickett i White 1985). Jednym z takich przykładów może być silny związek między odnowieniem buka *Fagus crenata* a synchronicznym obumieraniem monokarpicznego karłowatego bambusa *Sasa kurilensis* na dużych powierzchniach w lasach Japonii (Nakashizuka 1988), albo też przemieszczające się na podobieństwo olbrzymiej fali obumieranie (powodowane przez grzyby patogeniczne) buka *Fagus grandifolia* w północno-wschodniej części USA (Runkle 1990).

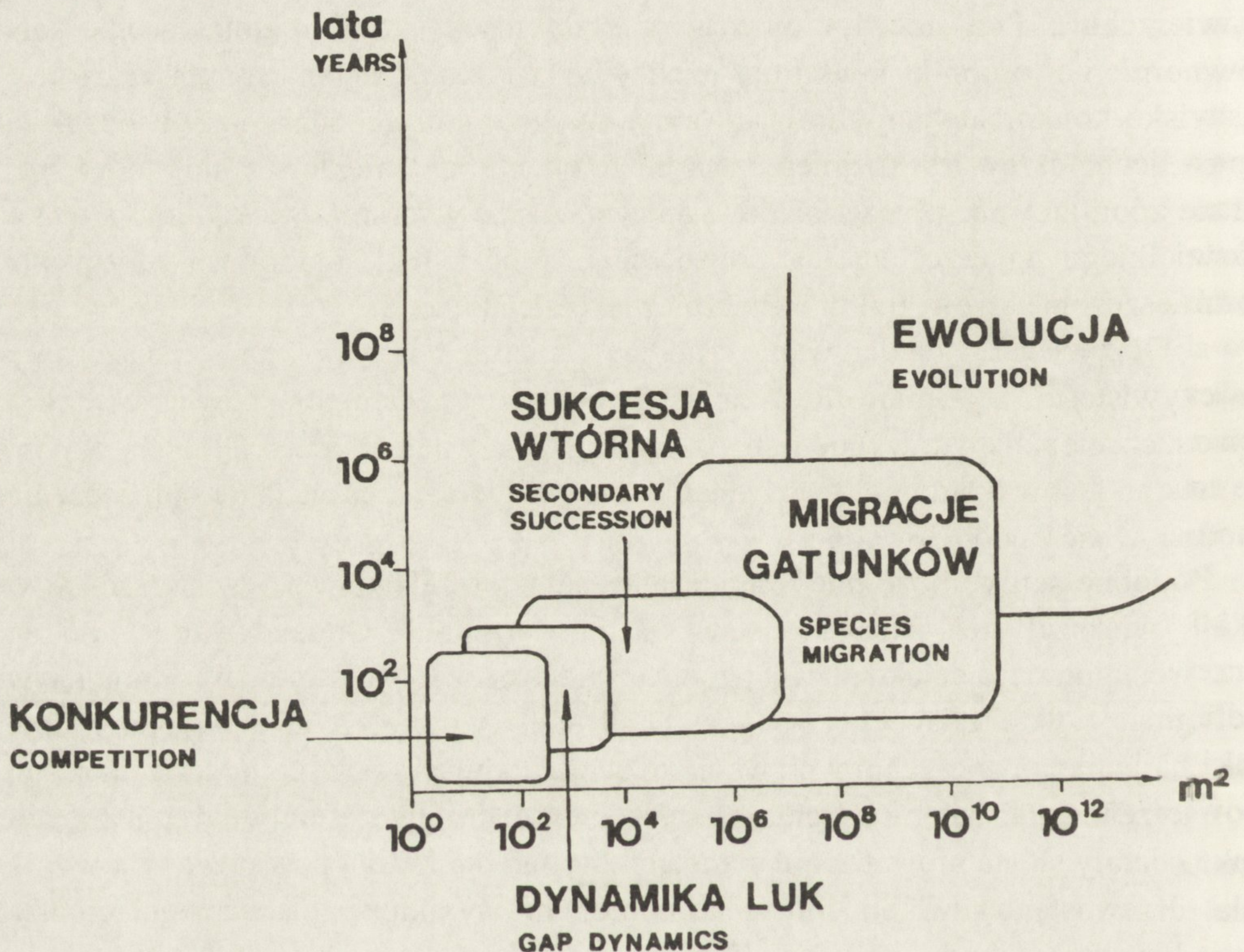
Arbitralny wybór skali w modelach luk narzuca podwójne ograniczenia. W pierwszym rzędzie traktuje wszystko w obrębie powierzchni podstawowej jako homogeniczne, niezróżnicowane i w ten sposób ignoruje zjawiska zachodzące w małej skali przestrzennej (np. ignorowane jest rzeczywiste rozmieszczenie drzew na

