

1

ZBIGNIEW WITKOWSKI

**Sukcesja wtórna biocenozy grądu w Puszczy Niepołomickiej
na tle modelu sukcesji Margalefa i Oduma****Secondary succession of oak-hornbeam biocenosis
in the Niepołomice Forest against a background of the
Margalef's and Odum's model of succession**

Celem badań było prześledzenie procesu sukcesji wtórnej biocenozy grądu *Tilio-Carpinetum*. Badaniami objęto drzewostan, roślinność warstwy zielnej, zespoły ptaków, roślinożernych chrząszczy — ryjkowców oraz owadów kambio- i ksylofagów. Analiza przebiegu charakterystyk strukturalnych i funkcjonalnych w poszczególnych grupach organizmów w toku sukcesji dowiodła, że charakterystyki te zmieniają się „indywidualistycznie” i na ogół niezgodnie z przewidywaniami modelu sukcesji Margalefa i Oduma. Korelacja między tymi charakterystykami jest natomiast zgodna z przewidywaniami modelu, jednak zgodność ta ma niewielkie znaczenie dla potwierdzenia słuszności przewidywań modelu sukcesji.

Wykazano ponadto, że różne charakterystyki w obrębie jednej grupy organizmów są znacznie częściej istotnie skorelowane aniżeli analogiczne charakterystyki należące do różnych grup gatunków.

Dyskusja nad koncepcją sukcesji Margalefa i Oduma oraz jej krytyka wykazały, iż wiele aspektów tej koncepcji mija się z rzeczywistością. Niniejsze badania potwierdzają powyższe spostrzeżenia.

I. Wstęp

Zjawisko sukcesji jest jednym z pierwszych, a zarazem jednym z najintensywniej badanych i diskutowanych problemów podjętych w badaniach synekologicznych (por. Drury, Nisbet 1973, Rajski 1965,

Whittaker, Levin 1977). Początkowo zainteresowania badaczy koncentrowały się głównie wokół opisu procesu wymiany gatunków i zespołów organizmów w rozmaitych środowiskach. Badania te pozwoliły na ustalenie podstawowej nomenklatury zjawiska oraz przyczyniły się do powstania pierwszej unifikującej koncepcji sukcesji, sformułowanej przez Clementsa (1916). Autor teorii sugeruje, że biocenoza (zespół) jest tworem analogicznym do komórki i organizmu, stąd proces sukcesji, czyli rozwoju biocenozy, jest procesem analogicznym do procesu rozwoju ontogenetycznego osobnika. W wyniku postępujących zmian powstaje stabilny „superorganizm”, czyli biocenoza klimaksowa (Alle i in. 1958).

Chociaż dyskusje nad koncepcją Clementsa (l. c.) trwają nadal (Collier i in. 1978, Rajski 1965), to jednakże począwszy od drugiej połowy bieżącego stulecia zainteresowania badaczy sukcesji skupiły się na obserwacji zmian zachodzących w funkcjonowaniu i strukturze biocenoz i ekosystemów w toku sukcesji. Efektem zmiany zainteresowań było powstanie nowej koncepcji unifikującej zjawisko sukcesji (Margalef 1968, Odum 1969). Istotnym bodźcem do powstania tej koncepcji był rozwój cybernetyki i prób zastosowań nowej gałęzi wiedzy na polu ekologii (por. Odum i in. 1960, Patten 1959). Obaj autorzy koncepcji sukcesji, zasugerowani osiągnięciami nowej nauki, zjawiska i procesy zachodzące w toku sukcesji ekosystemu i biocenozy starają się zinterpretować za pomocą pojęć i terminologii cybernetycznej.

Koncepcja Margalefa (1968) i Oduma (1969) stanowi uogólnienie obserwacji empirycznych. Jak wykazali później jej krytycy (Druy, Nisbet 1973, Horn 1974), uogólnienie to nie było poparte wystarczającym materiałem dowodowym, w wielu bowiem ekosystemach zmiany charakterystyk strukturalnych i funkcjonalnych biocenozy w toku sukcesji nie pokrywają się z przewidywaniami modelu. Wydaje się jednak, iż zagadnienie ma charakter bardziej ogólny. Zdecydowaną większość danych potwierdzających lub przeczących modelowi zebrano badając jedną lub najwyżej dwie grupy organizmów, najczęściej roślin i ptaków (por. Collier i in. 1978, Odum 1960). Wnioski wynikające z tych danych były następnie uogólniane na całą biocenozę lub ekosystem.

Celem niniejszej pracy jest natomiast zbadanie charakterystyk strukturalnych i funkcjonalnych różnych pod względem troficznym i systematycznym grup organizmów w jednym szeregu sukcesyjnym na jednym terenie. Test taki powinien wykazać, w jakim stopniu zmiany zachodzące w różnych grupach gatunków w obrębie biocenozy pokrywają się z hipotetycznymi trendami zmian rozpatrywanych na poziomie całej biocenozy. Jeżeli niniejsze badania potwierdzą hipotetyczne przewidywania modelu sukcesji w większości badanych grup gatunków, wówczas możemy przypuszczać, że proces ten na poziomie biocenozy i ekosystemu jest

procesem równoległym do zjawisk zachodzących na poszczególnych poziomach troficznych, w zespołach czy grupach gatunków. Jeżeli natomiast większość charakterystyk będzie zmieniać się w toku sukcesji niezgodnie z przewidywaniami modelu, wówczas musimy przyjąć, że sukcesja na poziomie ekosystemu jest jedynie wypadkową tendencji zachodzących na różnych poziomach troficznych zespołów czy grup gatunków. Takie stwierdzenie ogranicza znacznie siłę przewidywania badanej teorii oraz możliwość jej praktycznych zastosowań.

Przewidywania zmian struktury i funkcjonowania biocenozy i jej składowych w toku sukcesji są szczególnie przydatne w praktycznym wykorzystaniu teorii ekologicznej na polu ochrony przyrody, gdzie najczęstszym motywem działania jest zachowanie w stanie niezmiennym bogactwa gatunkowego całej biocenozy lub określonej jej części, np. zespołu roślinnego, grupy gatunków roślin czy zwierząt, czy też poszczególnych gatunków (Medwecka-Kornaś 1974, Pickett, Thompson 1978, Szafer 1965). W praktyce ochroniarskiej, ze względu na nieznaną teorię lub zawarte w niej nieścisłości dotyczące m.in. relacji między jej charakterystykami (Elton 1966, Horn 1974), często spotykamy się z błędnym programowaniem działań ochronnych przynoszącym w konsekwencji naturalną eliminację tych składników biocenozy, które zamierzano zachować (Medwecka-Kornaś 1974, Michalik 1975).

Przyroda zbiorowisk grądowych Puszczy Niepołomickiej, gdzie zlokalizowano niniejsze badania, była w ostatnim piętnastoleciu intensywnie badana (por. Banaś 1978 b). Częścią problematyki badawczej były również zagadnienia sukcesji. Wszechstronne badania sukcesji ptaków prowadził w puszczy Głowaciński (1975a, 1975b, rkps). Badano również sukcesje innych grup organizmów — roślinności (Halastra rkps, Nowak rkps), roślinożernych chrząszczy z rodziny ryjkowców (Witkowski 1980, Witkowski, Mazur 1982) oraz owadów żerujących pod korą i w drewnie (Starzyk, Witkowski 1982), jednakże badania te skupiały się przede wszystkim na problematyce wymiany gatunków.

W niniejszej pracy badaniami objęto drzewostan, rośliny warstwy zielonej, ptaki, ryjkowce oraz kambio-ksylofagi, wykorzystując prace własne oraz publikowane wyniki innych autorów (Głowaciński 1975a, 1975b, Głowaciński, Weiner 1977, Starzyk, Witkowski 1982, Witkowski 1978a, Witkowski 1980, Witkowski, Mazur 1982).

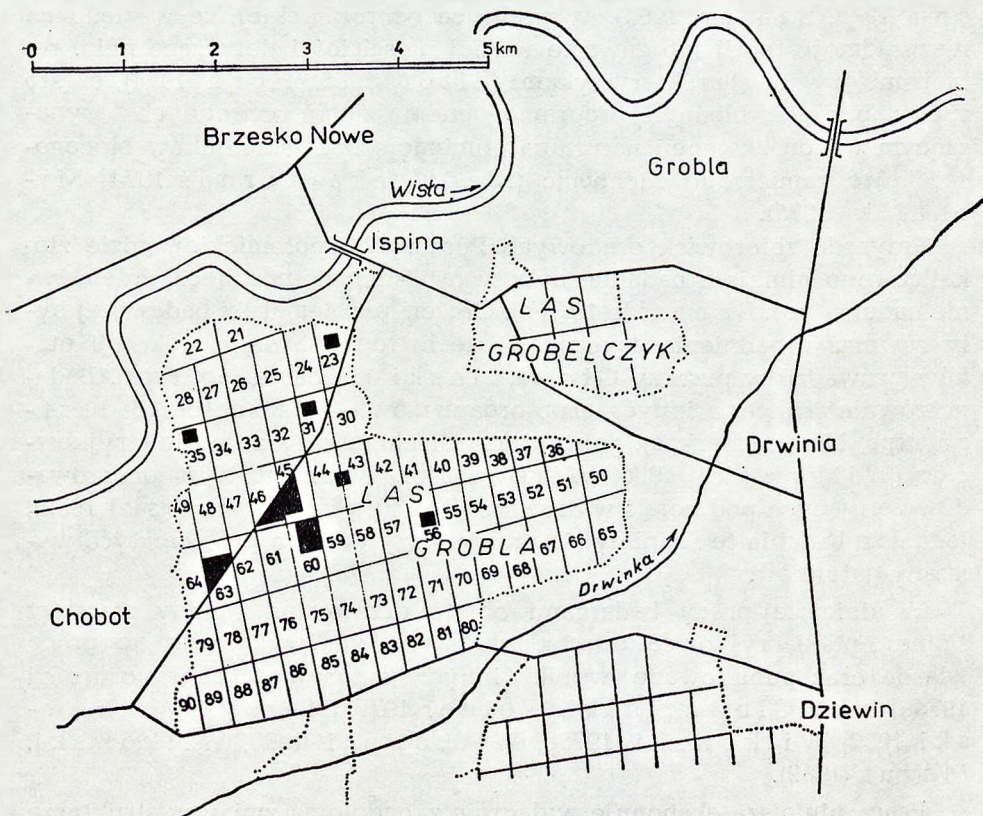
Praca niniejsza eksponuje wyłącznie zagadnienia zmian w strukturze i funkcjonowaniu tych grup organizmów w toku sukcesji wtórnej grądu.

Przy opracowaniu materiału korzystałem z pomocy i konsultacji dra Z. Głowacińskiego, doc. dra hab. J. Starzyka, dr E. Ciółczyka, mgr J. Banaś oraz mgr M. Mazura. Osobom tym winien

jestem głęboką wdzięczność i gorące podziękowania. Dziękuję również Kierownictwu Zakładu Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych PAN w Krakowie za życzliwą cierpliwość wobec autora niniejszej pracy.

II. Teren i metody pracy

Kompleksy lasów liściastych północnej części Puszczy Niepołomickiej usytuowane są w odległości 20—35 km od Krakowa. Centralną ich część stanowi uroczysko Grobla, na którego obszarze umiejscowiono niniejsze badania (ryc. 1). Uroczysko to leży na niskiej, w wielu miejscach podmokłej terasie Wisły (B z o w s k i 1973). Gleby omawianego obszaru



Ryc. 1. Rozmieszczenie powierzchni badawczych (miejsca zaczernione) na obszarze kompleksu leśnego Grobla w Puszczy Niepołomickiej

Fig. 1. Distribution of the investigated sites (black places) on the area of the Grobla forest range in the Niepołomice Forest

są średnio żyzne. Najczęściej występują tu gleby brunatne i czarne ziemie (Karkanis 1973). Średnia roczna temperatura powietrza wynosi tutaj około 8,2°C, a ilość opadów waha się w granicach 600—700 mm (Klein 1978). Dominującym zespołem roślinnym jest tu grąd *Tilio carpinetum*; niewielkie powierzchnie zajmują łągi olszowe, olsy oraz zbiorowiska roślinności nieleśnej. W grądach najważniejszym gatunkiem jest dąb szypułkowy *Quercus robur*, którego udział w ogólnej biomacie drzew dochodzi do 90% (Dziwolski 1974). Lasy te są bardzo dobrze zachowane. W wielu oddziałach wiek drzewostanów dochodzi do stu lat. W rezerwacie leśnym Lipówka średni wiek drzewostanu waha się w granicach 150 lat, a w oddziale leśnym nr 23 rosną najstarsze w całym kompleksie okazy, których wiek szacuje się na ponad 400 lat.

Grądy tutejsze są stosunkowo mało zróżnicowane, a największe powierzchnie zajmuje wśród nich wariant pośredni między grądem wysokim a niskim, odznaczający się znacznym udziałem w runie leśnym *Aegopodium podagraria*. Ten wariant grądu zajmuje 36,7% wszystkich lasów grądowych kompleksu Grobla (Denisiuk, Medwecka-Kornaś 1976). Istotnym obok siedliska i klimatu czynnikiem unifikującym strukturę i funkcjonowanie badanych biocenoz jest również działalność gospodarcza, prowadzona na niemal całym obszarze kompleksu w identyczny sposób. Działalność tę cechuje od wielu lat ustalona rytmika, a jej ostatecznym celem jest optymalizacja produkcji drewna (Obmiński 1977). Proces sukcesji inicjowany jest przez wycięcie drzewostanu. Po wycięciu drzew (rębnia gniazdowa) zręb zostaje częściowo wykarczowany oraz zaorywany. Na powierzchni zrębu powstają w ten sposób pasy odsłoniętej gleby poprzedzielane pasami, na których dotychczasowa roślinność runa pozostała nienaruszona. W następnym roku w miejscach zaoranych zakłada się plantację drzew, głównie dębu szypułkowego *Quercus robur*. Sadzonki drzew przez kilka lat są chronione przed konkurencją roślin zielnych przez wykaszanie zacieniających je wybujałych roślin. W młodnikach i młodych drzewostanach prowadzi się dalsze zabiegi pielęgnacyjne, zwane w nomenklaturze leśnej czyszczeniem i trzebieżą. Zabiegi te polegają na usuwaniu z drzewostanu drzew słabych i ginących, zdominowanych przez silniejszych konkurentów. Po osiągnięciu wieku 80—100 lat, drzewostan dębowy zostaje przeznaczony do wycięcia.

Ze względów metodycznych badania sukcesji w poszczególnych grupach organizmów nie były dokładnie zintegrowane w czasie i w przestrzeni. Wszystkie grupy organizmów obserwowane były metodą równoległą, czyli badane powierzchnie nie stanowiły sekwencji w czasie — lecz w założeniu analogiczną dla niej — sekwencję przestrzenną (por. Grodziński 1959, Drury, Nisbet 1973). Powierzchnie do badań sukcesji ptaków obejmowały od 5—10 ha, natomiast pozostałe grupy organizmów badane były na powierzchniach kilkudziesięciokrotnie mniej-

szych. Wiek stanowisk po wycięciu drzewostanu przedstawiał się w badaniach awifauny następująco: na stanowisku pierwszym badano zrąb 1—2,5-letni, na stanowisku drugim — zrąb 4—9-letni, na stanowisku trzecim rósł 15-letni młodnik, stanowisko czwarte założono w drzewostanach o wieku 25—35 lat, drzewostan na stanowisku piątym miał 95 lat, a na stanowisku szóstym wiek drzewostanu szacowano na 150 lat (Głowaciński 1975 b).

Pozostałe grupy organizmów badano na tych samych powierzchniach niemal w tym samym miejscu (por. Starzyk, Witkowski 1982, Witkowski, Mazur 1982). Zgodnie z sugestią Denisiuka i Medweckiej-Kornaś (1976) dla pełnej unifikacji siedliska jako główne kryterium wyboru stanowisk przyjęto liczne występowanie *Aegopodium podagraria* w warstwie runa. Prowadzone równolegle z innymi obserwacjami badania gleb (Langer rkps) wykazały, iż mimo różnic w typologii genetycznej, gleby powierzchni badawczych wykazują duży stopień podobieństwa. Dotyczy on właściwości fizycznych i zasobności w podstawowe pierwiastki odżywcze w poziomach próchniczno-mineralnych.

Roślinność warstwy zielnej oraz ryjkowce (*Curculionidae*) badano na 7 powierzchniach (ryc. 1) zajmujących około 2500 m² każda. Powierzchnię 1 założono na jednorocznym zrębie, powierzchnię 2 usytuowano na zrębie 7-letnim, na powierzchni 3 rósł 15-letni młodnik, powierzchnia 4 porośnięta była młodym drzewostanem w wieku 25 lat, na powierzchni 5 rósł 38-letni drzewostan, powierzchnia 6 została założona w 95-letnim drzewostanie. Powierzchnię 7 założono w drzewostanie około 150-letnim na terenie rezerwatu Lipówka (ryc. 1). Drzewostan i zespoły organizmów kambio- i ksylofagów badano na 6 powierzchniach usytuowanych w tych samych miejscach, które wybrano do badań dwu poprzednich grup organizmów, z wyjątkiem powierzchni założonej w 38-letnim drzewostanie (ryc. 1).

Drzewostan badano na obszarze od 1600 m² do 2500 m², natomiast owady żerujące pod korą i w drewnie obserwowano każdorazowo na poltkach o powierzchni 3200 m². Dokładny opis powierzchni wybranych do badań sukcesji zamieszczono w pracach Starzyka i Witkowskiego (1982) oraz Witkowskiego i Mazura (1982).

Wszystkie charakterystyki, a także dane dotyczące sukcesji ptaków zaczerpnięto z prac Głowacińskiego (1975a, 1975b) oraz Głowacińskiego i Weinerja (1977) lub obliczono je na podstawie wyników zawartych w tych opracowaniach (Witkowski 1978a).

Badania terenowe nad pozostałymi grupami organizmów prowadzono w latach 1977 i 1978. Biomasa i produkcję drzewostanów obliczono na podstawie tablic miąższości drzewostanów (Szymkiewicz 1971). Natomiast dane dotyczące tych parametrów w drzewostanie rezerwatu Lipówka przedstawił Dziewolski (1978). Na powierzchniach założo-

nych w rok i 7 lat po wycięciu drzewostanu, jako biomasę drewna przyjęto biomasę pozostałych po wyrębie pniaków. Dla oceny średniej pierśnicy drzewa mierzono na badanym poletku wszystkie drzewa o pierśnicy ≥ 3 cm.