powierzchni). Przy niezbyt dużych zagęszczeniach, jeżeli rozmieszczenie jest równomierne, osobniki konkurują między sobą tylko w ograniczonym zakresie i zjawisko konkurencyjnej eliminacji może w ogóle nie zachodzić. Jeżeli jednak ta sama liczba drzew jest rozmieszczona nierównomiernie, niektóre z nich mogą być silnie zdominowane przez sąsiadów, a nawet zostać wyeliminowane mimo średnio niewielkiego zagęszczenia na powierzchni. Model luki, ignorując rzeczywiste rozmieszczenie drzew, traktuje te różnice jako nieistotne.

Oczywiście, modelowanie polega między innymi na upraszczaniu rzeczywistości, a pominięcie rozmieszczenia drzew w obrębie powierzchni jest uproszczeniem bardzo wygodnym, oszczędzającym wielu obliczeń. Problem w tym, że trudno jest w oparciu o obecny stan wiedzy stwierdzić, na ile takie uproszczenie można uznać za dopuszczalne.

Podobne skutki może mieć zaniechanie modelowania zjawisk zachodzących w skali większej niż jedna podstawowa powierzchnia. Oddziaływanie luki w drzewostanie sięga daleko poza jej granice i może decydować o rozwoju odnowień w odległości wykraczającej poza powierzchnię podstawową. Innymi słowy, powstanie luki na jednej powierzchni wpływa na rozwój odnowień nie tylko na tej konkretnej powierzchni, ale i na powierzchniach sąsiednich. Jednak wcześniejsze wersje modeli luk opierały się na prowadzeniu symulacji osobno dla każdej powierzchni, a wynik dla drzewostanu był po prostu uśrednionym wynikiem wielu symulacji dla pojedynczych powierzchni, nie wpływających wcale na siebie nawzajem. Zaniechanie uwzględniania oddziaływań w większej skali nasuwa jeszcze większe wątpliwości niż w przypadku skali małej – tym bardziej, że oprócz oddziaływań konkurencyjnych w większej skali mogą też wchodzić w grę takie procesy jak rozprzestrzenianie diaspor (C a n h a m i in. 1990), czy też rozprzestrzenianie ognia w przypadku pożarów leśnych (S h u g a r t i in. 1992) – w obu przypadkach to, co jest tuż za granicą modelowanej powierzchni, odgrywa bardzo istotną rolę.

Skale: przestrzenna i czasowa są ze sobą w znacznym stopniu powiązane (rys. 4; D e l c o u r t i in. 1983). Jedno z zasadniczych zastrzeżeń, jakie budzą modele luk, można sformułować w ten sposób: czy w ogóle można rozdzielać skalę przestrzenną od skali czasowej do tego stopnia, jak się to dzieje w modelach luk? Skala przestrzenna jest tu ograniczona do powierzchni kilku lub kilkunastu arów (tyle wynosi wielkość powierzchni podstawowej), a skala czasowa jest zwykle rozciągnięta na tysiąclecia. Oczywiście, rozszerzanie skali przestrzennej odbywa się poprzez symulację wielu powierzchni i uśrednianie wyników, ale jest to rozszerzenie w dużej mierze pozorne. Wszystkie mechanizmy, które decydują o dynamice lasu w modelach luk są mechanizmami działającymi w małej skali. W związku z tym pozwalają one dosyć dokładnie przewidywać to, co dzieje się w ciągu dziesięcioleci, kiedy stan wyjściowy w dużej mierze determinuje możliwość zmian. Zastosowanie

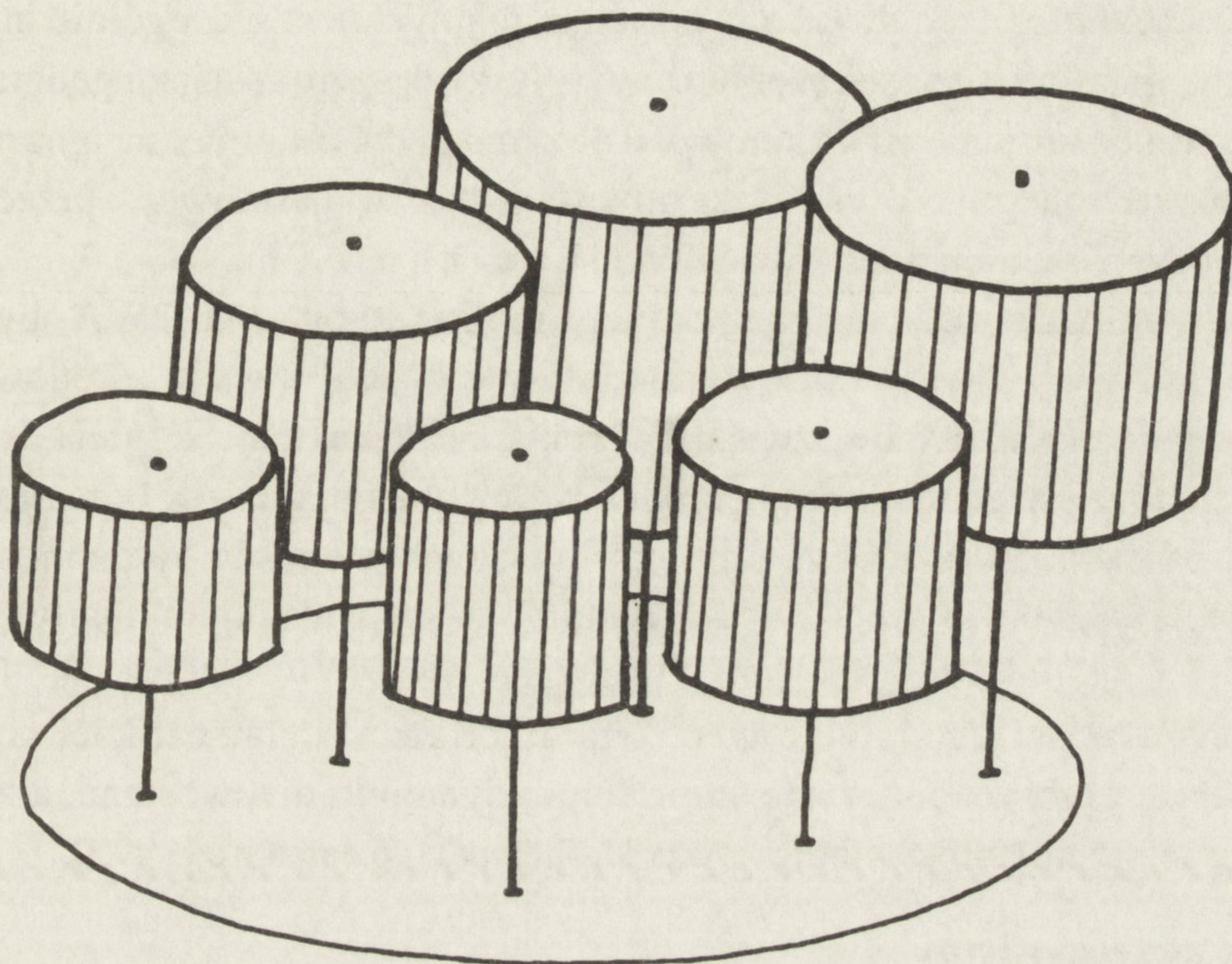


**Rys. 4.** Procesy ekologiczne na tle skal: przestrzennej i czasowej. Na podstawie Delcourt i in. (1983)  
Ecological processes against the spatial and temporal scales. Based upon Delcourt et al. (1983)

tych modeli do symulowania dynamiki procesów rozciągniętych na tysiąclecia jest jednak co najmniej ryzykowne – a właśnie ta dziedzina zastosowań modeli luk rozwijała się dotychczas najbujniej (Shugart 1984).