Produkcję, biomasę i spalenie liści drzew oceniano na podstawie metodyki przyjętej w pracy Bandoły-Ciołczyk (1974). Skład gatunkowy roślinności warstwy zielnej oraz biomasę tych roślin oceniano w dwu terminach — w trzeciej dekadzie kwietnia i trzeciej dekadzie czerwca (por. Witkowski, Mazur 1982). Ryjkowce chwytało za pomocą czerpaka, stosując jednakową ilość uderzeń na każdej powierzchni, natomiast *imagines* kambio- i ksylofagów zbierano głównie w miejscach żerowania i składania jaj oraz za pomocą czerpaka. Liczbę larw kambio- i ksylofagów oceniano na podstawie dokładnej analizy materiału lęgowego (Starzyk, Witkowski 1982).

Różnorodność gatunków oceniano według wzoru Shannona (1948)

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i,$$

gdzie p_i oznacza frakcję i -tego gatunku w grupie złożonej z s gatunków. Ilościową ocenę struktury dominacji gatunków oparto na wzorze Tramera (1969) $J' = H'/\log_2 s$.

Celem oceny dynamiki zmian poszczególnych parametrów w toku sukcesji zastosowano następującą procedurę. Oceniano średnią wartość (M) parametru w toku całego przebiegu sukcesji i jego odchylenie standardowe (SD). Następnie obliczano współczynnik zmienności średniej $CV = 100 SD/M$. Wartość tę uznano za wystarczająco wiarygodną miarę dynamiki zmian poszczególnych parametrów w trakcie sukcesji, niezależną od kierunku zmian parametru.

Wymienione w niniejszej pracy nazwy gatunkowe roślin uzgodniono z ich brzmieniem w kluczu Szafera i in. (1953). Nazwy gatunkowe ptaków cytowano wg publikacji Głowacińskiego (1975a), ryjkowców zgodnie z pracą Witkowskiego i Mazura (1982) oraz kambio-ksylofagów według publikacji Starzyka i Witkowskiego (1982).

III. Wyniki badań

A. Przebieg zmian charakterystyk w poszczególnych grupach organizmów

Wśród przedstawionych w niniejszej pracy 49 parametrów charakteryzujących poszczególne grupy organizmów 11 dotyczy drzewostanu (drewna i liści drzew), 10 — roślinności warstwy zielnej, 12 — ptaków, 9 — ryjkowców i 7 — kambio- i ksylofagów. Wszystkie przedstawione tu charakterystyki dotyczące ptaków wzięte zostały z publikacji Głowacińskiego (1975, 1981), Głowacińskiego i Weinerja (1977) lub zostały obliczone na ich podstawie. W pracach poświęconych zmianom cech zespołów ptaków w toku sukcesji Głowaciński (1981) oraz Głowaciński i Weiner (l. c.) przedstawili znacznie bogatszą listę charakterystyk. W niniejszej rozprawie wykorzystano jednak jedynie te, które można było porównać z charakterystykami badanymi w innych grupach organizmów.

Charakterystyki energetyczne obejmują łącznie 19 parametrów badanych w poszczególnych grupach gatunków, charakterystyki strukturalne — 12 parametrów, charakterystyki dotyczące biologii i strategii selekcyjnej gatunków obejmują 15 parametrów, natomiast 3 parametry dotyczą relacji wewnątrzbiocenotycznych. Kilka charakterystyk ze względu na ich opisową postać ujęto w tabeli I oraz nie objęto testem korelacji (tab. II—VII).

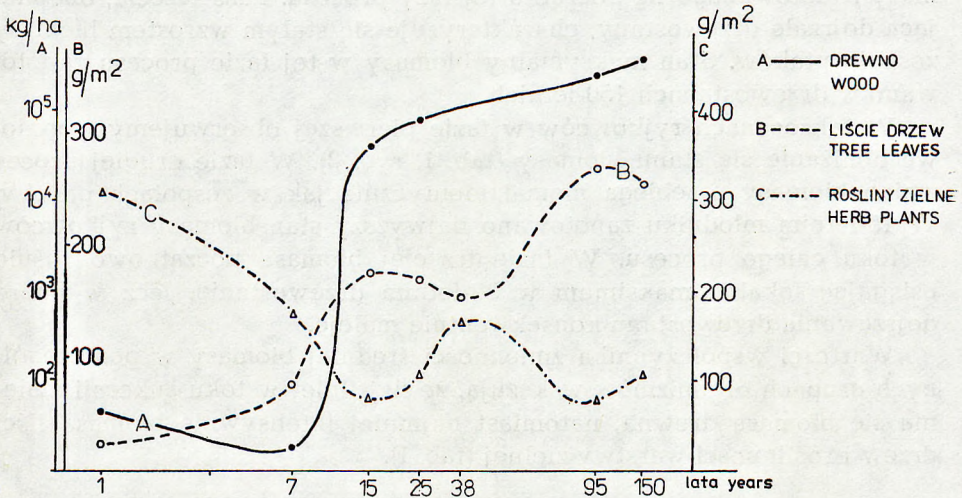
1. Charakterystyki energetyczne

Biomasa

Biomasa drewna w toku sukcesji wzrasta asymptotycznie, osiągając maksimum w 150-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 2). Biomasa liści drzew (ryc. 2) stopniowo wzrasta w pierwszej, 15-letniej fazie procesu. W drzewostanach 25- i 38-letnich biomasa liści nieco się zmniejsza, lecz w toku dojrzewania drzewostanu ponownie wzrasta, osiągając stan maksymalny w 95-letnim drzewostanie. Przeciwny przebieg mają zmiany biomasy roślin warstwy zielnej (tab. I, ryc. 2). Maksimum stanu biomasy tych roślin zanotowano w pierwszym roku sukcesji, gdy siedlisko opanowała grupa roślin światłolubnych. W miarę wzrostu sadzonek drzew biomasa roślin zielnych maleje, osiągając minimum w 15-letnim młodniku. W drzewostanach młodszych, 25- i 38-letnich, stwierdzono wzrost parametru, jednak w miarę dojrzewania drzewostanu stan biomasy tych roślin ulega ponownemu zmniejszeniu. Minimalny stan biomasy roślin warstwy zielnej zanotowano w 95-letnim drzewostanie.

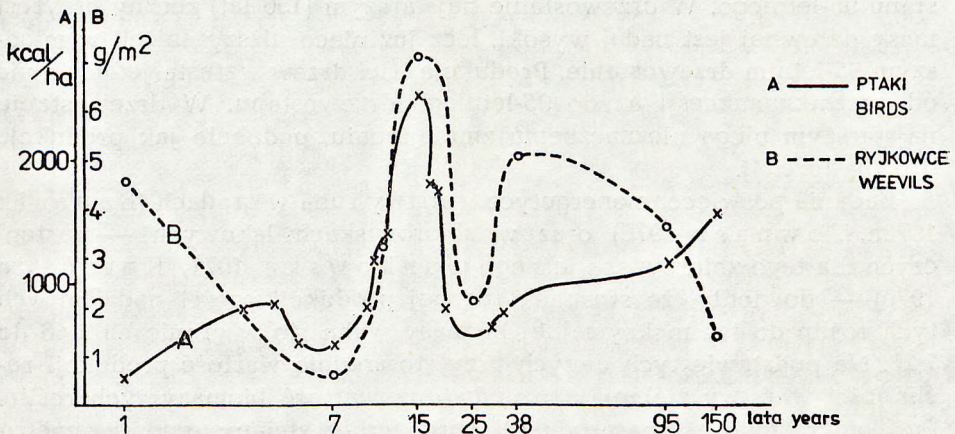
Dla roślin zielnych obliczono dodatkowo zmiany stanu biomasy gatunków dwuliściennych oraz gatunków jednorocznych i dwuletnich.

Przebieg zmian biomasy gatunków dwuliściennych jest niemal identyczny ze zmianami stanu biomasy wszystkich roślin warstwy zielonej (tab. I). Zmiany biomasy roślin terofitycznych przyjmują postać krzywej wielowierzchołkowej z kulminacjami w inicjalnej fazie sukcesji, w 15-letnim drzewostanie i w drzewostanie 38-letnim, gdzie zanotowano najwyższy stan biomasy w całym przebiegu sukcesji. Ostatnia kulminacja przypada na drzewostan 150-letni (tab. I).



Ryc. 2. Zmiany biomasy drewna, liści drzew i roślinności warstwy zielonej w toku badanej sukcesji

Fig. 2. Biomass of wood, tree leaves and herb layer plants changes in the course of investigated succession



Ryc. 3. Zmiany biomasy ptaków i ryjkowców w toku badanej sukcesji

Fig. 3. Biomass of birds and weevils changes in the course of investigated succession

Biomasę zwierząt badano w zespołach ptaków i ryjkowców. W obu grupach krzywą przebiegu zmian biomasy można podzielić na trzy fazy (tab. I, ryc. 3). W zespołach ptaków w fazie pierwszej obejmującej początkowe 7 lat sukcesji biomasa stopniowo wzrasta przez pierwsze 4 lata, a następnie w kolejnych 3 latach procesu maleje. Faza druga obejmuje przedział czasowy od 7 do 25 roku. W tym okresie biomasa gwałtownie wzrasta osiągając w 15-letnim młodniku stan maksymalny dla całego procesu sukcesji i ponownie maleje osiągając stan zbliżony do stanu biomasy zanotowanego na początku tej fazy procesu. Faza trzecia, obejmująca dojrzałe drzewostany, charakteryzuje się stałym wzrostem biomasy zespołu ptaków. Stan maksymalny biomasy w tej fazie procesu zanotowano w drzewostanach 150-letnich.

W taksocenach ryjkowców w fazie pierwszej obserwujemy stopniowe obniżanie się stanu biomasy (tab. I, ryc. 3). W fazie drugiej proces zmian biomasy przebiega niemal identycznie jak w zespołach ptaków. W 15-letnim młodniku zanotowano najwyższy stan biomasy ryjkowców w toku całego procesu. W fazie trzeciej biomasa początkowo rośnie osiągając lokalne maksimum w 38-letnim drzewostanie, lecz w miarę dojrzewania drzewostanu konsekwentnie maleje.

Wartości współczynnika zmienności średniej biomasy w poszczególnych grupach organizmów wskazują, że najsilniej w toku sukcesji zmienia się biomasa drewna, natomiast najmniej intensywnie biomasa liści drzew i roślinności warstwy zielnej (tab. I).

Produkcja

Produkcję drzewostanu oceniano na 4 stanowiskach począwszy od 15-letniego młodnika do 150-letniego drzewostanu (ryc. 4). W toku rozwoju drzewostanu produkcja drewna gwałtownie wzrasta aż do drzewostanu 95-letniego. W drzewostanie najstarszym (150 lat) roczny przyrost masy drzewnej jest nadal wysoki, lecz już nieco niższy aniżeli w młodszym 95-letnim drzewostanie. Produkcja liści drzew wzrasta jednostajnie od początku sukcesji aż do 95-letniego drzewostanu. W drzewostanie najstarszym ulega nieznacznemu zmniejszeniu, podobnie jak produkcja drewna (ryc. 4).

Badania poświęcone energetyce warstwy runa w grądach (B a n a s i k 1978a, T o w p a s z 1976) oraz w zbiorowiskach łąkowych — zastępczych dla tego zbiorowiska leśnego (J a n k o w s k a 1971, K o t a Ń s k a 1970) — dowiodły, że stosunek rocznej produkcji części nadziemnych tych roślin do ich maksymalnej biomasy waha się w granicach 1,66 do 2,26. Na podstawie tych danych przyjęto średnią wartość produkcji roślinności warstwy zielnej jako podwójną wartość biomasy tych roślin. Przyjęta metoda oceny produkcji sprawia, że zmiany tego parametru w toku badanej sukcesji są prostym odwzorowaniem zmian ich biomasy.

Produkcja ptaków w toku sukcesji zmienia się trójfazowo (tab. I, ryc.

TABELA I

Przebieg zmian charakterystyki badanych grup organizmów w toku sukcesji wtórnej grądu *Tilio-Carpinetum* w Puszczy NiepołomickiejChanges of characteristics of investigated communities and guilds of species in the course of secondary succession of oak-hornbeam *Tilio-Carpinetum* association in the Niepołomice Forest

Nazwa charakterystyki Name of characteristic	Lata — Years																		Średnia arytmetyczna Arythmetic mean	Odchylenie standardowe Standard deviation	Współczynnik zmienności Coefficient of variation
	1	3	4	5	7	9	10	11	15	17	18	19	25	30	32	38	95	150			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Drzewostan — Tree stand																					
Biomasa drewna Biomass of wood (t/ha) (B _a)	0,038	—	—	—	0,018	—	—	—	39,0	—	—	—	75,725	—	—	—	247,0	354,25	119,34	134,35	112,58
Produkcja drewna Production of wood (t/ha) (P _a)	—	—	—	—	—	—	—	—	1,50	—	—	—	2,99	—	—	—	5,20	4,88	3,64	1,50	41,15
Rotacja biomasy drewna Turnover of wood biomass (P/B _a)	—	—	—	—	—	—	—	—	0,038	—	—	—	0,039	—	—	—	0,021	0,014	0,028	0,011	38,55
Spasanie drewna Grazing of wood (G _a)	93,22	—	—	—	37,40	—	—	—	0,07	—	—	—	0,02	—	—	—	0,12	0,24	21,85	34,70	158,82
Średnia pierśnica drzewa Mean diameter of tree (MBS _a)	—	—	—	—	—	—	—	—	3,04	—	—	—	5,10	—	—	5,46	8,69	15,04	7,47	4,20	56,19
Współczynnik zmienności średniej pierśnicy Coefficient of variation of mean diameter (CV _a)	—	—	—	—	—	—	—	—	64,80	—	—	—	60,39	—	—	109,16	184,23	161,21	115,96	49,93	43,05
Biomasa liści Biomass of leaves (g/m ²) (B _l)	25,20	—	—	—	78,91	—	—	—	177,40	—	—	—	170,05	—	—	156,71	269,94	258,77	162,43	81,91	50,43
Produkcja liści Production of leaves (P _l)	25,70	—	—	—	83,86	—	—	—	193,20	—	—	—	197,19	—	—	261,80	323,07	306,02	198,69	102,90	51,79

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Rotacja biomasy liści Turnover of leaves bio- mass (P/B _l)	1,02	—	—	—	1,06	—	—	—	1,09	—	—	—	1,16	—	—	1,67	1,20	1,18	1,20	0,20	16,87
Spasanie liści Grazing of leaves (‰) (G _l)	2,00	—	—	—	5,9	—	—	—	12,90	—	—	—	10,10	—	—	40,20	16,40	12,50	14,29	11,46	80,22
Rośliny warstwy zielnej — Herb layer plants																					
Biomasa roślin zielnych Biomass of herb plants (B _h)	310,02	—	—	—	174,78	—	—	—	80,83	—	—	—	108,42	—	—	164,93	81,66	109,18	147,12	74,87	50,87
Biomasa dwu- liściennych Biomass of dio- cotyledons (B _{hd})	198,54	—	—	—	84,28	—	—	—	61,50	—	—	—	85,35	—	—	91,15	65,40	89,21	96,49	43,03	44,59
Biomasa terofi- tów Biomass of thero- phytic species (B _{ht})	27,72	—	—	—	13,18	—	—	—	35,91	—	—	—	24,13	—	—	36,30	7,82	15,75	22,97	10,33	44,96
Produkcja roślin zielnych Production of herb plants (P _h)	620,04	—	—	—	349,56	—	—	—	161,66	—	—	—	216,84	—	—	329,86	163,32	218,36	294,23	149,73	50,80
Fracja biomasy terofitów Percent of thero- phytic species (F _{ht})	8,94	—	—	—	7,54	—	—	—	44,43	—	—	—	22,26	—	—	22,01	9,68	14,43	18,47	11,98	64,86
Spasanie liści roślin zielnych Grazing of leaves of herb plants (G _h)	7,96	—	—	—	2,62	—	—	—	7,70	—	—	—	6,33	—	—	4,38	4,50	2,88	5,20	2,01	38,70
Liczba gatunków Number of species (S _h)	90	—	—	—	52	—	—	—	36	—	—	—	33	—	—	30	33	34	44,00	19,94	45,30
Liczba gatunków dwu- liściennych Number of species of dicotyledones (S _{hd})	77	—	—	—	42	—	—	—	32	—	—	—	27	—	—	27	30	30	37,86	16,66	44,00

d.c. tab. I

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Liczba gatunków tero- fitów Number of therophytic species (S_{ht})	19	—	—	—	7	—	—	—	7	—	—	—	9	—	—	7	8	7	9,14	4,09	44,70
Różnorodność gatunko- wa dwuliściennych Species diversity of dicotyledones (H'_{hd})	4,62	—	—	—	4,00	—	—	—	1,72	—	—	—	3,04	—	—	2,63	2,34	2,50	2,98	0,93	31,28
Struktura dominacji dwuliściennych Evenness of dicotyle- dones (J'_{hd})	0,88	—	—	—	0,83	—	—	—	0,47	—	—	—	0,70	—	—	0,62	0,68	0,79	0,71	0,13	18,16
Średnia wysokość rośliny (cm) Mean height of plants (MBS_h)	51,74	—	—	—	52,17	—	—	—	48,31	—	—	—	52,10	—	—	47,84	46,13	44,27	48,94	2,92	5,96
Współczynnik zmien- ności średniej wyso- kości rośliny Coefficient of variation of mean height of plant (CV_h)	57,75	—	—	—	54,44	—	—	—	56,20	—	—	—	53,40	—	—	61,25	56,51	59,02	56,94	2,48	4,36
Stosunek liczby gatun- ków owadopylnych do wiatropylanych Number of insect pollinated species versus number of wind- pollinated species (BR_h)	2,90	—	—	—	3,36	—	—	—	6,50	—	—	—	4,00	—	—	8,33	6,75	5,20	5,29	1,85	34,96
Ptaki — Birds																					
Biomasa Biomass (B_b)	115,10	426,10	445,40	310,90	275,10	410,00	619,60	662,40	1331,90	953,70	928,60	425,00	—	333,00	389,90	—	626,10	817,40	566,90	302,51	53,36
Produkcja Production (P_b)	0,68	2,63	2,69	1,82	1,63	2,50	3,70	3,86	6,43	5,10	4,98	1,82	—	1,70	2,03	—	4,08	4,63	3,14	1,54	49,07
Rotacja biomasy Turnover of biomass (P/B_b)	3,11	3,25	3,18	3,08	3,12	3,21	3,14	3,07	2,51	2,81	2,82	2,25	—	2,69	2,74	—	3,43	2,98	2,96	0,295	9,97