## 6. Współczesne tendencje w rozwoju modeli luk

W drugiej połowie lat osiemdziesiątych różni autorzy przystąpili do bardziej radykalnych modyfikacji modelu Botkina. W modelu FORSKA Leemans i Prentice (1987) zaproponowali zastąpienie założenia o rozłożeniu całej masy listowia na płaszczyźnie odpowiadającej wysokości drzewa, założeniem bardziej realistycznym: że masa listowia jest rozłożona równomiernie w całej objętości korony o schematycznym kształcie walca, którego wysokość jest równa połowie wysokości danego drzewa (rys. 5). To założenie w sposób istotny zmodyfikowało modelowanie konkurencji między drzewami o zbliżonej wysokości; teraz na wzrost niższego osobnika oddziaływała tylko ta część korony drzewa wyższego, która



**Rys. 5.** Modelowanie rozmieszczenia powierzchni listowia w modelu FORSKA  
Modelling the distribution of leaf area in the FORSKA model

znajdowała się powyżej jego wierzchołka, a nie cała masa listowia, jak w modelu Botkina. Miało to jednak także pewien efekt uboczny, daleki – jak sądzę – od realizmu; w miarę jak drzewo rosnące na dnie lasu zbliżało się do okapu drzewostanu, wpływ konkurencyjny wywierany na nie przez inne osobniki stopniowo malał.

Drugą innowacją wprowadzoną w modelu FORSKA – a zarazem kolejnym krokiem w kierunku większego realizmu – było zastąpienie liniowej zależności między powierzchnią przekroju pnia drzewa a powierzchnią jego listowia, liniową zależnością powierzchni listowia od powierzchni przekroju warstwy bielu, czyli zewnętrznej części drewna, przewodzącej wodę. W ten sposób u bardzo powoli rosnących drzew powierzchnia listowia może w tym modelu się zmniejszać (co nie było możliwe w starszych modelach typu JABOWA) (Lee m a n s 1992).

Następnym krokiem naprzód było zaproponowane w modelu ZELIG (S m i t h i U r b a n 1988) rozszerzenie skali przestrzennej poprzez uwzględnienie wpływu jednej „komórki” na komórki sąsiednie. Dotyczyło to zasadniczo modelowania zacielenia danej powierzchni przez drzewa rosnące na powierzchniach sąsiednich. Ujemną stroną tej wersji modelu jest powstanie charakterystycznego, „schodkowego” wzorca rozkładu ocienienia w lesie (U r b a n i S h u g a r t 1992). Jedną z poważniejszych konsekwencji tej wersji modelu jest rozpowszechnienie

poglądu, że konkurencja o światło w lasach borealnych jest szczególnie intensywna (idea oparta na trafnym spostrzeżeniu, że w wyższych szerokościach geograficznych promienie słoneczne padają na ziemię pod dużym kątem, ale zupełnie ignorująca rolę światła rozproszonego). Wyniki te pozostają też w jaskrawej sprzeczności z wynikami bezpośrednich pomiarów (K u u l u v a i n e n 1991).

Kolejnym rozwinięciem klasycznych modeli typu JABOWA były prace B o n a n a (1989, 1992), który zmodyfikował ich część „środowiskową”, wprowadzając modelowanie związków między klimatem a glebą, oraz ich modyfikacje przez szatę roślinną. W modelowaniu dynamiki lasów borealnych był to duży krok naprzód, zwłaszcza że propozycje Bonana w sposób bardzo realistyczny odzwierciedlały związki między temperaturą, nagromadzeniem martwej materii organicznej a głębokością zalegania wiecznej zmarzliny. Jednak na tle bardzo realistycznych części „środowiskowych” modeli Bonana coraz bardziej rażące staje się nadmiernie uproszczone traktowanie samej dynamiki drzewostanu, a zwłaszcza modelowanie przenikania światła przez okap leśny (L e e m a n s 1992).

## 7. Modele a rzeczywistość

W momencie swego pojawienia się w druku przed ponad dwudziestu laty model B o t k i n a i in. (1972) otworzył przed ekologią lasu nową perspektywę: możliwość zastąpienia nieprecyzyjnych hipotez i ich tworzonych *ad hoc* modyfikacji przez model, którego przewidywania można porównać z rzeczywistością. Trudno jednak oprzeć się wrażeniu, że możliwości takich porównań zostały dotychczas wykorzystane jedynie w minimalnym stopniu.