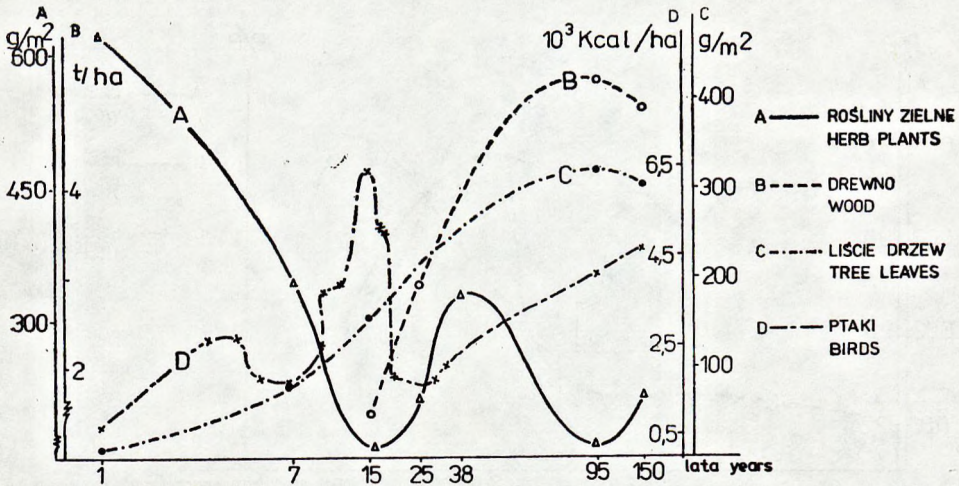
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Wydajność produkcji Production efficiency (P/A)	6,48	8,39	7,46	6,12	5,45	6,18	6,07	5,61	3,83	3,85	3,86	1,93	—	1,74	1,90	—	2,71	2,64	4,64	2,04	43,93
Zagęszczenie par (l. par/ Density of pairs /10 ha) (D _b)	3,40	7,4	11,00	12,00	13,80	15,20	24,30	31,60	85,40	66,00	73,80	61,40	—	67,80	71,20	—	81,00	90,30	44,73	31,21	69,77
Liczba gatunków Number of species (S _b)	3	4	5	6	8	8	12	16	21	20	23	20	—	16	16	—	32	31	15,06	8,84	58,71
Różnorodność gatunków Species diversity (H' _b)	0,70	0,44	0,68	1,14	1,52	1,27	1,29	1,66	3,12	2,83	2,88	3,85	—	3,87	3,68	—	4,28	4,10	2,33	1,33	57,07
Struktura dominacji Evenness of birds (J' _b)	0,44	0,22	0,29	0,44	0,51	0,42	0,36	0,41	0,71	0,66	0,64	0,89	—	0,97	0,92	—	0,86	0,83	0,60	0,23	38,47
Średnia wiel- kość osobnika (kcal/iniv) Mean body size (MBS _b)	32,20	54,70	38,50	24,60	18,90	25,60	24,20	19,90	14,80	13,70	12,10	6,60	—	4,70	5,20	—	7,30	8,60	19,48	13,26	68,09

Ryjkowce — Weevils

Biomasa Biomass (g) (B _w)	4,63	—	—	—	0,53	—	—	—	7,08	—	—	—	2,18	—	—	5,05	3,58	1,42	3,50	2,12	60,50
Zagęszczenie osobników (l. osobn./ Density of /próbe) individuals (D _w)	55,14	—	—	—	14,29	—	—	—	73,29	—	—	—	24,29	—	—	34,71	18,57	13,14	33,35	21,19	63,55
Liczba gatunków Number of species (S _w)	38	—	—	—	24	—	—	—	20	—	—	—	23	—	—	20	24	24	24,71	5,67	22,95
Różnorodność gatunków Species diversity (H' _w)	2,97	—	—	—	2,51	—	—	—	0,31	—	—	—	1,89	—	—	1,48	2,12	2,69	2,00	0,83	41,58
Struktura dominacji Evenness of weevils (J' _w)	0,57	—	—	—	0,55	—	—	—	0,07	—	—	—	0,42	—	—	0,34	0,46	0,59	0,43	0,17	39,73
Fracja biomasy gatun- ków żerujących na pod- ziemnych organach ro- ślin zielnych Percent of biomass of species eating of underground organs of herb plants (HS _w)	26,80	—	—	—	64,60	—	—	—	99,30	—	—	—	97,30	—	—	99,60	99,50	97,60	83,53	25,98	31,11

d.c. tab. I

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
Stosunek liczby gatunków roślin dwuliściennych warstwy zielonej do liczby gatunków ryjkowców Number of herb dicotyledone species versus number of weevil species (NS _w)	2,03	—	—	—	1,75	—	—	—	1,60	—	—	—	1,17	—	—	1,35	1,25	1,25	1,49	0,29	19,79
Średnie rozmiary ciała Mean body size (mg) (MBS _w)	12,01	—	—	—	5,31	—	—	—	13,92	—	—	—	12,83	—	—	20,78	27,53	15,46	15,41	6,53	42,35
Współczynnik zmienności średnich rozmiarów ciała Coefficient of variation of mean body size (CV _w)	130,50	—	—	—	158,70	—	—	—	45,80	—	—	—	197,50	—	—	176,00	182,10	215,50	158,01	52,26	33,07
Kambio-ksylofagi — Cambio-xylophagous insects																					
Zagęszczenie larw (l. osobn./ha) Density of larvae (D _k)	56,25	—	—	—	18,75	—	—	—	34,69	—	—	—	29,38	—	—	—	140,94	164,69	74,12	57,17	77,13
Liczba gatunków Number of species (S _k)	14	—	—	—	7	—	—	—	12	—	—	—	6	—	—	—	13	17	11,50	3,86	33,58
Różnorodność gatunków Species diversity (H' _k)	3,42	—	—	—	2,29	—	—	—	3,08	—	—	—	2,15	—	—	—	3,32	3,45	2,95	0,53	18,45
Struktura dominacji Evenness of cambio-xylophagous species (J' _k)	0,90	—	—	—	0,82	—	—	—	0,86	—	—	—	0,83	—	—	—	0,90	0,86	0,86	0,03	3,61
Średnia wielkość ciała Mean body size (mm) (MBS _k)	14,82	—	—	—	17,05	—	—	—	8,86	—	—	—	9,01	—	—	—	11,06	11,41	12,04	2,99	24,80
Współczynnik zmienności średniej wielkości ciała Coefficient of variation mean body size (CV _k)	39,74	—	—	—	29,27	—	—	—	35,89	—	—	—	37,40	—	—	—	50,72	40,84	38,98	6,43	16,50



Ryc. 4. Zmiany produkcji drewna, liści drzew oraz roślinności warstwy zielnej w toku badanej sukcesji

Fig. 4. Production of wood, tree leaves and herb layer plants changes in the course of investigated succession

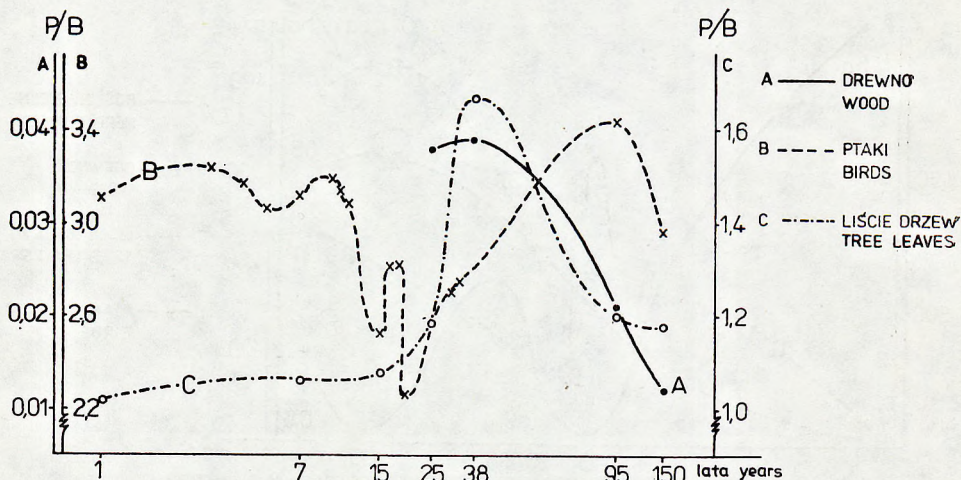
4), podobnie jak stan biomasy awifauny. W fazie pierwszej maksimum produkcji zanotowano w 4 lata po rozpoczęciu procesu sukcesji, w fazie drugiej maksimum przypada na 15-letni młodnik, natomiast w fazie trzeciej produkcja rośnie stopniowo osiągając stan maksymalny w tej fazie w dojrzałym 150-letnim drzewostanie.

Wartości współczynnika zmienności średniej dla całego przebiegu sukcesji produkcji drewna, liści drzew i ptaków wskazują, że najmniej intensywnie zmienia się w toku sukcesji produkcja drewna, natomiast najsilniejszym zmianom podlega produkcja liści drzew. Różnice intensywności zmian między poszczególnymi charakterystykami są jednak niewielkie (tab. I).

Rotacja biomasy (P/B)

W miarę dojrzewania drzewostanu od młodnika do ustabilizowanego 150-letniego drzewostanu klimaksowego rotacja biomasy drewna zmniejsza się około dwukrotnie (tab. I, ryc. 5). Rotacja biomasy liści drzew jest szybsza od rotacji drewna o dwa rzędy wielkości (10^2). Wartość wskaźnika stopniowo wzrasta osiągając maksimum w 38-letnim drzewostanie, natomiast w dalszym przebiegu procesu tempo rotacji biomasy liści maleje (tab. I, ryc. 5).

Rotacja biomasy ptaków jest średnio około dwukrotnie wyższa od rotacji biomasy liści drzew (tab. I, ryc. 5). Mimo niewielkich zmian tej charakterystyki jej wartość w pierwszej fazie sukcesji wyraźnie maleje osiągając minimum dla całego przebiegu sukcesji w 19-letnim młodniku. W miarę dojrzewania drzewostanu stosunek P/B w zespołach ptaków



Ryc. 5. Zmiany rotacji biomasy (P/B) drewna, liści drzew i ptaków w toku badanej sukcesji

Fig. 5. Biomass turnover (P/B) changes of wood, tree leaves and herb layer plants in the course of investigated succession

wzrasta, a wartość parametru w 95-letnim drzewostanie przewyższa nieco wartość zanotowaną na początku sukcesji (tab. I, ryc. 5).

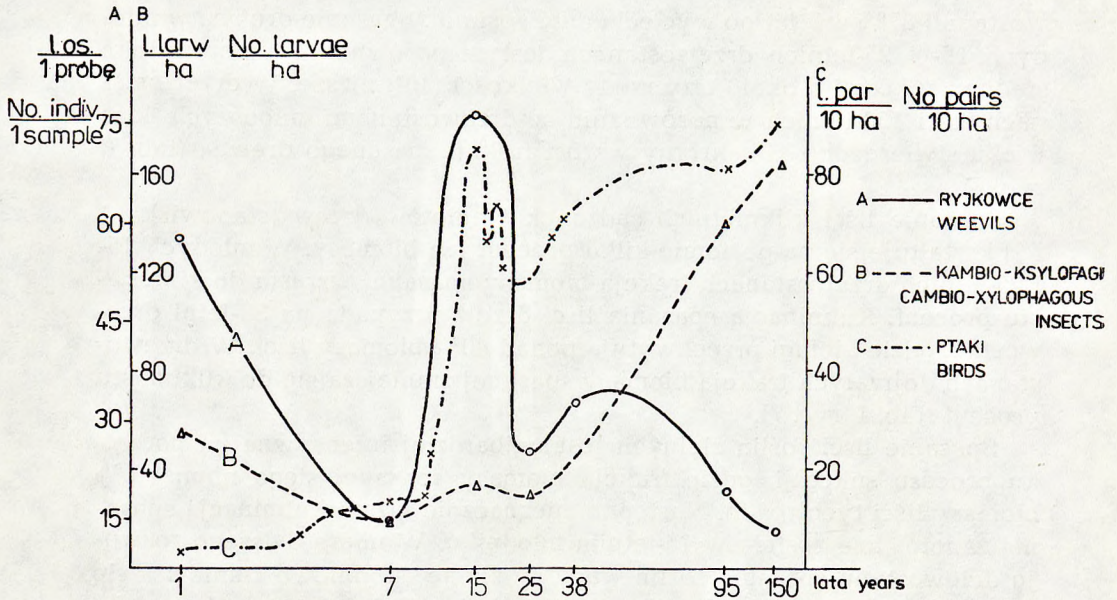
Współczynnik zmienności średniej dla całego przebiegu sukcesji rotacji biomasy drewna, liści drzew oraz ptaków wskazuje na stosunkowo niewielką zmienność wskaźnika P/B w toku sukcesji. Wśród badanych parametrów najszybciej zmienia się tempo rotacji drewna, natomiast tempo rotacji ptaków zmienia się w toku sukcesji bardzo nieznacznie (tab. I).

Wydajność produkcji (P/A)

Wskaźnik ten obliczono tylko dla zespołów ptaków. W toku sukcesji awifauny wartość wskaźnika stopniowo maleje począwszy od 3. roku sukcesji. Minimalną wartość P/A zanotowano w drzewostanie 30-letnim. W finalnej fazie sukcesji wydajność produkcji ptaków nieznacznie wzrasta nie osiągając jednak wartości uzyskanych w stadiach inicjalnych (tab. I).

Zagęszczenie osobników

W zespołach ptaków liczba par na jednostkę powierzchni wzrasta stopniowo przez pierwsze 9 lat procesu. W następnym okresie gwałtownie wzrasta osiągając stan maksymalny w 15-letnim młodniku. W przedziale wieku drzewostanu od 15 do 32 lat zagęszczenie ptaków zmniejsza się, jednak w dojrzałych drzewostanach ponownie wzrasta, a kulminacja zagęszczenia w 150-letnim drzewostanie stanowi wartość maksymalną dla całego przebiegu krzywej zagęszczenia (tab. I, ryc. 6).



Ryc. 6. Zmiany zagęszczenia ptaków, ryjkowców oraz larw kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 6. Density of birds, weevils and cambio-xylophagous insects larvae changes in the course of investigated succession

Zmiany liczebności ryjkowców przypadające na jednostkę odłowów kształtują się podobnie do zmian biomasy w tej grupie owadów. W przeciągu pierwszych 7 lat sukcesji liczebność ryjkowców maleje, po czym gwałtownie wzrasta osiągając maksimum w 15-letnim drzewostanie. W miarę dojrzewania drzewostanu liczba osobników stopniowo maleje osiągając w drzewostanie 150-letnim wartość najniższą w toku procesu (tab. I, ryc. 6).

Zagęszczenie larw kambio- i ksylofagów na jednostkę powierzchni w pierwszej fazie sukcesji nieznacznie się zmniejsza. W tym okresie owady te żerują na pniach pozostałych po poprzedniej generacji drzew. W młodych drzewostanach 15- i 25-letnich zagęszczenie larw wzrasta. Gwałtowny wzrost parametru i maksymalny poziom zagęszczenia larw kambio- i ksylofagów zanotowano w drzewostanach dojrzałych 95- i 150-letnich (tab. I, ryc. 6).

Na podstawie współczynnika zmienności średniego zagęszczenia ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów stwierdzono, że najsilniej zmienia się w toku sukcesji zagęszczenie larw kambio-ksylofagów, natomiast najmniej intensywnie liczba schwytych ryjkowców (tab. I).

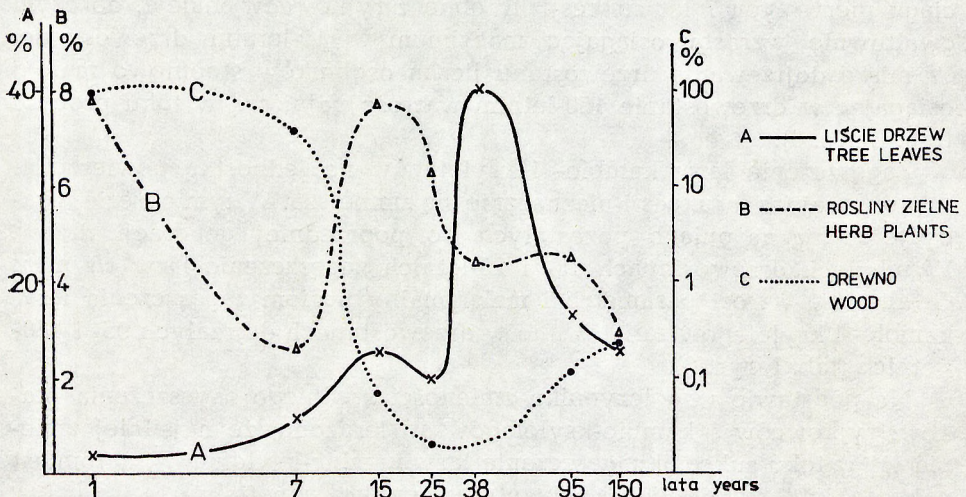
Spasanie masy roślinnej

Fracja spasanego drewna w pniach pozostałych po poprzedniej generacji drzew utrzymuje się na poziomie 93% w rok po wycięciu drze-

wostanu i 37% w 7 lat po wycięciu drzewostanu. Spasanie drewna w młodych 15- i 25-letnich drzewostanach jest w porównaniu z poprzednim stadium sukcesji o około trzy rzędy wielkości (10^3) niższe. W drzewostanach 95- i 150-letnich w porównaniu z drzewostanami młodszych klas wieku stwierdzono kilkakrotnie wzrost frakcji spasanego drewna (tab. I, ryc. 7).

Spasanie liści kilkuletnich sadzonek i nalotów drzew (stanowiska 1 i 2) kształtuje się na poziomie kilku procent ich biomasy. W młodych 15- i 25-letnich drzewostanach frakcja biomasy spasanej wzrasta do kilkunastu procent. Kulminacja spasanego liści drzew przypada na 38-letni drzewostan, gdzie biofagi przechwytyją ponad 40% biomasy liści. W drzewostanach dojrzałych frakcja biomasy spasanej zmniejsza się do kilkunastu procent (tab. I, ryc. 7).

Spasanie liści roślin zielnych jest najbardziej intensywne na początku procesu sukcesji, gdzie frakcja biomasy spasanej sięga niemal 8% biomasy liści tych roślin. Następna, nieznacznie niższa kulminacja spasanego zannotowana została w 15-letnim młodniku. W miarę dalszego rozwoju drzewostanu spasanie roślin warstwy zielnej stopniowo zmniejsza się do około 2,8% biomasy liści w drzewostanie 150-letnim (tab. I, ryc. 7). Porównanie zmienności średniej intensywności spasanego wskazuje na bardzo silne różnice tempa zmian spasanego między drewnem, liśćmi drzew oraz liśćmi roślin warstwy zielnej. Najsilniej w toku sukcesji zmienia się spasanie drewna. Zmiany intensywności spasanego liści drzew są prawie dwukrotnie mniejsze, natomiast najmniej silnie zmienia się



Ryc. 7. Zmiany spasanego drewna, liści drzew oraz roślinności warstwy zielnej w toku badanej sukcesji

Fig. 7. Grazing of wood, tree leaves and herb layer plants changes in the course investigated succession

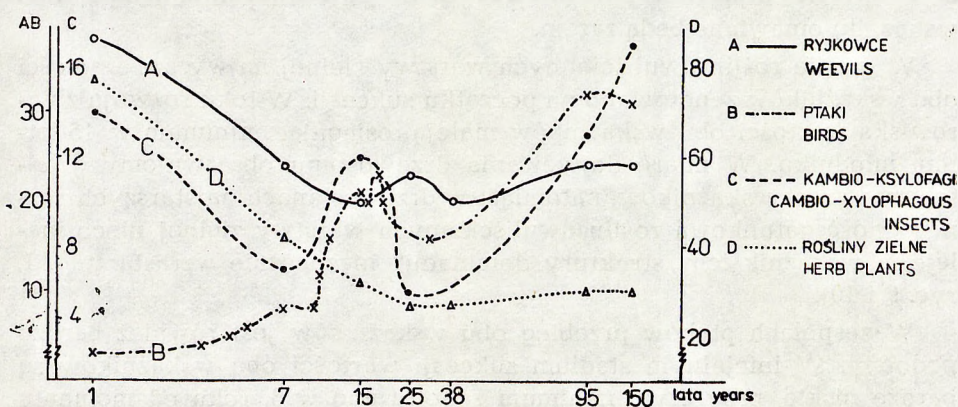
w toku sukcesji intensywność spasanía liści roślin warstwy zielnej (tab. I).

2. Charakterystyki strukturalne, biologia gatunków i presja selekcyjna

Liczba gatunków

Najwięcej gatunków roślin w warstwie zielnej stwierdzono w pierwszym roku sukcesji. W miarę postępowania procesu liczba gatunków stopniowo maleje. Najmniej gatunków zanotowano w runie pod okapem 38-letniego drzewostanu. W warstwie runa drzewostanów najstarszych 95- i 150-letnich liczba gatunków na stanowisku nieznacznie wzrasta (tab. I, ryc. 8). Bardzo zbliżony przebieg mają obliczone dodatkowo zmiany liczby gatunków roślin dwuliściennych w warstwie zielnej. Najwięcej gatunków zaobserwowano na początku sukcesji, natomiast najmniej w drzewostanach 25- i 38-letnich (tab. I). W inicjalnym stadium sukcesji zanotowano również najwięcej gatunków roślin jednorocznych i dwuletnich w warstwie zielnej. Na pozostałych stanowiskach liczba tych taksonów waha się od 7 do 9 (tab. I).

Liczba gatunków ptaków w toku sukcesji stopniowo wzrasta. Na początku procesu stwierdzono występowanie nielicznych gatunków. W inicjalnej fazie sukcesji, obejmującej początkowe 10 lat, wzrost ich liczby jest bardzo powolny. W przedziale czasowym od 10—18 lat wzrost liczby gatunków ulega przyspieszeniu, a najwięcej taksonów zanotowano w 17-letnim młodniku. W drzewostanach w przedziale wieku od 18 do 32 lat liczba gatunków ulega zmniejszeniu i dopiero w drzewostanach



Ryc. 8. Zmiany liczby gatunków roślin warstwy zielnej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 8. Number of species changes of herb layer plants, birds weevils and cambio-xylophagous insects in the course of investigated succession

najstarszych gwałtownie wzrasta. W drzewostanie 95-letnim zanotowano najwięcej gatunków w całym przebiegu sukcesji (tab. I, ryc. 8).

Zmiany liczby gatunków ryjkowców w ciągu sukcesji w znacznym stopniu naśladują zmiany liczby gatunków roślin dwuliściennych warstwy zielnej, będących roślinami żywicielskimi tych chrząszczy. Najwięcej gatunków ryjkowców zanotowano w inicjalnym stadium sukcesji, najmniej natomiast w 15-letnim młodniku i 38-letnim drzewostanie. W dojrzałych drzewostanach liczba gatunków nieznacznie wzrasta (tab. I, ryc. 8).

Zmiany liczby gatunków kambio- i ksylofagów w toku sukcesji przyjmują postać krzywej wielowierzchołkowej. Pierwszy wierzchołek krzywej przypada na początku procesu sukcesji, drugi, nieco niższy w 15-letnim młodniku, natomiast kulminacja trzecia, najwyższa w całym przebiegu sukcesji pojawia się w 150-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 8).

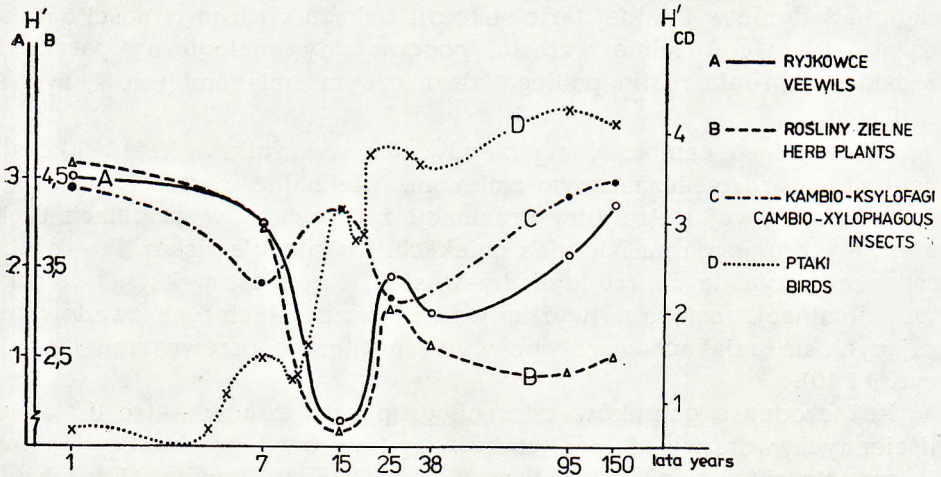
Współczynnik zmienności średniej liczby gatunków w czasie sukcesji wskazuje, że spośród czterech grup organizmów: roślin warstwy zielnej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów najszybciej zmienia się w czasie liczba gatunków ptaków, następnie liczba gatunków roślin warstwy zielnej. Najwolniejszym zmianom podlega liczba gatunków ryjkowców (tab. I).

Różnorodność gatunkowa i „struktura dominacji” gatunków

Zastosowany w niniejszej pracy wskaźnik różnorodności gatunkowej jest matematyczną funkcją liczby gatunków oraz ich struktury dominacji. Ponieważ w trakcie opracowania materiału stwierdzono, że zmiany różnorodności gatunkowej w większości badanych grup organizmów silnie dodatnio korelują ze zmianami wskaźnika „struktury dominacji”, oba wskaźniki omawiane będą razem.

W grupie roślin dwuliściennych warstwy zielnej najwyższe wartości obu wskaźników zanotowano na początku sukcesji. W toku rozwoju zbiorowiska wartości obu wskaźników maleją, osiągając minimum w 15-letnim młodniku. W miarę dojrzewania drzewostanu obserwujemy gwałtowny wzrost wskaźników, natomiast w drzewostanach najstarszych różnorodność gatunkowa roślin dwuliściennych warstwy zielnej nieco maleje, a wskaźnik ich „struktury dominacji” nieznacznie wzrasta (tab. I, ryc. 9 i 10).

W zespołach ptaków przebieg obu wskaźników jest również bardzo podobny. W inicjalnym stadium sukcesji wartości obu wskaźników są bardzo niskie, przy czym minimum zanotowano w 3. roku od momentu rozpoczęcia sukcesji. W przedziale czasowym od 3 do 19 lat oba wskaźniki rosną gwałtownie. W dalszym przebiegu sukcesji wskaźnik różnorodności gatunkowej nadal powoli wzrasta osiągając w 95-letnim drzewostanie maksimum, natomiast wskaźnik „struktury dominacji” osiąga

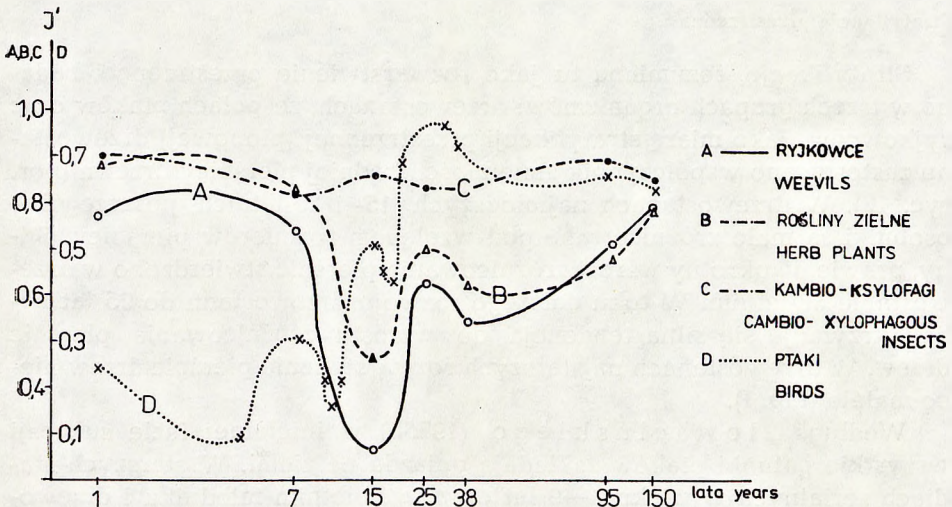


Ryc. 9. Zmiany różnorodności gatunków roślin warstwy zielnej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 9. Species diversity changes of herb layer plants, birds, weevils and cambio-xylophagous insects in the course of investigated succession

wartość maksymalną w drzewostanie 30-letnim, a w drzewostanach dojrziałych nieznacznie maleje (tab. I, ryc. 9 i 10).

Zmiany wartości wskaźnika różnorodności gatunkowej i wskaźnika struktury dominacji ryjkowców stanowią niemal dokładne odwzorowanie zmian analogicznych wskaźników roślin dwuliściennych warstwy



Ryc. 10. Zmiany struktury dominacji roślin warstwy zielnej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 10. Evenness changes of herb layer plants, birds, weevils, and cambio-xylophagous insects in the course of investigated succession

zielnej. Jedynie w finalnej fazie sukcesji wskaźnik różnorodności gatunkowej ryjkowców silnie wzrasta, podczas gdy analogiczny parametr w badanej grupie roślin podlega nieznacznym zmianom (tab. I, ryc. 9 i 10).

W zespołach kambio- i ksylofagów oba wskaźniki w toku sukcesji podlegają bardzo nieznacznym zmianom. Minimalne wartości różnorodności gatunkowej i struktury dominacji zanotowano w zespołach tych owadów żerujących na 7-letnich pniakach. Kulminacja wskaźnika różnorodności przypada na 150-letni drzewostan, natomiast wskaźnik „struktury dominacji” osiąga najwyższą wartość w zespołach tych owadów żerujących na pniakach w rok po wycięciu starego drzewostanu (tab. I, ryc. 9 i 10).

Różnorodność gatunków czterech grup organizmów — roślin dwuliściennych warstwy zielnej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów — zmienia się w toku sukcesji w niejednakowym tempie. Najszybciej zmienia się różnorodność zespołów ptaków, następnie zespołów ryjkowców, natomiast najwolniej zespołów kambio-ksylofagów (tab. I). Hierarchia tempa zmian w przypadku wskaźnika struktury dominacji jest nieco odmienna. Na pierwszym miejscu znajdują się ryjkowce, nieco wolniej zmienia się wskaźnik w zespołach ptaków, natomiast najmniej intensywne zmiany zachodzą w zespołach kambio- i ksylofagów. Warto również podkreślić, że intensywność zmian różnorodności gatunkowej w toku sukcesji jest w każdej z badanych grup wyższa od intensywności zmian wskaźnika struktury dominacji (tab. I).

Stratyfikacja przestrzenna

Stratyfikację, rozumianą tu jako rozwarstwienie przestrzenne, badano w trzech grupach organizmów: drzewostanach, zespołach ptaków oraz ryjkowców. Jako miarę stratyfikacji przestrzennej (pionowej) drzewostanu zastosowano współczynnik zmienności średniej pierśnicy drzewa (por. ryc. 12). W drzewostanach najmłodszych, 15- i 25-letnich, poszczególne osobniki są mało zróżnicowane pod względem rozmiarów pierśnicy. Silny, prawie dwukrotny wzrost zróżnicowania pierśnic stwierdzono w drzewostanie 38-letnim. W toku dalszego rozwoju drzewostanu do 95 lat nadal utrzymuje się silna tendencja do wzrostu zróżnicowania pierśnic drzew. W drzewostanach najstarszych rozwarstwienie pierśnic drzew nieco maleje (tab. I).

Według Głowacińskiego (1975b) w inicjalnej fazie sukcesji wszystkie gatunki ptaków zakładają gniazda na ziemi. W starszych stadiach serialnych w wieku 4—9 lat oraz w 15-letnim młodniku i drzewostanach 25—35-letnich w zespole ptaków egzystują dwie grupy gatunków: zakładających gniazda na ziemi i gnieźdzących się na drzewach i krzewach. W dalszym ciągu jednak większość osobników gnieździ się na ziemi. W finalnej fazie sukcesji, w drzewostanach 95- i 150-letnich

pojawia się w zespołach ptaków grupa gatunków gnieźdzących się w dziuplach. Grupa ta pod względem liczby osobników przeważa nad każdą z pozostałych. Najbardziej równomierny rozkład osobników między poszczególnymi grupami gatunków stwierdzono w drzewostanie 95-letnim.

Ryjkowce zbierane na poszczególnych stanowiskach żerują w generatywnych częściach roślin (kwiaty i nasiona), nadziemnych częściach wegetatywnych (liście i łodyga) oraz w częściach podziemnych (korzenie i kłącza). Na początku sukcesji rozkład biomasy gatunków żerujących na poszczególnych organach roślin jest dosyć równomierny. Największą biomasę skupia grupa gatunków żerujących na nadziemnych organach wegetatywnych roślin, najmniejszą biomasę stwierdzono u gatunków żerujących na korzeniach i kłączach (Witkowski, Mazurkps). W toku sukcesji grupy gatunków żerujących na nadziemnych organach wegetatywnych i generatywnych roślin gwałtownie zmniejszają swój udział w biomase zespołu. W drzewostanach, począwszy od 15-letniego młodnika, biomasa gatunków żerujących na podziemnych częściach roślin stanowi już od 97,3 do 99,6% całej biomasy zespołu (tab. I).

Historia naturalna i strategia ewolucyjna gatunków

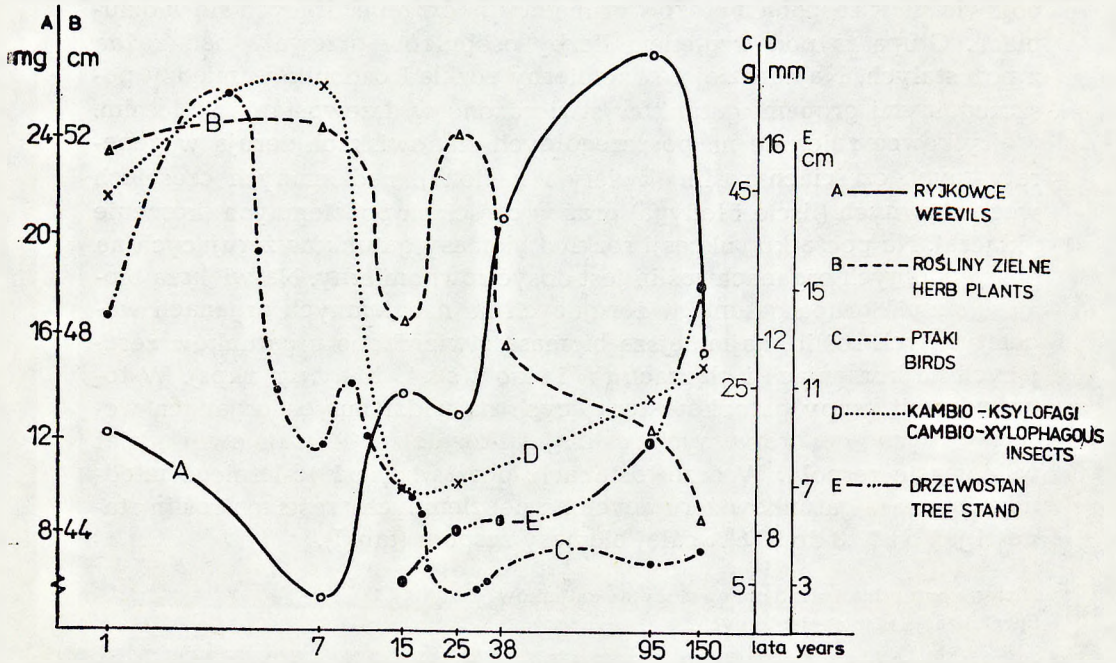
Specjalizacja nisz ekologicznych

Jako miarę specjalizacji pokarmowej ryjkowców przyjęto średnią liczbę gatunków roślin dwuliściennych warstwy zielnej przypadających na 1 gatunek ryjkowca. W inicjalnej fazie procesu na jeden gatunek chrząszcza przypadały ponad 2 gatunki roślin żywicielskich. W toku sukcesji liczba gatunków żywicielskich przypadająca na gatunek ryjkowca stopniowo maleje. Najniższą wartość wskaźnika zanotowano na stanowisku 4, w 25-letnim drzewostanie, jednakże ogólna tendencja zmian wskaźnika wyraźnie wykazuje, że w toku sukcesji w zespołach ryjkowców następowało zawężanie bazy pokarmowej poszczególnych gatunków (tab. I). Tendencje te w zespole powodują przejście od poli- względnie oligofagizmu do fakultatywnej monofagii. Stąd wydaje się uzasadnione twierdzenie, że w taksocenach ryjkowców następuje zawężanie nisz pokarmowych w toku sukcesji.