Oczywiście, bezpośrednio testowanie modeli luk jest możliwe tylko dla krótkich okresów, co w przypadku modeli operujących stuleciami i tysiącletkami na pewno nie jest wystarczające. Nie jest to jednak żaden powód, aby takiego krótkoterminowego testowania zaniechać. Tymczasem z takim testowaniem jest właśnie bardzo krucho. Dla pierwszej wersji JABOWA zrobił taki test sam B o t k i n (1981) w oparciu o dane z Hubbard Brook. Wykazał w ten sposób, że krótkoterminowe prognozy JABOWA dają obraz zbliżony do rzeczywistości, chociaż w niektórych przypadkach różnice są znaczne. Później zabrakło już dalszych śmiazków, którzy próbowaliby te modele testować bezpośrednio, chociaż w miarę upływu czasu możliwości takiego testowania stale wzrastają.

Dobrym sposobem pośredniego testowania tego typu modeli jest tzw. modelowanie wsteczne (backward modelling). W takim wypadku wprowadza się do modelu dane pochodzące z pomiaru przeprowadzonego w przeszłości, po czym wynik po określonej liczbie lat (równej czasowi, który upłynął od tego pomiaru) porównuje się ze stanem obecnym. Modelowanie wsteczne nadaje się np. do porównywania wyników analiz odwiertów przyrostowych z drzew z aktualnymi

pomiarami. Porównania takie – bez próby testowania któregokolwiek z modeli – wykonywał m. in. Koop (1989). Próby zastosowania „backward modelling” do testowania modeli typu JABOWA są jednak wciąż bardzo nieliczne.

Większość przeprowadzonych do tej pory testów ma charakter jeszcze bardziej pośredni – polegają one na porównywaniu przewidywanych przez model rozkładów pierśnic czy składu gatunkowego drzewostanów z rozkładem rzeczywistym (Shugart 1984, Leemans i Prentice 1987, Kienast i Kuhn 1989). Wartość tych porównań jest trudna do określenia. Rozkłady wielkości nie są trwałą cechą drzewostanu, ale zmieniają się nawet w niezbyt długich okresach i zależą silnie od wielkości powierzchni (Goff i West 1975). Z kolei porównywanie przewidywanego składu gatunkowego z rzeczywistym ma charakter „błędnego koła” – zawarty w modelach typu JABOWA ranking gatunków według ich wymagań świetlnych jest sporządzany na podstawie frekwencji gatunków w drzewostanie głównym i wśród odnowień. Dlatego odtwarzanie tych lub zbliżonych frekwencji w toku symulacji jest dowodem na wewnętrzną spójność modelu, a nie na jego zgodność z rzeczywistością.

## 8. Zastosowania modeli luk

Wspomniany powyżej rozwój tej grupy modeli wiąże się z ich bardzo szerokim stosowaniem, zarówno w dziedzinach ściśle teoretycznych, jak i w naukach stosowanych. Jednym z najpowszechniejszych zastosowań modeli luk było ich użycie do prognozowania wielkoobszarowych przemian roślinności w wyniku przewidywanych globalnych zmian klimatu (Kienast i Kuhn 1989, Shugart i Smith 1992, Shugart i in. 1992). Po okresie rozwoju nadchodzą jednak lata chude: wiele wskazuje na to, że krytyka sensowności stosowania tego typu modeli do przewidywania zmian globalnych zaczyna przynosić efekty. Sednem tej krytyki jest to, że modele luk do znanych powszechnie zależności między klimatem a aktualną roślinnością dodają tylko nieco informacyjnego szumu, wynikającego z obecności w tych modelach procedur o charakterze stochastycznym. Natomiast przewidywanie zjawisk nowych – np. powstanie lasów złożonych z zupełnie innych kombinacji gatunków, niż te, które spotykamy obecnie – nie leży w możliwościach tych modeli. Jeżeli dodać do tego fakt, że ostatnio scenariusze zmian klimatycznych w wyniku „efektu cieplarnianego” różnią się bardzo znacznie między sobą – dalsze używanie modeli luk do tego typu prognozowania stoi pod znakiem zapytania

Drugą dziedziną, w której usiłowano – chociaż na mniejszą skalę – zastosować modele luk jest gospodarka leśna. Tutaj jednak nigdy nie było to tak powszechne jak w przypadku prognozowania efektów zmian klimatycznych. Po pierwsze, leśnictwo dysponuje od dosyć dawna całą grupą modeli wzrostu drzew i dynamiki lasu, które wprawdzie ustępują znacznie modelom luk pod względem uniwersalności, ale za to

są zazwyczaj bardziej precyzyjne i lepiej dostosowane do rozwiązywania lokalnych problemów praktycznego leśnictwa. Po drugie, typowy dla leśnictwa konserwatyzm nie sprzyja szybkiemu przyjmowaniu nowych koncepcji. Dlatego też przykłady zastosowania modeli luk w leśnictwie nie są na razie liczne, a trafność ich prognoz może budzić poważne wątpliwości (M o h r e n i in. 1991).

Jednym z poważniejszych zarzutów, formułowanych ostatnio w stosunku do „gap models” jest ten, że wprowadzając modele te potrafią do pewnego stopnia symulować rzeczywistość, ale mechanizm, na którym oparte jest ich działanie, jest zasadniczo błędny. W modelu JABOWA gatunki światłożądne to takie, które w warunkach ocienienia rosną bardzo powoli, znacznie wolniej niż gatunki cieniowytrzymałe, i dlatego przegrywają w konkurencji z nimi (B o t k i n i in. 1972). Tymczasem rzeczywistość przedstawia się zgoła odmiennie: to gatunki cieniowytrzymałe mają zdolność wolnego wzrostu w warunkach silnego ocienienia, co stwarza im szansę przeżycia. Gatunki światłożądne po prostu nie mogą rosnąć powoli, próbują rosnąć szybko i giną roztrwonivszy swoje rezerwy energetyczne (C a n h a m i in. 1993). Oba mechanizmy mogą w niektórych przypadkach prowadzić do tych samych rezultatów – np. że w warunkach silnego ocienienia gatunki światłożądne przegrają w konkurencji z cieniowytrzymałymi – ale w innych przypadkach przyjęcie błędnego mechanizmu może prowadzić do błędnych prognoz.

Jaka jest więc perspektywa tego typu modeli? Warto chyba podkreślić, że przy wszystkich swych wadach i uproszczeniach, modele luk stanowiły istotny krok naprzód w ekologii lasu. Wzrastający nacisk na zastosowanie metod ilościowych i potrzeba formułowania konkretnych prognoz będą niewątpliwie wymuszać dalszy rozwój modelowania. Jednak niektóre założenia modeli luk są już dzisiaj zbyt archaiczne, aby mogły być podstawą dalszego rozwoju. Postęp w dziedzinie ekologii i fizjologii drzew, chociaż może nie oszałamiający, jest w ciągu ostatniego dwudziestolecia istotny. W ten sposób wzrastają ciągle możliwości tworzenia nowych, bardziej realistycznych modeli, niekoniecznie przypominających w swojej strukturze modele typu JABOWA. Jednak nawet odrzucając założenia czy zasadniczy zrab strukturalny modeli luk warto pokusić się o zachowanie przynajmniej jednej ich cechy: dążenia do zawarcia w ramach jednego modelu dynamiki wielu różnych ekosystemów leśnych. Wypada mieć nadzieję, że standard uniwersalności, narzucony przez modele luk, okaże się trwały.

### Piśmiennictwo

A l a b a c k P. B., T a p p e i n e r J. C. 1991 – Response of western hemlock (*Tsuga heterophylla*) and early huckleberry (*Vaccinium ovalifolium*) seedlings to forest windthrow – Can. J. For. Res. 21: 534–539.

B o n a n G. B. 1989 – A computer model of the solar radiation, soil moisture, and soil thermal regimes in boreal forests – Ecol. Model. 45: 275–306.