Średnie rozmiary ciała osobnika

Średnie rozmiary drzew w drzewostanach przedstawiono w postaci średniej pierśnicy. Pomiary przeprowadzano na 5 stanowiskach począwszy od 15-letniego młodnika. Podczas sukcesji — w trakcie rozwoju drzewostanu — średnia pierśnica drzew stopniowo wzrasta od 3,04 cm w młodniku do 15,04 cm w 150-letnim drzewostanie (tab. 1, ryc. 11).

Jako średnie rozmiary osobnika w warstwie roślin zielnych przyjęto średnią wysokość rośliny według klucza Szafra i in. (1953). Wartość wskaźnika wyraźnie zmniejsza się w ciągu sukcesji. W inicjalnych stadiach procesu zmiany wysokości roślin są nieznaczne. Lokalne minimum średniej wysokości roślin zanotowano w 15-letnim młodniku. W to-



Ryc. 11. Zmiany średniej wielkości osobnika w drzewostanie, grupie roślin warstwy zielonej, ptaków, ryjkowców i kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 11. Mean body size of an individual changes in tree stand, herb layer plants, birds, weevils and cambio-xylophagous insects in the course of investigated succession

ku rozwoju formacji leśnej, począwszy od 25-letniego drzewostanu, średnia wysokość roślin tej warstwy stopniowo maleje, osiągając najniższą wartość w 150-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 11).

Średnia wielkość osobnika (biomasa) w zespołach ptaków również zmniejsza się w toku sukcesji. Najwyższą wartość średniej zanotowano w 3. roku od momentu rozpoczęcia sukcesji. W dalszym przebiegu procesu wartość wskaźnika gwałtownie maleje, osiągając minimum w 32-letnim drzewostanie. W końcowej fazie sukcesji średnia wielkość osobnika nieznacznie wzrasta (tab. I, ryc. 11).

Średnia wielkość (biomasa) osobnika w taksocenach ryjkowców w czasie sukcesji wzrasta, jednakże zmiany wskaźnika są bardzo nieregularne. Minimalną średnią biomasa zanotowano w 7. roku od momentu rozpoczęcia sukcesji, natomiast najcięższe osobniki zbierano w 95-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 11).

Zmiany średniej wielkości osobnika (długość ciała) w zespołach kambio- i ksylofagów przebiegają w postaci krzywej dwuwierzchołkowej. Pierwszy wierzchołek — najwyższy w całym przebiegu sukcesji — przypada na gatunki żerujące na siedmioletnich pniakach. Natomiast drugi wierzchołek przypada na gatunki żerujące w 150-letnim drzewostanie.

Najmniejsze osobniki należą do gatunków żerujących w 15-letnim młodniku (tab. I, ryc. 11).

Wśród parametrów charakteryzujących średnie rozmiary ciała osobnika największym zmianom w toku sukcesji podlega średnia biomasa ptaka. Silnie zmienia się również średnia pierśnica drzewa. Najmniej intensywnie zmienia się średnia wysokość rośliny warstwy zielnej (tab. I).

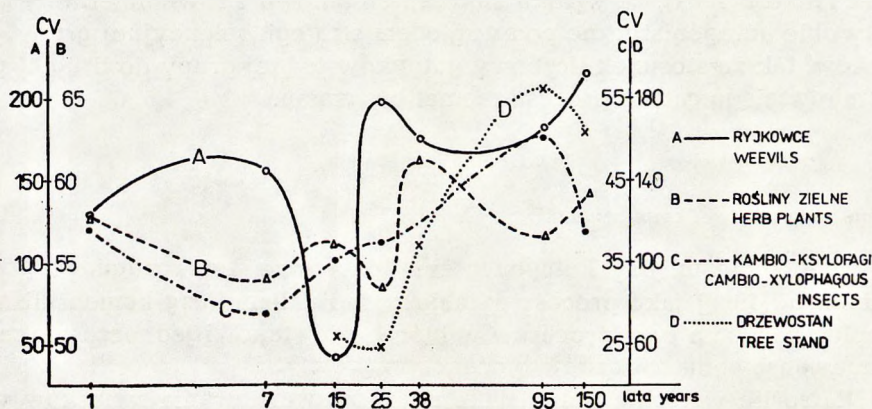
Współczynnik zmienności średniej wielkości osobnika

Współczynnik zmienności średniej pierśnicy drzewostanu zastosowano jako wskaźnik zróżnicowania pionowego drzew (str. 19). W toku sukcesji wartość współczynnika wzrasta w przedziale czasowym od drzewostanu 25-letniego aż do 95-letniego (tab. I, ryc. 12).

Współczynnik zmienności średniej wysokości rośliny w grupie roślin warstwy zielnej podlega w czasie sukcesji nieregularnym, nieznacznym fluktuacjom. Najwyższą wartość wskaźnika (61,25) zanotowano na stanowisku 5 pod okapem 38-letniego drzewostanu, najniższą — (53,4) na stanowisku 3, gdzie panował 15-letni młodnik (tab. I, ryc. 12).

Przebieg zmian współczynnika zmienności biomasy ryjkowców jest podobny do zmian wskaźnika różnorodności gatunkowej w tej grupie owadów (por. ryc. 9). Wartość współczynnika jest najniższa w 15-letnim drzewostanie, najwyższa natomiast w zespole żyjącym w 150-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 12).

W zespołach kambio- i ksylofagów w ciągu początkowych 7 lat procesu wartość współczynnika nieco maleje, natomiast w dalszym przebiegu procesu stopniowo rośnie, osiągając maksimum w zespołach tych owadów żerujących w 95-letnim drzewostanie (tab. I, ryc. 12).



Ryc. 12. Zmiany współczynnika zmienności średnich rozmiarów ciała w drzewostanie, wśród roślin warstwy zielnej, ryjkowców oraz kambio-ksylofagów w toku badanej sukcesji

Fig. 12. Coefficient of variation of mean body size changes of tree stand, herb layer plants, weevils and cambio-xylophagous insects in the course of investigated succession

Spośród czterech współczynników zmienności średniej wielkości ciała osobnika najintensywniej zmienia się w toku sukcesji współczynnik zmian średniej pierśnicy drzewostanu, następnie współczynnik zmienności średniej wielkości osobnika w zespołach ryjkowców. Najwolniejszym zmianom podlega współczynnik zmienności średniej wielkości rośliny warstwy zielnej.

Formy wzrostu

Badanie strategii selekcyjnej roślin oparto na założeniu, że gatunki jednoroczne i dwuletnie to typowi r-stratedzy wśród roślin zielnych, natomiast gatunki wieloletnie (byliny) zajmują na skali r-K strategii selekcyjnej miejsce bardziej zbliżone do K-strategii selekcyjnej (Knap 1974). Wyciągnięto stąd wniosek, że frakcja gatunków jednorocznych i dwuletnich w biomase roślinności warstwy zielnej wskazuje na przewagę jednego z dwu rodzajów strategii selekcyjnej na określonym etapie sukcesji wśród roślin tej warstwy. Najwyższy udział terofitów w biomase roślinności warstwy zielnej zbiorowiska zanotowano w pośrednich etapach sukcesji — młodych drzewostanach w wieku od 15—48 lat. Najniższą natomiast frakcję tej grupy gatunków w warstwie roślin zielnych stwierdzono w inicjalnej fazie sukcesji oraz w fazie finalnej procesu, w dojrzałym 95-letnim drzewostanie (tab. I). Zatem w toku sukcesji w inicjalnej i finalnej fazie procesu obserwowano wśród roślin warstwy zielnej przewagę K-strategii selekcyjnej. Natomiast w stadiach pośrednich, pod okapem młodych 15—38-letnich drzewostanów, przewagę selekcyjną uzyskiwały gatunki zaliczane do r-strategów.

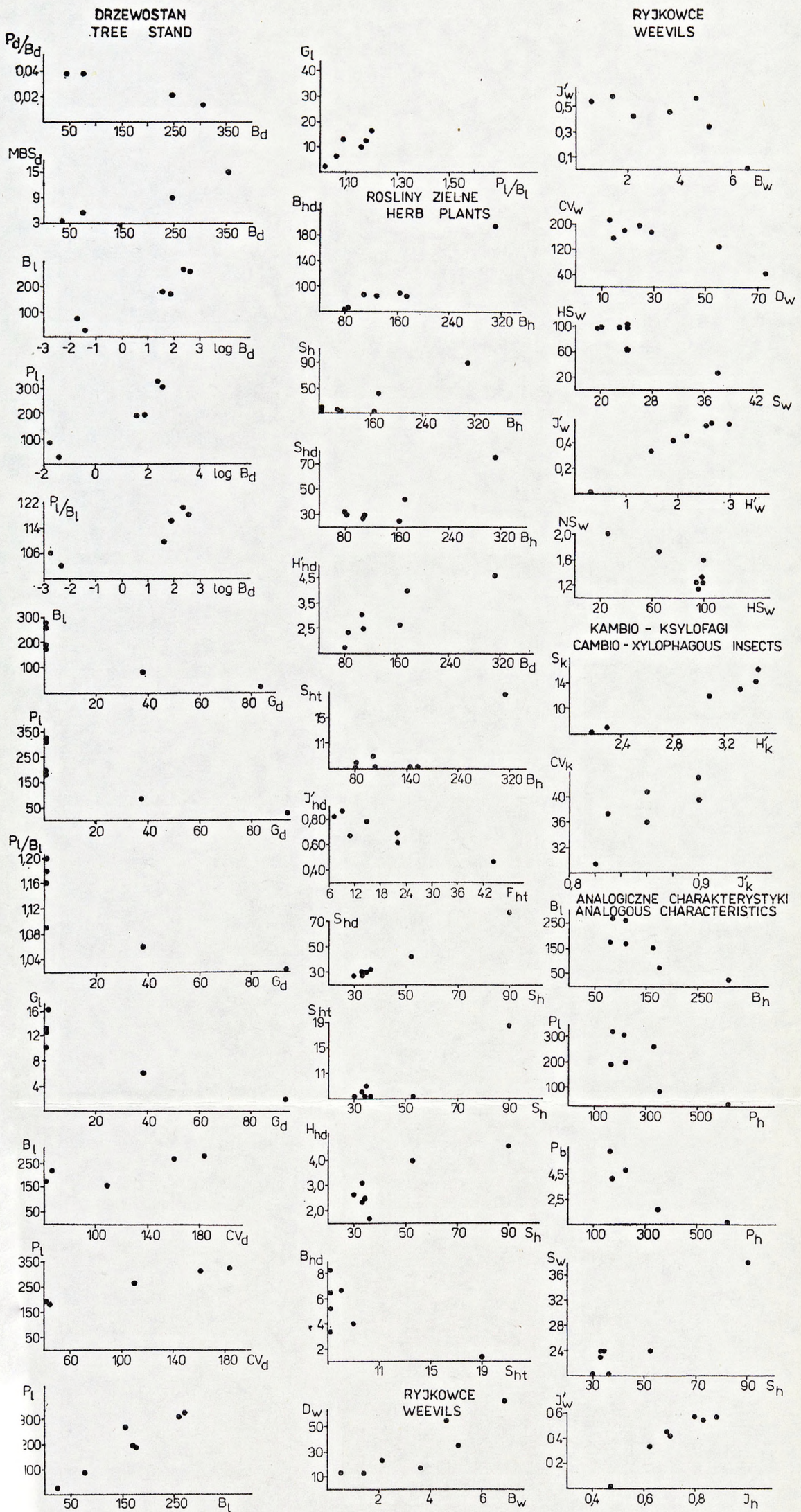
Badania strategii selekcyjnej w zespołach ptaków wykazały (Głowaciński 1981), że w toku sukcesji stopniowo i równomiernie wzrastały obie antagonistyczne pod względem strategii selekcyjnej grupy gatunków, tak że stosunek liczbowy gatunków jednej grupy do drugiej pozostaje w ciągu całego procesu niemal bez zmian.

3. Ogólna homeostaza

Współzycie między komponentami

Współzycie między komponentami biocenozy jest rozumiane przez Odum (1969) jako procesy symbiozy, mutualizmu czy komensalizmu. Stopień nasilenia tych procesów w biocenozie stanowi jednocześnie miarę zaawansowania związków biocenotycznych.

Dla roślin warstwy zielnej jako miarę zaawansowania związków wewnątrzbiocenotycznych uznano stosunek liczby gatunków roślin owadopylnych do wiatropylnych (tab. I). Stosunek ten zmienia się w toku sukcesji na korzyść gatunków owadopylnych. W inicjalnej fazie sukcesji, gdy zbiorowisko roślinne przypomina zbiorowisko łąkowe, stosunek gatunków owadopylnych do wiatropylnych waha się w granicach 2,9—



Ryc. 13. Graficzne przedstawienie zależności między badanymi charakterystykami

Fig. 13. Graphic presentation of relations between investigated characteristics.

3,36. Wskaźnik udziału owadopylnych w toku sukcesji jest najwyższy w 38-letnim drzewostanie, natomiast w końcowej fazie sukcesji nieco maleje.

Dla ptaków miarą zaawansowania związków biocenotycznych jest udział dziuplaków w awifaunie lęgowej. Korzystanie przez osobnika z dziupli zmniejsza szansę zniszczenia gniazda przez drapieżniki. Równocześnie dosyć rozpowszechnione jest mniemanie, iż drzewostan z liczną i bogatą w gatunki awifauną jest mniej narażony na masowe pojawy owadów. Możemy zatem sądzić, iż w przypadku dziuplaków i drzewostanu mamy do czynienia z prymitywną formą mutualizmu.

W badanej serii sukcesyjnej ptaki gnieźdzące się w dziuplach występują jedynie w finalnych stadiach sukcesji w 95- i 150-letnich drzewostanach (G ł o w a c i ń s k i 1981). Przyjęto zatem, iż procesy współżycia między awifauną a biocenozą są najlepiej rozwinięte w finalnych stadiach sukcesji.

W zespołach kambio- i ksylofagów dwa gatunki z rodzaju *Xyleborus* sp. żyją w symbiozie z grzybem (K o e h l e r 1978), który zaszczipiają w zaatakowanym drzewie po to, aby się nim odżywiać. Te zaawansowane symbionty występują w toku badanej sukcesji jedynie w dojrzałych drzewostanach (S t a r z y k, W i t k o w s k i 1982). Przyjęto zatem, że stopień zaawansowania związków biocenotycznych w zespołach tych organizmów jest również najwyższy w ostatniej fazie sukcesji ekosystemu.

4. Podsumowanie dynamiki zmian charakterystyk w toku sukcesji

Kierunek zmian poszczególnych parametrów

Celem uogólnienia tendencji zmian parametrów w poszczególnych grupach organizmów ustalono następującą klasyfikację kierunku tych zmian (ryc. 18):

1. Wzrost wartości parametru w toku sukcesji (wzrost).
2. Zmniejszanie się wartości parametru w toku przebiegu procesu (spadek).
3. Brak wyraźnych tendencji zmian parametru w toku sukcesji bez względu na amplitudę wahań parametru (bez zmian).
4. Tendencje rosnące z kulminacją w pośrednich stadiach sukcesji, a następnie spadek wartości parametru aż do końca sukcesji. Wartości parametru w stadiach finalnych i inicjalnych są zbliżone (wzrost i spadek).
5. Tendencja malejąca aż do osiągnięcia minimum w pośrednich stadiach procesu, a następnie wzrost parametru aż do zakończenia procesu (spadek i wzrost). W takim przebiegu procesu wartość parametru w stadiach inicjalnych i finalnych jest również podobna.

Do parametrów, które w poszczególnych grupach organizmów w toku sukcesji zwiększały swą wartość (ryc. 18), należą: biomasa drewna, biomasa liści drzew, produkcja drewna, produkcja liści drzew, zagęszczenie ptaków, zagęszczenie larw kambio-ksylofagów, rozwarstwienie

pionowe drzewostanu (mierzone przez współczynnik zmienności średniej pierśnicy drzewa), rozwarstwienie siedliskowe zespołów ptaków, liczba gatunków, różnorodność gatunkowa i struktura dominacji ptaków, specjalizacja pokarmowa ryjkowców, średnia pierśnica drzewa oraz średnia wielkość osobnika w zespole ryjkowców, współczynnik zmian średniej wielkości osobnika w drzewostanie i w zespołach kambio-ksylofagów. Ponadto w grupie roślin warstwy zielnej oraz w zespołach ptaków i kambio-ksylofagów stwierdzono wzrost intensywności związków biocenotycznych w toku sukcesji.

Parametrami, które w trakcie sukcesji zmniejszają swą wartość, są (ryc. 18): biomasa i produkcja roślin warstwy zielnej, rotacja biomasy drewna, wydajność produkcji ptaków, spasanie drewna, spasanie roślin warstwy zielnej, liczba gatunków roślin warstwy zielnej, liczba gatunków ryjkowców, rozwarstwienie pionowe zespołu ryjkowców, średnia wielkość rośliny w warstwie zielnej, średnia biomasa ptaka oraz średnia wielkość osobnika w zespole kambio-ksylofagów.

W grupie parametrów, które nie zmieniały się w toku sukcesji, stwierdzono różnorodność gatunków i strukturę dominacji kambio- i ksylofagów, współczynnik zmienności średniej biomasy rośliny oraz stosunek gatunków określanych mianem r-strategów do K-strategów w zespołach ptaków.

Wśród parametrów, które osiągnęły najwyższą wartość w pośrednich stadiach sukcesji, znalazły się (ryc. 18): biomasa ptaków, biomasa ryjkowców, produkcja ptaków, rotacja biomasy liści, zagęszczenie ryjkowców oraz spasanie liści drzew.

Do ostatniej grupy parametrów, które osiągnęły najniższą wartość w pośrednich stadiach sukcesji, zaliczono (ryc. 18): rotację biomasy ptaków, liczbę gatunków kambio-ksylofagów, różnorodność gatunków i strukturę dominacji roślin warstwy zielnej, różnorodność gatunków i strukturę dominacji ryjkowców, współczynnik zmienności średnich rozmiarów ciała osobnika w zespołach ryjkowców oraz udział K-strategów w grupie gatunków roślin warstwy zielnej.

Jeśli przyjrzymy się dokładnie tym charakterystykom, które wartość ekstremalną uzyskały w pośrednich stadiach w trakcie przebiegu sukcesji, wówczas stwierdzimy, że zdecydowana większość z nich osiągnęła ekstremum w 15. roku sukcesji. Należy zatem przypuszczać, że ten moment procesu stanowi istotny punkt zwrotny w przebiegu sukcesji. Jak wykazały H a l a s t r a (rkps) i N o w a k (rkps), a co potwierdzono w niniejszej pracy, w przedziale czasowym 10—15 lat sukcesji następuje zwarcie koron młodych drzew, co wywołuje gwałtowne zmiany składu gatunkowego roślinności warstwy zielnej. Okazuje się, że moment, w którym drzewa zdominowały fitocenozę, jest w przebiegu sukcesji makrosystemu nie mniej istotny od momentu rozpoczęcia czy zakończenia procesu. W każdej bowiem z badanych grup organizmów stwierdzono w 15-

-letnim młodniku odwrócenie dotychczasowego trendu przebiegu w przypadku jednego lub kilku parametrów (por. Starzyk, Witkowski rkps, Witkowski, Mazur rkps).

Intensywność zmian poszczególnych parametrów

Intensywność zmian w przebiegu poszczególnych parametrów mierzono za pomocą współczynnika zmienności średniej wartości parametru dla całego przebiegu sukcesji (tab. I).

Do parametrów zmieniających się w toku sukcesji najbardziej intensywnie ($CV > 100$) należało spasanie drewna i biomasa drewna. Intensywnym zmianom ($100 \geq CV > 60$) podlegało w toku sukcesji spasanie liści drzew, zagęszczenie larw kambio- i ksylofagów, zagęszczenie ptaków, średnia biomasa ptaka, a także frakcja biomasy terofitów wśród roślin warstwy zielonej oraz zagęszczenie i biomasa ryjkowców.

Niewielkim zmianom ($30 \geq CV > 10$) podlegały następujące parametry: struktura dominacji roślin dwuliściennych warstwy zielonej, liczba gatunków ryjkowców, stosunek liczby gatunków roślin dwuliściennych do liczby gatunków ryjkowców, różnorodność gatunków, średnie rozmiary ciała oraz współczynnik zmienności średnich rozmiarów ciała kambio- i ksylofagów.

Zmiany bardzo nieznaczne ($CV \leq 10$) obserwowano w przypadku przebiegu średniej wysokości rośliny warstwy zielonej, współczynnika zmienności średniej wysokości rośliny warstwy zielonej, rotacji biomasy ptaków oraz wskaźnika struktury dominacji kambio- i ksylofagów (tab. I).

B. Korelacje między różnymi parametrami w obrębie poszczególnych grup organizmów

Na wstępie należy podkreślić, iż ocena korelacji między charakterystykami w obrębie jednej grupy organizmów jest obarczona poważnymi zastrzeżeniami metodycznymi. Nie powinno się bowiem obliczać korelacji między zmiennymi, z których jedna jest funkcją drugiej. Istotność takich związków jest bowiem nieporównywalna z istotnością relacji zachodzących między zmiennymi niezależnymi. W niniejszej pracy oceniono relacje między wszystkimi wyrażanymi ilościowo charakterystykami w obrębie badanych grup organizmów, mimo iż autor zdawał sobie sprawę z powyższych zastrzeżeń. Krok ten podyktowany został niejasną, a nawet sprzeczną interpretacją modelu tabelarycznego Oduma (1969). Odum (l.c.) i Margalef (1968) pisząc, iż dwie charakterystyki biocenozy w toku sukcesji wzrastają, nie wyjaśniają, czy charakterystyki te są skorelowane dodatnio. Wielu natomiast interpretatorów modelu sukcesji (Drury, Nisbet 1973, Loucks 1970, Peters 1976 i Whittaker 1975) twierdzi, iż model implikuje korelacje między

Srednia pierśnica drzewa Mean diameter of tree (MBS _d)				X	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Współczynnik zmienności średniej pierśnicy Coefficient of variation of mean diameter (CV _d)				X	0,8848 N=5 p<0,05	0,9905 N=5 p<0,01	N.S.	N.S.
Biomasa liści Biomass of leaves (B _l)					X	0,9604 N=7 p<0,01	N.S.	N.S.
Produkcja liści Production of leaves (P _l)						X	N.S.	N.S.
Rotacja biomasy liści Turnover of wood biomass (P/B _l)							X	0,8229 N=7 p<0,05

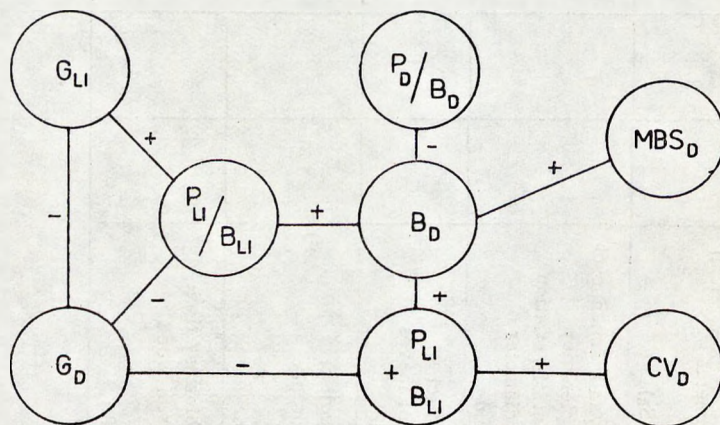
charakterystykami. Jak już wspomniano, niejednoznaczna interpretacja modelu O d u m a (l.c.) skłoniła autora niniejszego opracowania do obliczenia korelacji między wszystkimi charakterystykami, mimo iż część korelatów to zmienne zależne. Istnieje również i inny powód, dla którego obliczono korelacje między zmiennymi zależnymi. Wiemy, iż różnorodność gatunków jest funkcją ich liczby i struktury dominacji. Obliczanie korelacji pozwala ocenić, która z dwu charakterystyk przyczynowych ma większy wpływ na wartość różnorodności gatunków (W i t k o w s k i 1978a).

1. Drzewostan

Wśród 45 obliczonych relacji 13 korelacji jest istotne statystycznie (tab. II, ryc. 14). Stwierdzono, że biomasa drewna jest ujemnie skorelowana z rotacją biomasy drewna oraz dodatnio skorelowana ze średnią pierśnicą drzewa. Biomasa drzewostanu jest natomiast dodatnio skorelowana z produkcją, biomasą oraz rotacją biomasy liści drzew.

Produkcja i biomasa liści drzew są wzajemnie silnie skorelowane dodatnio, dlatego też ich związki z innymi parametrami są niemal identyczne. Obie charakterystyki są ujemnie skorelowane ze spasaniem drewna oraz dodatnio ze współczynnikiem zmienności średniej pierśnicy drzewa. Ta ostatnia korelacja wskazuje na związek przyczynowy między produkcją liści a zróżnicowaniem pionowym drzewostanu. Porównanie siły dwu korelacji między biomasą drzewostanu a produkcją liści drzew oraz między współczynnikiem zmienności średniej pierśnicy drzewa a produkcją liści sugeruje, że produkcja liści bardziej zależy od biomasy drzewostanu aniżeli od zróżnicowania pionowego drzewostanu.

Spasanie drewna jest ujemnie skorelowane ze spasaniem liści drzew. Korelacja ta wskazuje na zastępowanie się w toku sukcesji grup troficznych żywiących się drewnem i liśćmi drzew.



Ryc. 14. Schemat korelacji charakterystyk drzewostanu

Fig. 14. Correlation diagram of tree stand characteristics

TABELA III

Tablica korelacji charakterystyk roślin warstwy zielnej w toku sukcesji
Correlation table of characteristics of the herb stratum vegetation in the course of succession
N = 7

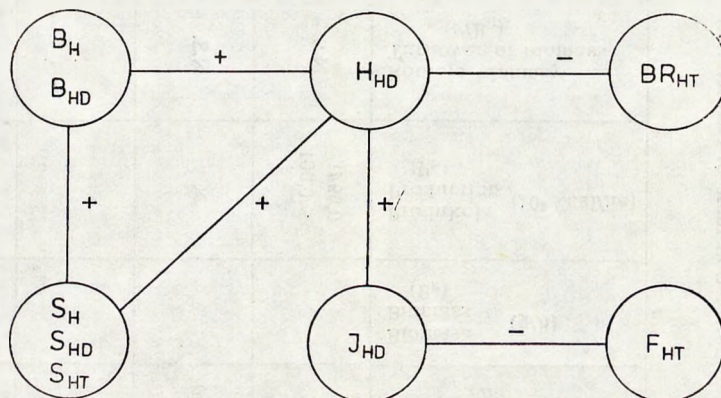
	Biomasa roślin zielnych Biomass of herb plants (B_h) (g/m^2)	Biomasa dwuliściennych Biomass of dicotyledones (B_{hd}) (g/m^2)	Biomasa terofitów Biomass of therophytic species (B_{ht}) (g/m^2)	Frakcja biomasy terofitów Percent of therophytic species (F_{ht}) (%)	Spasanie liści roślin zielnych Grazing of leaves of herb plants (G_h) (%)	Liczba gatunków Number of species (S_h)	Liczba gatunków dwuliściennych Number of dicotyledone species (S_{hd})	Liczba gatunków terofitów Number of therophytic species (S_{ht})	Różnorodność gatunkowa dwuliściennych Species diversity of dicotyledones (H'_{hd})	Struktura dominacji dwuliściennych Evenness of dicotyledones (J'_{hd})	Średnia wysokość rośliny Mean height of plant (MBS_h) (cm)	Współczynnik zmienności średniej wysokości rośliny Coefficient of variation of mean height of plant (CV_h)	Stosunek liczby gatunków owadopylnych do wiatropylanych Number of insect pollinated sp. versus no of wind pollinated sp. (BR_h)
Biomasa roślin zielnych Biomass of herb plants (B_h) (g/m^2)	×	0,9425 $p < 0,01$	N.S.	N.S.	N.S.	0,9113 $p < 0,01$	0,9070 $p < 0,01$	0,8462 $p < 0,05$	0,8808 $p < 0,1$	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasa dwuliściennych Biomass of dicotyledones (B_{hd}) (g/m^2)		×	N.S.			0,9143 $p < 0,01$	0,9226 $p < 0,01$	0,9517 $p < 0,001$	0,7961 $p < 0,05$	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Biomasa terofitów Biomass of therophytic species (B_{ht}) (g/m^2)			×	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Frakcja biomasy terofitów Percent of therophytic species (F_{ht}) (%)				×	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	-0,8669 $p < 0,02$	N.S.	N.S.	N.S.
Spasanie liści roślin zielnych Grazing of leaves of herb plants (G_h) (%)					×	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Liczba gatunków Number of species (S_h)						×	0,9966 $p < 0,001$	0,9102 $p < 0,01$	0,8835 $p < 0,01$	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Liczba gatunków dwuliściennych Number of dicotyledone species (S_{hd})							×	0,9237 $p < 0,01$	0,8069 $p < 0,05$	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Liczba gatunków terofitów Number of therophytic species (S_{ht})								×	0,8339 $p < 0,02$	N.S.	N.S.	N.S.	-0,7824 $p < 0,05$
Różnorodność gatunkowa dwuliściennych Species diversity of dicotyledones (H'_{hd})									×	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Struktura dominacji dwuliściennych Evenness of dicotyledones (J'_{hd})										×	N.S.	N.S.	N.S.
Średnia wysokość rośliny Mean height of plants (MBS_h) (cm)											×	N.S.	N.S.
Współczynnik zmienności średniej wysokości rośliny Coefficient of variation of mean height of plant (CV_h)												×	N.S.

Dalsze stwierdzone korelacje dotyczą dodatniej relacji między rotacją biomasy liści drzew a spasaniem liści oraz ujemnej relacji między rotacją biomasy a spasaniem drewna.

2. Rośliny warstwy zielonej

Wśród 78 obliczonych relacji charakteryzujących rośliny warstwy zielonej stwierdzono 17 relacji istotnych statystycznie (tab. III, ryc. 15). Biomasa wszystkich roślin zielonych i biomasa roślin dwuliściennych są wzajemnie silnie dodatnio skorelowane. Obie te charakterystyki są skorelowane z charakterystykami strukturalnymi badanej warstwy roślin — liczbą gatunków wszystkich roślin zielonych, liczbą gatunków roślin dwuliściennych, liczbą gatunków terofitów, a także z różnorodnością gatunków roślin dwuliściennych. Wśród charakterystyk strukturalnych liczba gatunków wszystkich roślin zielonych, liczba gatunków dwuliściennych, liczba gatunków terofitów oraz różnorodność gatunków są wzajemnie dodatnio skorelowane. Jednakże ze wskaźnikiem struktury dominacji koreluje dodatnio jedynie wskaźnik różnorodności.

Interesujące jest stwierdzenie ujemnie skorelowanej różnorodności gatunków roślin ze stosunkiem roślin owadopylnych do wiatropylnych. Zgodnie z przedstawionymi wcześniej interpretacjami, korelacja ta wskazuje, że stopień zaawansowania związków biocenotycznych w warstwie roślin zielonych (stosunek owadopylnych do wiatropylnych) jest największy wówczas, gdy różnorodność gatunków roślin w tej warstwie jest najmniejsza.



Ryc. 15. Schemat korelacji charakterystyk roślinności warstwy zielonej

Fig. 15. Correlation diagram of herb layer plant characteristics

Ostatnio stwierdzoną korelacją w tej grupie gatunków jest ujemna relacja między wskaźnikiem struktury dominacji a udziałem terofitów w biomacie badanej warstwy roślin. Jeżeli zgodnie z interpretacją wcześniejszą przyjmujemy, że terofity stanowią typowe r-strategi w porówna-

TABELA IV

Tablica korelacji charakterystyk zespołów ptaków w toku sukcesji
 Correlation table of characteristics of bird communities in the course of succession
 N = 16

	Biomasa (g/ha) (B _a)	Biomasa (g/b) (B _b)	Produkcja (10 ⁸ kcal/ha) (P _a)	Rotacja biomasy (P/B _a)	Wydajność produkcji (P/A)	Zagęszczenie par Density of pairs (D _a)	Liczba gatunków (S _a)	Różnorodność gatu- nkowa Species diversity (H _a)	Struktura domnacji Evenness of birds (J _a)	Srednia wielkość osobnika (kcal/indiv) (MBS _a)
Biomasa (g/ha) (B _a)	X		0,9941 p < 0,001	N.S.	N.S.	0,6534 p < 0,01	0,6281 p < 0,01	N.S.	N.S.	N.S.
Produkcja (10 ⁸ kcal/ha) (P _a)		X		N.S.	N.S.	0,6111 p < 0,02	0,6472 p < 0,01	N.S.	N.S.	N.S.
Rotacja biomasy (P/B _a)			X		0,6226 p < 0,02	-0,5240 p > 0,05	N.S.	-0,5249 p < 0,05	-0,5645 p < 0,05	+0,5360 p > 0,05
Wydajność produkcji (P/A)					X	-0,8746 p < 0,001	-0,7756 p < 0,001	-0,9678 p < 0,001	-0,9837 p < 0,001	0,9456 p > 0,001

Zagęszczenie par Density of (1. par/10 ha) pairs (D_b)									0,9221 $p < 0,001$	0,9422 $p < 0,001$	0,8563 $p < 0,001$	-0,8022 $p < 0,001$
Liczba gatunków Number of species (S_b)								X		0,8855 $p < 0,001$	0,7354 $p < 0,001$	-0,7564 $p < 0,001$
Różnorodność gatunków Species diversity (H'_b)										X	0,9609 $p < 0,001$	-0,8900 $p < 0,001$
Struktura dominacji Evenness of birds (J'_b)											X	-0,8985 $p < 0,001$

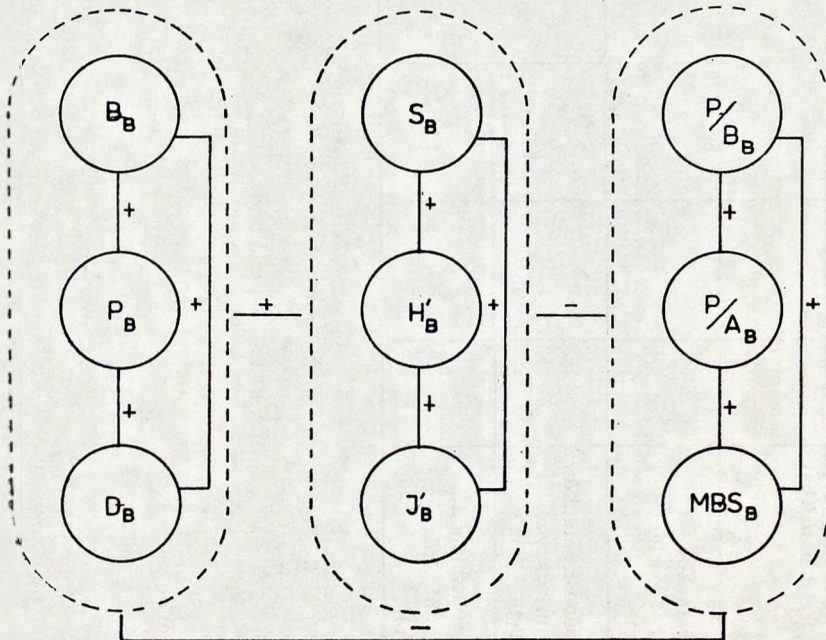
niu z bylinami stanowiącymi większość gatunków warstwy zielnej, wówczas ujemna korelacja między strukturą dominacji gatunków a udziałem r-strategów w biomacie roślin jest zgodna z teoretycznymi uogólnieniami r-K strategii selekcyjnej gatunków (MacArthur, Wilson 1967, Pianka 1970).