- Bonan G. B. 1992 – A simulation analysis of environmental factors and ecological processes in North American boreal forests (W: The systems analysis of the global boreal forest. Red. H. H. Shugart, R. Leemans, G. B. Bonan) – Cambridge University Press, Cambridge, 404–427.
- 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.
- Brzeziecki B. 1991 – Ekologiczny model wzrostu lasu: niektóre problemy metodyczne i kalibracyjne – *Sylvan*, 135 (9): 5–16.
- Busing R. T. 1991 – A spatial model of forest dynamics - *Vegetatio*, 92: 167–179.
- Canham C. D. 1989 – Different responses to gaps among shade-tolerant tree species – *Ecology*, 70: 548–550.
- Canham C. D., Denslow J. S., Platt W. J., Runkle J. R., Spies T. A., White P. S. 1990 – Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests – *Can. J. For. Res.* 20: 620–631.
- Canham C. D., Finzi A., Pacala S. W., Burbank D. H. 1993 – Resource heterogeneity in forests. I. Interspecific variation in light transmission by canopy trees – *Can. J. For. Res.* (w druku).
- 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.
- Frelich L. E., Martin G. L. 1988 – Effects of crown expansion into gaps on evaluation of disturbance intensity in northern hardwood forests – *For. Sci.* 34: 530–536.
- Goff F. G., West D. C. 1975 – Canopy-understory interaction effects on forest population structure – *For. Sci.* 22: 98–108.
- Jones E. W. 1945 – The structure and reproduction of the virgin forest of the north temperate zone – *New Phytol.* 42: 130–148.
- Karpov V. G. (red.) 1983 – Faktory regulacii ekosistemov elovych lesov – Nauka, Leningrad.
- Kienast F., Kuhn N. 1989 – Simulating forest succession along ecological gradients in southern Central Europe – *Vegetatio*, 79: 7–20.
- Kimmins J. P. 1987 – Forest ecology – Macmillan Publishing Company, New York.
- Koop H. 1989 – Forest dynamics. SILVI-STAR: A comprehensive monitoring system – Springer-Verlag, Berlin.
- Korpel S. 1989 – Pralesy Slovenska – Veda, Bratislava.
- Krasny M. E., Whitmore M. C. 1992 – Gradual and sudden forest canopy gaps in Allegheny northern hardwood forest – *Can. J. For. Res.* 22: 139–143.
- Kuuluvainen T. 1991 – Effect of crown and canopy architecture on radiation interception and productivity in coniferous trees – University of Joensuu Publications in Science No. 20, Joensuu.
- Leemans R. 1991 – Canopy gaps and establishment patterns of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in two old-growth coniferous forests in central Sweden – *Vegetatio*, 93: 157–165.
- Leemans R. 1992 – Simulation and future projection of succession in a Swedish broad-leaved forest – *For. Ecol. Manage.* 48: 305–319.
- Leemans R., Prentice I. C. 1987 – Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Picea-Pinus* forest – *Vegetatio*, 69: 147–156.
- Leibundgut H. 1959 – Uber Zweck und Methodik der Struktur- und Zuwachsanalyse von Urwaldern – *Schweiz. Z. Forstwes.* 110: 111–124.
- Lertzman K. P., Krebs C. J. 1991 – Gap-phase structure of a subalpine old-growth forest – *Can. J. For. Res.* 21: 1730–1741.
- Lieberman M., Lieberman D., Peralta R. 1989 – Forests are not just Swiss cheese: Canopy stereometry of non-gaps in tropical forests – *Ecology*, 70: 550–552.

- Mohren G. M. J., van Hes A. F. M., Bartelink H. H. 1991 – Succession models as an aid for forest management in mixed stands in the Netherlands – *For. Ecol. Manage.* 42: 111–127.
- Nakashizuka T. 1983 – Regeneration process of climax beech (*Fagus crenata* Blume) forests. III. Structure and development processes of sapling populations in different aged gaps – *Jap. J. Ecol.* 33: 409–418.
- Nakashizuka T. 1987 – Regeneration dynamics of beech forests in Japan – *Vegetatio*, 69: 169–175.
- Nakashizuka T. 1988 – Regeneration of beech (*Fagus crenata*) after the simultaneous death of undergrowing dwarf bamboo (*Sasa kurilensis*) – *Ecol. Res.* 3: 21–35.
- Oliver C. D., Larson B. 1990 – Forest stand dynamics – McGraw and Hill, Inc., New York.
- Pickett S. T. A., White P. S. (red.) 1985 – The ecology of natural disturbance and patch dynamics – Academic Press, San Diego.
- Popma J., Bongers F., Martinez-Ramos M., Vennneklaas E. 1988 – Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forest; a gap definition and its consequences – *J. Trop. Ecol.* 4: 77–88.
- Prentice I. C., Leemans R. 1990 – Pattern and process and the dynamics of forest structure: a simulation approach – *J. Ecol.* 78: 340–355.
- Rubner K. 1960 – Die pflanzengeographischen Grundlagen des Waldbaues – Neuman Verlag, Radebeul und Berlin.
- Runkle J. R. 1982 – Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests of eastern North America – *Ecology*, 63: 1533–1546.
- Runkle J. R. 1985 – Disturbance regimes in temperate forests (W: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Red. S. T. A. Pickett, P. S. White) – Academic Press, San Diego, 17–33.
- Runkle J. R. 1990 – Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance – *Can. J. For. Res.* 20: 632–641.
- Runkle J. R., Yetter T. C. 1987 – Treefalls revisited: Gap dynamics in the southern Appalachians – *Ecology*, 68: 417–424.
- Schaetzl R. J., Burns S. F., Johnson D. L., Small T. W. 1989 – Tree uprooting: review of impacts on forest ecology – *Vegetatio*, 79: 165–176.
- Shugart H. H. 1984 – A theory of forest dynamics – Springer-Verlag, New York.
- Shugart H. H., Leemans R., Bonan G. B. (red.) 1992 – The systems analysis of the global boreal forest – Cambridge University Press, Cambridge.
- Shugart H. H., Smith T. M. 1992 – Modelling boreal forest dynamics in response to environmental change – *Unasylva*, 170: 30–38.
- Smith T. M., Urban D. L. 1988 – Scale and resolution of forest structural pattern – *Vegetatio*, 74: 143–150.
- Uhl C., Clark C., Dezzio N., Maquirino P. 1988 – Vegetation dynamics in Amazonian treefall gaps – *Ecology*, 69: 751–763.
- Urban D. L., Shugart H. H. 1992 – Individual-based models of forest succession (W: Plant succession. Red. D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet, T. T. Veblen) – Chapman and Hall, London, 249–292.
- Veblen T. T. 1985 – Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests (W: The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Red. S. T. A. Pickett, P. S. White) – Academic Press, San Diego, 33–51.
- Veblen T. T. 1992 – Regeneration dynamics (W: Plant succession. Red. D. C. Glenn-Levin, R. K. Peet, T. T. Veblen) – Chapman and Hall, London, 152–187.
- Watt A. S. 1947 – Pattern and process in the plant community – *J. Ecol.* 35: 1–22.