3. Ptaki

W zespołach ptaków na 36 badanych relacji stwierdzono 25 relacji istotnych statystycznie. Badane parametry tworzą trzy wyodrębnione grupy korelatów (tab. IV, ryc. 16). Proste charakterystyki energetyczne — biomasa, produkcja oraz zagęszczenie osobników — tworzą pierwszą grupę. Są one wzajemnie dodatnio skorelowane, przy czym najsilniejszym związkiem w grupie jest korelacja między biomasa a produkcją.

Grupę drugą tworzą trzy parametry strukturalne — liczba gatunków, różnorodność gatunków oraz wskaźnik struktury dominacji. Również i w tej grupie wszystkie korelacje są dodatnie, natomiast najsilniejsza zależność zachodzi między różnorodnością gatunków a wskaźnikiem struktury dominacji.

Grupę trzecią stanowią dwie złożone charakterystyki energetyczne — rotacja biomasy i wydajność produkcji oraz średnia biomasa osobnika. Wszystkie związki w tej grupie są dodatnie, przy czym najsilniej skore-



Ryc. 16. Schemat korelacji charakterystyk zespołów ptaków

Fig. 16. Correlation diagram of bird communities characteristics

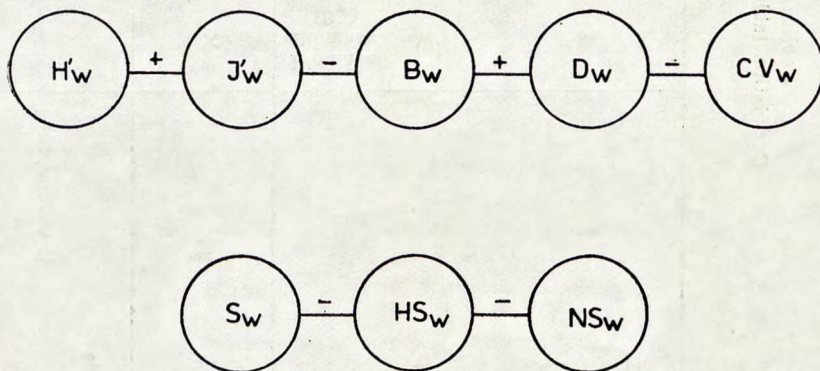
lowane są wydajność produkcji i biomasa osobnika. Pierwsza grupa korelatów (biomasa, produkcja i zagęszczenie ptaków) jest dodatnio skorelowana z charakterystykami strukturalnymi (liczbą gatunków, różnorodnością gatunków oraz wskaźnikiem struktury dominacji). Biomasa i produkcja są skorelowane dodatnio jedynie z liczbą gatunków ptaków, natomiast trzeci korelat grupy pierwszej — zagęszczenie osobników — koreluje silnie dodatnio z liczbą gatunków, ich różnorodnością i wskaźnikiem struktury dominacji w zespołach ptaków.

Korelaty grupy trzeciej (rotacja biomasy, wydajność produkcji i średnia biomasa osobnika) korelują ujemnie tylko z jednym parametrem grupy pierwszej — zagęszczeniem osobników. Relacje między korelatami grupy drugiej i grupy trzeciej są również ujemne. Liczba gatunków skorelowana jest z wydajnością produkcji i średnią biomasą osobnika, natomiast różnorodność gatunków i wskaźnik struktury dominacji korelują ujemnie z wszystkimi trzema charakterystykami grupy trzeciej — rotacją biomasy, wydajnością produkcji i średnią biomasą osobnika.

4. Ryjkowce

W zespołach ryjkowców na 36 badanych relacji stwierdzono 6 korelacji istotnych statystycznie (tab. V, ryc. 17). Biomasa ryjkowców skorelowana jest dodatnio z liczbą osobników oraz ujemnie ze wskaźnikiem struktury dominacji. Warto podkreślić, że ta ostatnia korelacja jest jedynym istotnym związkiem między parametrem energetycznym a strukturalnym w zespołach ryjkowców. Wskaźnik struktury dominacji ryjkowców koreluje ponadto dodatnio z różnorodnością gatunków.

Stwierdzono również ujemną korelację między liczbą osobników a współczynnikiem zmienności średniej biomasy osobnika, natomiast frakcja biomasy przypadająca na te gatunki, których larwy żerują na podziemnych organach roślin jest ujemnie skorelowana z liczbą gatunków



Ryc. 17. Schemat korelacji charakterystyk zespołów ryjkowców

Fig. 17. Correlation diagram of weevil communities characteristics

TABELA V

Tablica korelacji charakterystyk zespołów ryjkowców w toku sukcesji
 Correlation table of characteristics of weevil communities in the course of succession
 N = 7

Biomasa Biomass (B_w)	(g)	X	Zagęszczenie osobników Density of individuals (D_w)	X	0,8842 $p < 0,01$	Liczba gatunków Numbers of species (S_w)	Różnorodność gatunkowa Species diversity (H_w)	Struktura dominacji Evenness of weevils (J_w)	Fracja biomasy gat. Percent of biomass of species eating of underground organs of herb plants (H_{S_w})	Stosunek liczby gatunków roślin dwuliściennych war- stwy zielnej do liczby gat. ryjkowców. Number of herb dicotyledone sp. versus number of weevils species (N_{S_w})	Średnie rozmiary ciała (mg) Mean body size (MBS_w)	Wsółczynniki zmienności średnich rozmiarów ciała Coefficient of variation of mean body size (CV_w)
Zagęszczenie osobników Density of individuals (D_w)	(l. osobn./próbę)	X	Zagęszczenie osobników Density of individuals (D_w)	X	0,8842 $p < 0,01$	Liczba gatunków Numbers of species (S_w)	Różnorodność gatunkowa Species diversity (H_w)	Struktura dominacji Evenness of weevils (J_w)	Fracja biomasy gat. Percent of biomass of species eating of underground organs of herb plants (H_{S_w})	Stosunek liczby gatunków roślin dwuliściennych war- stwy zielnej do liczby gat. ryjkowców. Number of herb dicotyledone sp. versus number of weevils species (N_{S_w})	Średnie rozmiary ciała (mg) Mean body size (MBS_w)	Wsółczynniki zmienności średnich rozmiarów ciała Coefficient of variation of mean body size (CV_w)

ryjkowców oraz stosunkiem liczby gatunków roślin żywicielskich do liczby gatunków ryjkowców. Ponieważ dwie ostatnie korelacje odwracają właściwe zależności, trzeba je omówić szerzej. Korelacja pierwsza oznacza, że im mniej gatunków w zespole ryjkowców, tym bardziej zespół staje się jednowarstwowy (larwy niemal wszystkich gatunków żerują na korzeniach). Druga korelacja mówi, że zmniejszenie się warstwowości zespołu, czyli wzrost udziału tych gatunków, które żerują na korzeniach, jest związane ze zmniejszeniem się liczby gatunków roślin żywicielskich przypadających na jeden gatunek ryjkowca.

5. Kambio-ksylofagi

W tej grupie organizmów na 15 badanych relacji stwierdzono jedynie dwie korelacje istotne statystycznie (tab. VI). Pierwsza z nich to dodatnia relacja między liczbą gatunków a ich różnorodnością, druga natomiast dotyczy dodatniej zależności między wskaźnikiem struktury dominacji tych owadów a współczynnikiem zmienności średnich rozmiarów ciała osobnika. Ta ostatnia relacja sugeruje, że wśród gatunków owadów żerujących na tym samym materiale odżywczym (drewno) zachodzi następujący związek: im bardziej poszczególne osobniki są zróżnicowane pod względem rozmiarów ciała, tym bardziej równomierny jest rozkład osobników między gatunkami w zespole.

6. Podsumowanie

Podejmowanie jakichkolwiek uogólnień na podstawie przedstawionych tu korelacji jest bardzo utrudnione z dwu powodów. Po pierwsze, korelacje istotne statystycznie oparte są w poszczególnych grupach organizmów na niejednakowej liczbie obserwacji (od 4 do 16 par parametrów). Po drugie, ze względu na niewielką liczbę par obserwacji (ryc. 13) nawet korelacje silnie dodatnie ($r > 0,6$) muszą być uznane za nieistotne. Mimo to pokrywające się z sobą lub rozbieżne korelacje między tymi samymi parametrami w różnych grupach organizmów pozwalają na pewne uogólnienia.

Stwierdzono, że jeżeli proste charakterystyki energetyczne (biomasa, produkcja, zagęszczenie zwierząt) we wszystkich badanych grupach organizmów są wzajemnie skorelowane, to wówczas korelacja ta jest dodatnia. Wśród parametrów charakteryzujących energetykę drzewostanu biomasa drzewostanu skorelowana jest dodatnio z biomasą i produkcją liści drzew; biomasa liści z ich produkcją. W zespołach ptaków biomasa, produkcja i zagęszczenie osobników tworzą jedną grupę dodatnich korelatów (tab. IV). Podobnie skorelowane są dodatnio biomasa i liczba osobników w zespołach ryjkowców (tab. V).

Proste charakterystyki energetyczne (biomasa, zagęszczenie i produkcja) są skorelowane ujemnie ze złożonymi wskaźnikami energetycz-

TABELA VI

Tablica korelacji charakterystyk zespołów kambio- i ksylofagów w toku sukcesji
Correlation table of characteristics of cambio- and xylophagous insects in the course of succession

	Zagęszczenie larw (liczba osobn./ha) (D_k)	Liczba gatunków Number of species (S_k)	Różnorodność gatunkowa Species diversity (H'_k)	Struktura dominacji Evenness of cambio-xylophagous species (J'_k)	Srednia wielkość ciała Mean body size (MBS_k) (mm)	Współczynnik zmienności średniej wielkości ciała Coefficient of variation of mean body size (CV_k)
Zagęszczenie larw (liczba osobn./ha) Density of larvae (D_k)	×	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.	N.S.
Liczba gatunków Number of species (S_k)		×	0,9661 N=6 p<0,01	N.S.	N.S.	N.S.
Różnorodność gatunkowa Species diversity (H'_k)			×	N.S.	N.S.	N.S.
Struktura dominacji Evenness of cambio-xylophagous species (J'_k)				×	N.S.	0,8293 N=6 p<0,05
Srednia wielkość ciała Mean body size (MBS_k)					×	N.S.

nymi — rotacją biomasy czy wydajnością produkcji. Biomasa drewna jest ujemnie skorelowana z rotacją biomasy drewna (tab. II). Także zagęszczenie ptaków jest ujemnie skorelowane z rotacją biomasy ptaków oraz z wydajnością produkcji w zespołach awifauny (tab. IV). Jedynie produkcja i biomasa liści drzew są skorelowane dodatnio z rotacją biomasy liści (tab. II).

Spasanie materii roślinnej koreluje z różnymi charakterystykami

i relacji tych nie da się jednoznacznie uogólnić (tab. II i IV). Warto jednak podkreślić istnienie ujemnej korelacji między spasaniami drewna a spasaniami liści drzew (tab. II). Korelacja ta wskazuje na istnienie w biocenozie lub drzewostanie mechanizmów regulacyjnych.

Relacje między charakterystykami strukturalnymi, liczbą gatunków, różnorodnością gatunków i wskaźnikiem struktury dominacji są wyłącznie dodatnie. Niemniej jednak różnorodność gatunków jako matematyczna funkcja dwu pozostałych parametrów w grupie gatunków roślin warstwy zielnej (tab. III) oraz zespołach owadów kambio-ksylofagów (tab. VI) zależy bardziej od liczby gatunków, natomiast w zespołach ptaków (tab. IV) i ryjkowców (tab. V) wskaźnik ten jest silniej skorelowany ze wskaźnikiem struktury dominacji.

Jeżeli zestawimy wszystkie istotne korelacje między prostymi charakterystykami energetycznymi (biomasa, produkcja, zagęszczenie) a charakterystykami strukturalnymi (liczba gatunków, różnorodność gatunkowa i struktura dominacji), stwierdzimy, że grupy te są skorelowane w zespołach ptaków dodatnio (tab. III), natomiast w zespołach ryjkowców została zauważona ujemna korelacja między tymi grupami charakterystyk (tab. V).

Średnie rozmiary ciała osobnika oraz współczynnik zmienności średnich rozmiarów ciała korelują z bardzo różnymi charakterystykami w poszczególnych grupach organizmów i dlatego trudno uogólnić ich związki z innymi grupami charakterystyk (tab. II—VI).

C. Korelacje między analogicznymi charakterystykami w różnych grupach organizmów

Na 55 badanych relacji stwierdzono jedynie 5 korelacji istotnych statystycznie (tab. VII). Biomasa liści drzew jest ujemnie skorelowana z biomasa roślinności warstwy zielnej. Podobnie ujemną korelację stwierdzono między produkcją liści drzew a produkcją masy roślinnej w warstwie zielnej. Produkcja roślin warstwy zielnej jest ponadto ujemnie skorelowana z produkcją biomasy ptaków. Ostatnie dwie stwierdzone relacje to silne dodatnie zależności między liczbą gatunków i strukturą dominacji roślinności warstwy zielnej z jednej strony a analogicznymi parametrami w grupie ryjkowców z drugiej strony.

Ogólny wniosek wynikający z badań korelacji między analogicznymi charakterystykami w różnych grupach gatunków przedstawia się następująco: liczba tych korelacji jest niewielka. Korelacje istotne stanowią mniej niż 10% wszystkich badanych relacji. W obrębie badanych grup organizmów poszczególne charakterystyki skorelowane były znacznie silniej, bowiem na ogólną liczbę 210 relacji — 63, czyli 30%, były istotne statystycznie.

Dwie korelacje — ujemna relacja między biomasa roślin warstwy zielnej i biomasa liści drzew oraz analogiczna relacja między produkcją tych

TABELA VII

Korelacje między analogicznymi charakterystykami z różnych grup organizmów
Correlations among analogous characteristics from different group of organisms

	Produkcja liści drzew Tree leaf production	Produkcja roślin warstwy zielonej Herb layer plant production	Biomasa liści drzew Tree leaf biomass	Liczba gatunków roślin warstwy zielonej Number of species of herb layer plants	Struktura dominacji roślin warstwy zielonej Relative abundance of herb layer plants
Produkcja roślin warstwy zielonej Herb layer plant production	N=7 r = -0,9554 p<0,001	X	X	X	X
Produkcja ptaków Bird production	X	N=5 r = -0,8742 p<0,05	X	X	X
Biomasa roślin warstwy zielonej Herb layer plant biomass	X	X	N=7 r = -0,8561 p<0,002		
Liczba gatunków ryjkowców Number of species of weevils	X	X	X	N=7 r = 0,9382 p<0,01	X
Struktura dominacji ryjkowców Relative abundance of weevils	X	X	X	X	N=7 r = 0,9120 p<0,01

samych grup organizmów — wskazują na mechanizm regulacyjny działający na poziomie ekosystemu. Aparat asymilacyjny warstwy zielnej zostaje w toku sukcesji zastępowany przez aparat asymilacyjny drzew, przy czym na podstawie tabeli I należy sądzić, iż ogólna biomasa zielonych części roślin w toku badanej sukcesji nie ulega zmianie lub zmienia się nieznacznie.

IV. Koncepcja sukcesji Margalefa i Oduma i jej krytyka

1. Założenia koncepcji

W latach sześćdziesiątych kierunek zainteresowań badaczy sukcesji uległ istotnej zmianie. Przeważające dotąd rozważania nad procesem wymiany gatunków i opis tego procesu w rozmaitych typach biocenoz (Rajski 1965) oraz związane z tym koncepcje klasyfikacyjne zjawiska sukcesji (por. Knapp 1974) ustąpiły miejsca badaniom zmian struktury i funkcjonowania makrosystemów zachodzących na tle zmian ich składu gatunkowego (MacArthur, Connell 1966, Odum i in. 1960, Pielou 1966, Smith 1966, Whittaker 1965, Whittaker, Woodwell 1969). Warto podkreślić, że badania te zapoczątkowano znacznie wcześniej. Między innymi Polak, J. Paczowski, stworzył wraz z grupą badaczy rosyjskich model zmian strukturalnych i funkcjonowania fitocenoz w toku sukcesji (Sukačev 1928). Jednakże te niezwykle interesujące i nowatorskie na ówczesną koncepcje nie były dalej rozwijane i uległy zapomnieniu (Sławiński 1950). Jedynie w leśnictwie oryginalny dorobek Paczowskiego (1928, 1930, 1951) jest nadal cytowany (por. Czarnowski 1978, Obmiński 1977, Włoczewski 1968). W piśmiennictwie ekologicznym powoływanie się na dorobek tego uczonego zdarza się jedynie sporadycznie (Rabotnov 1974).

Efektom zmiany zainteresowań badawczych jest powstanie drugiej po organizmalnej teorii Clementsa (1916) unifikującej koncepcji sukcesji. Koncepcję tę sformułował po raz pierwszy Margalef (1968), natomiast Odum (1969) zręcznie ją uogólnił i usystematyzował w formie tabelarycznej. Koncepcja ta dotyczy wyłącznie sukcesji pierwotnych i wtórnych o charakterze autogenicznym.