- Wilczynski C. J., Pickett S. T. A. 1993 – Fine root biomass within gaps: evidence for a below-ground gap – *J. Veg. Sci.* 4: 571–574.
- Zedler P. H., Gauthier C. R. 1983 – Vegetation change in response to extreme events: the effect of short interval between fires in California chaparral and coastal scrub – *Ecology*, 64: 809–818.

## Summary

Canopy gaps are essential for forest regeneration in many temperate and tropical forests. The conditions for young tree growth in a gap are usually better than under a dense canopy. However, the seedlings and saplings growing in a gap compete for nutrients and light with forest floor vegetation and with other young trees. The gap is being filled by the lateral growth of branches of the trees surrounding a gap (Fig. 1), so that for reaching the canopy level young trees need either large gaps or repeated episodes of tree death in forest canopy on the gap edge.

The phenomenon of forest regeneration in gaps has received more attention recently, along with the appreciation of the role played by natural disturbances in forest communities. The model of secondary forest succession, published by Botkin et al. (1972) was based upon the assumption, that the dynamics of the whole forest stand can be considered a sum of processes taking place in small "cells" of the size comparable with canopy gaps (Fig. 2). Trees growing in a single cell compete with each other for light, water and nutrients, but the interaction with trees growing outside the plot can be neglected. Because in the JABOWA model the whole leaf area was simulated as distributed at the tree top level (Fig. 3), the competition for light was considered a one-sided influence.

Since the early eighties, many gap models have been developed, especially by Shugart and his collaborators, for different forest types – from boreal zone to the tropics. Some of the original assumptions of the JABOWA model have been modified; for example, in the FORSKA model the leaf area was simulated as distributed uniformly over the whole crown surface (Fig. 5), so that the shorter trees could compete for light with the taller ones. In the ZELIG model, the influence of a tree growing in one "cell" upon its neighbourhood was simulated, thus making the spatial aspect of the model somehow more realistic.

Gap models have been commonly used for predicting the course of forest succession following possible climate changes. Recently the gap – closed stand dichotomy has been criticized as an oversimplification, because the conditions prevailing in real forests are intermediate between gap and closed canopy. The other argument against gap models is their inconsistency: the spatial scale of basic "cells" is relatively small, while the temporal scale spans millennia. This seems invalid, because spatial and temporal scales in ecology can not be easily separated (Fig. 4). Large-scale phenomena, which are important for long-term forest dynamics, can not be incorporated in the structure of a gap model, and this impairs the reliability of models' predictions.

(wpłynęło: 5 XI 1993 r.)