Margalef (l.c.) w swoich rozważaniach oparł się na uogólnieniach cybernetyki, a w szczególności na teorii informacji. Ekosystem oraz jego składowe, zespoły organizmów i populacje można przedstawić jako kanały informacyjne przekazujące w przyszłość informację zawartą w genomie osobników oraz strukturze ekosystemu (Margalef 1961). Kanały te działają najbardziej wydajnie w stabilnym środowisku. W miarę wzrostu zmienności środowiska informacja przekazywana przez „kanał” ulega zakłóceniom. W przełożeniu na język ekologii zakłócenia oznacza-

ją wysoką przypadkową śmiertelność osobników. Aby zakłócenia nie uniemożliwiały poprawnego odczytania informacji, zostaje ona powtórzona. Oznacza to, że w populacjach żyjących w silnie losowo zmieniającym się środowisku wzrasta znacznie rozrodzność jako rekompensata dużych losowo strat. Zakłócenia losowe, określane mianem szumu informacyjnego, prowadzą do wzrostu chaosu, czyli entropii kanału informacyjnego. Margalef (1968) twierdzi, że entropia w ekosystemie jest proporcjonalna do ilości energii przepływającej przez system w jednostce czasu. Stąd ilość energii przepływającej przez jednostkę biomasy ekosystemu (E/B) wskazuje na poziom organizacji tego systemu jako kanału informacyjnego.

Sukcesja jest procesem samoorganizacji systemu ekologicznego. Proces ten polega na zastępowaniu elementów mało wydajnych o znacznym poziomie entropii (wysokie P/B) przez elementy o coraz większym poziomie wydajności (coraz niższy stosunek P/B). Równocześnie w miarę postępu procesu sukcesji w ekosystemie wzrasta ilość zakumulowanej informacji. Ekosystem po prostu „uczy się” zmienności środowiska. Proces uczenia się polega według Margalefa (l.c.) na wzbogacaniu liczby elementów. Jak bowiem wynika z praw cybernetyki, układ cybernetyczny o większej liczbie elementów jest bardziej odporny na nieprzewidywane zaburzenia zewnętrzne.

Oдум (1969) przedstawił zjawisko sukcesji w postaci bardziej „ekologicznej”. Rozwój ekosystemu jest procesem uporządkowanym i ukierunkowanym, a zatem możliwym do przewidzenia. Przyczyną sukcesji autogenicznej jest działalność organizmów żywych, choć czynniki środowiska mogą określać kierunek, tempo i moment zakończenia procesu. Efektem sukcesji jest utworzenie biocenozy klimaksowej, czyli takiego zestawu gatunków, który jest w stanie równowagi ze środowiskiem abiotycznym, a zarazem jest układem najbardziej stabilnym w danych warunkach środowiska.

Obaj autorzy teorii sukcesji podkreślają, że „strategia” procesu sukcesji jest taka sama jak strategia ewolucji. Margalef (l.c.) uważa, że „celem” tej strategii jest stały wzrost ilości informacji w rozwijającym się systemie przy minimalizacji kosztów utrzymania tej informacji, natomiast Oдум (l.c.) sugeruje, że ekosystem w toku sukcesji dąży do wzrostu homeostazy, czyli możliwie największej kontroli przez biocenozę czynników abiotycznych ekosystemu.

2. Tabelaryczny model sukcesji ekosystemu

Najważniejszą część koncepcji Margalefa (1968) i Odu (1969), czyli hipotetyczne przewidywania zmian zachodzących w strukturze i funkcjonowaniu ekosystemu w toku sukcesji, przedstawiono w tabeli VIII. Tabelę uzupełniono o tezy Margalefa (l.c.) nie ujęte dotąd w formie tabelarycznej.

TABELA VIII

Tendencje zmian charakterystyki ekosystemu i gatunków w toku sukcesji autogenicznej według Margalefa (1968) i Oduma (1969)

Trends to be expected in ecosystem and species characteristic in the course of succession

Lp.	Nazwa charakterystyki Name of characteristic	O d u m (1969)		M a r g a l e f (1968)	
		stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage	stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage
Energetyka zespołu — Community energetics					
1.	Biomasa Biomass (B)	—	—	mała low	duża high
2.	Produkcja pierwotna Primary production (P)	—	—	mała low	duża high
3.	Produkcja brutto (respiracja) Gross production (community respira- tion) (P/R)	różna od 1 greater or less than 1	zbliżona do 1 approaches 1	—	—
4.	Rotacja biomasy Biomass turnover (P/B)	wysoki high	niski low	wysoki high	niski low
5.	Zakumulowana bio- masa/jednostkowy przepływ energii Biomass supported/ /unit energy flow (B/E)	niski low	wysoki high	niski low	wysoki high
6.	Produkcja pierwotna netto (plon) Nett community production (yield)	wysoka high	niska low	—	—
7.	Łańcuchy pokarmowe Food chains	spasanie li- nearne Linear grazing	sieciowe de- tritus weblike detritus	krótkie short	długie long
8.	Wydatność produkcji Production efficiency (P/A)	ilościowa quantity	jakościowa quality	mała low	duża high

cd. tab. VIII

Lp.	Nazwa charakterystyki Name of characteristic	Odum (1969)		Margalef (1968)	
		stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage	stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage
9.	Całkowita materia organiczna Total organic matter	mało small	dużo large	—	—
10.	Materia organiczna nieczynna lub martwa Inactive or dead organic matter	—	—	mało low	dużo high
11.	Mineralne składniki pokarmowe Inorganic nutrients	Ekstrabiotyczne extrabiotic	intrabiotyczne intrabiotic	—	—
Struktura zespołu — Community structure					
12.	Liczba gatunków Number of species	—	—	mała low	duża high
13.	Różnorodność gatunków Species diversity	mała low	duża high	mała low	duża high
14.	Struktura dominacji Equitability	mała low	duża high	—	—
15.	Różnorodność biochemiczna Biochemical diversity	mała low	duża high	mała low	duża high
16.	Liczba nisz ekologicznych Number of niches	—	—	mała low	duża high
17.	Warstwowość i heterogeniczność przestrzenna Stratification and spatial heterogeneity	słabo zorganizowana poorly organized	dobrze zorganizowana well organized	liczba struktur przestrzennych mała low number of spatial structures	liczba struktur przestrzennych duża high number of spatial structures
Homeostaza ekosystemu — Overall homeostasis					
18.	Współżycie między komponentami Internal symbiosis	nie rozwinięte undeveloped	rozwinięte developed	—	—

cd. tab. VIII

Lp.	Nazwa charakterystyki Name of characteristic	O d u m (1969)		M a r g a l e f (1968)	
		stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage	stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage
19.	Utrzymywanie i kontrola składników pokarmowych Nutrient conservation and control	słabe poor	dobrze good	część pożywienia nie zagospodarowana part of nutrients not utilized	wszystkie składniki pokarmowe kontrolowane i wykorzystane all nutrients utilized and controlled
20.	Stabilność i fluktuacje Stability and fluctuations	niska stabilność low stability	silna stabilność strong stability	fluktuacje silne egzogenne strong exogenic fluctuations	fluktuacje słabe egzogenne weak exogenic fluctuations
21.	Entropia Entropy	wysoka high	niska low	wysoka high	niska low
22.	Informacja Information	niska low	wysoka high	niska low	wysoka high
Krążenie składników pokarmowych — Nutrient cycling					
23.	Cykle mineralne Mineral cycles	otwarte open	zamknięte closed	—	—
24.	Tempo wymiany składników pokarmowych Nutrient exchange rate	szybkie rapid	wolne slow	—	—
25.	Rola detrytus Role of detritus	mało istotna unimportant	ważne important	—	—
Biologia i adaptacja gatunków — Biology and adaptation of species					
26.	Specjalizacja nisz Niche specialization	szeroka broad	wąska narrow	brak integracji gatunku z biocenozą, eurybionty weak integration of species in biocenosis, eurybiotic species	silna integracja gatunku z biocenozą, stenobionty strong integration of species in biocenosis, stenobiotic species

cd. tab. VIII

Lp.	Nazwa charakterystyki Name of characteristic	O d u m (1969)		M a r g a l e f (1968)	
		stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage	stadia inicjalne initial stage	stadia finalne final stage
27.	Wielkość organizmu Size of organism	małe small	duże large	małe small	duże large
28.	Długość życia i złożoność cykli Life longevity and complexity	krótkie proste short simple	długie złożone long complex	krótkie short	długie long
29.	Zdolność nasion do rozprzestrzeniania Dispersion ability	—	—	silna strong	słaba weak
30.	Liczba potomstwa i jego ochrona Number of offspring and its protection	produkcja ilościowa production quantitative	produkcja jakościowa production qualitative	duża, ochronna słaba high, protection weak	mała, ochronna silna small, protection strong
31.	Rodzaj strategii selekcyjnej Kind of selection strategy	selekcja typu „r” "r"-selection	selekcja typu „K” "K"-selection	dynamiczny typ selekcji dynamic selection	stabilizujący typ selekcji stabilizing selection

Autorzy teorii sukcesji podkreślają, iż przedstawione w tabeli tendencje zmian charakterystyk ekosystemu to tendencje najbardziej prawdopodobne. Znaczy to, iż tendencje te powinny występować w przeważającej większości procesów sukcesji lub w ramach jednego procesu obejmować będą największą liczbę gatunków. Warto również podkreślić, iż autorzy nie wypowiadają się na temat korelacji między poszczególnymi charakterystykami ekosystemu. M a r g a l e f (l.c.) jedynie sugeruje dodatnią korelację między biomasą a różnorodnością gatunków w biocenozie oraz między różnorodnością a stabilnością biocenozy.

3. Krytyka koncepcji sukcesji M a r g a l e f a i O d u m a

Nowa koncepcja sukcesji spotkała się z dużym zainteresowaniem ekologów. Jednak w miarę systematycznego zestawiania danych oraz w wyniku przemyśleń teoretyków, koncepcja poddana została surowej i wielokierunkowej krytyce. Zastrzeżenia i wątpliwości badaczy budziły następujące kwestie:

a) Niezgodność przebiegu badanych w różnych ekosystemach charakterystyk z teoretycznymi przewidywaniami modelu

Badania charakterystyk energetycznych w wielu ekosystemach na różnych grupach organizmów dowiodły, że zmiany biomasy, produkcji, rotacji biomasy czy też wydajności produkcji przebiegają odmiennie od przewidywań modelu (m.in. Głowaciński, Weiner 1977, Jankowska, Witkowski 1978, Odum 1969, Whittaker 1965, 1966). Podobną niezgodność przebiegu zmian charakterystyk z przewidywaniami modelu stwierdzono w przypadku charakterystyk strukturalnych: liczby gatunków, różnorodności gatunków i struktury dominacji (m.in. Foster 1975, Green 1972, Jankowska, Witkowski 1978, Loucks 1970, Nicholson, Monk 1974, Shure, Ragsdale 1977, Tramer 1975, Whittaker 1975).

Rozważania dotyczące zmian stabilności biocenozy w toku sukcesji rozwinęły się w dwu kierunkach. Znaczna grupa badaczy zajęła się uściśleniem pojęcia stabilności ekosystemu (por. Jacobs 1974, May 1973, Olson i in. 1974 i Orians 1974), inni natomiast wykazali empirycznie, że stabilność ekosystemu nie zawsze wzrasta w toku sukcesji (Horn 1975b, Hurd i in. 1971, Witkowski 1973, 1978b). Wykazano również w toku badań empirycznych, że zmiany strategii selekcyjnej i jej korelatów (Pianka 1970) w toku sukcesji przebiegają odmiennie od przewidywań modelu Margalefa i Oduma (Głowaciński, Weiner 1977, Kluyver 1966).

Ostatecznie w krytycznym przeglądzie piśmiennictwa dotyczącego sukcesji ekologicznej Drury i Nisbet (1973) wykazali, że trudno znaleźć taką charakterystykę ekosystemu czy gatunku, której przebieg w toku sukcesji byłby we wszystkich badanych szeregach sukcesyjnych zgodny z założeniami teorii Margalefa i Oduma.

b) Niezgodność relacji przewidywanych z modelu Margalefa i Oduma z rzeczywistym przebiegiem korelacji wielu charakterystyk

Margalef (l.c.) i Odum (l.c.) nie utrzymywali, że wszystkie charakterystyki, których wartości liczbowe w toku sukcesji ulegają zwiększeniu, muszą być skorelowane dodatnio. Twierdzili jednak, że niektóre z nich powinny być dodatnio skorelowane, m.in. biomasa i produkcja, biomasa i różnorodność gatunków (Margalef l.c., Odum l.c.). Ponadto zgodnie z przewidywaniami koncepcji strategii selekcyjnej gatunków (MacArthur, Wilson 1967, Pianka 1970) takie charakterystyki biocenozy, jak różnorodność, stabilność, średnia wielkość ciała osobnika czy liczba nisz ekologicznych, powinny być skorelowane dodatnio ze zwiększeniem udziału K-strategów. Badania empiryczne wykazały, że produkcja biomasy nie koreluje dodatnio z różnorodnością gatunków (Whittaker 1965, 1966), ponadto przewaga K-strategii w toku sukcesji może być ujemnie skorelowana z charakterystykami struktural-

nymi — liczbą gatunków, różnorodnością i strukturą dominacji (Witkowski 1978b).

Jednak najbardziej zaciekle dyskusje ekologów wywołała dodatnia zależność między stabilnością a różnorodnością gatunków. Ma y (1973) testując rozmaite modele ekosystemów pod kątem relacji między różnorodnością a stabilnością wykazał, iż w każdym z badanych modeli wzrost liczby elementów (gatunków) prowadzi do zmniejszenia stabilności układu. Niemal równocześnie wykazano empirycznie (Hurd i in. 1971, Witkowski 1973) ujemną korelację między różnorodnością a stabilnością różnych grup gatunków w toku sukcesji. Powyższe rozważania oraz dane empiryczne podważają jedno z podstawowych założeń krytykowanej koncepcji sukcesji, że wzrost ilości informacji zgromadzonej w ekosystemie (jej odpowiednikiem jest różnorodność gatunków) powoduje wzrost stabilności tego systemu.

c) *Tautologiczny charakter koncepcji sukcesji Oduma (l.c.)*

Peters (1976) zwrócił uwagę, że szereg charakterystyk przedstawionych w modelu Oduma (1969) stanowi równocześnie założenia odróżniające proces sukcesji od innych procesów ekologicznych. Do charakterystyk, które wynikają z założeń modelu Oduma, Peters (l.c.) zaliczył wzrost w toku sukcesji stosunku B/E. Także wzrost ilości informacji i relacji symbiotycznych w toku sukcesji jest założony w definicji sukcesji podanej przez Odum a (l.c.). Autor krytyki modelu wskazuje, że również dalsze charakterystyki można wyprowadzić logicznie z przesłanek definicji. Uwagi dotyczące tautologicznego charakteru niektórych charakterystyk sukcesji przedstawił również Frank (1968).

d) *Oparcie zjawiska sukcesji na poziomach organizacji biologicznej ekosystemu, biocenozy i zespołu i niedopasowanie teorii sukcesji do teorii doboru naturalnego*

Teoria ekologiczna nie jest równomiernie rozwinięta (por. Collier i in. 1978, Czarnowski 1978). Poziomy organizacji biologicznej osobnika czy populacji są łatwo rozpoznawalne, a obejmująca je teoria jest w znacznym stopniu zmatematyzowana. Poziomy organizacji ekosystemu, biocenozy, a zwłaszcza zespołu mają rozmyte granice (por. Whittaker 1975), ich opis zaś jest opisem słownym z niewielkim udziałem modeli matematycznych. Warto podkreślić, iż część badaczy kwestionuje nawet poziomy organizacji biologicznej biocenozy i zespołu (por. Horn 1974, 1975a, 1978, Pickett 1976, Whittaker 1975). Oparcie teorii sukcesji na poziomach organizacji gorzej poznanych powoduje wtórną prymitywizację teorii sukcesji i wprowadza równocześnie chaos do teorii ekologicznej (por. Horn 1974). Zamieszanie wynika stąd, iż obaj autorzy koncepcji sukcesji nawiązują do wyraźnych podobieństw między zjawiskami sukcesji a zjawiskami i procesami ewolucyjnymi. Nikt nie ne-

guje ewolucji całej biosfery i jej elementów (por. Whittaker i Levin 1977), jednak na polu ekologii jedyną dobrze udokumentowaną koncepcją ewolucyjną jest teoria doboru naturalnego (Darwin 1859) opierająca na poziomie osobnika lub populacji (Łomnicki 1970). Przekazywanie informacji niegenetycznych, np. struktury ekosystemu, jest jedynie hipotezą nie udokumentowaną, podobnie jak stwierdzenie, że ekosystem „uczy się” zmian środowiska (Margalef 1968). Dlatego też Drury i Nisbet (1973) ostro zaatakowali koncepcję sukcesji właśnie ze względu na oparcie jej na niejasno sprecyzowanych poziomach organizacji biologicznej. Autorzy ci piszą, że przyszła teoria sukcesji, jeżeli ma być koncepcją spójną z najsilniejszą koncepcją ekologiczną — teorią doboru naturalnego — musi opierać się na poziomie organizmu, fizjologicznym, czy nawet komórki, a nie na wyłaniających się dopiero właściwościach populacji czy zespołów. Podobne stanowisko zajmuje Horn (1974, 1978).

e) Koncepcja sukcesji Margalefa i Oduma jest opisem zewnętrznym zjawiska, a nie koncepcją wyjaśniającą jego mechanizmy.

Wielu krytyków koncepcji Margalefa i Oduma zwraca uwagę, że autorzy ci jedynie marginesowo interesują się podstawowym zjawiskiem sukcesji, tzn. procesem wymiany gatunków. Mechanizm tego procesu jest według nich (Horn 1974, 1975a, 1975b, 1978, Usher 1979) podstawą do wyjaśnienia i rozumienia zjawiska sukcesji.

f) Model sukcesji opiera się na bardzo skąpych danych empirycznych.

Drury i Nisbet (1973) oraz Collier i in. (1978) zwracają uwagę, że model sukcesji Margalefa i Oduma opiera się przede wszystkim na badaniu sukcesji w ekosystemach leśnych strefy umiarkowanej. Oznacza to, że przedstawione sformułowania nie mają charakteru ogólnego, bo nie zostały wystarczająco wytestowane. Ponadto Collier i in. (1978) wykazali, że najwięcej informacji pochodzi od badaczy roślinności, a nawet wyłącznie grupy gatunków roślin, np. drzew. Wśród zwierząt najlepiej zbadane są zmiany awifauny w toku sukcesji ekosystemu, inne grupy organizmów badane były sporadycznie. Autor niniejszej pracy stwierdził, że istnieje zaledwie kilka prac (Whittaker 1965, Sukačev i Dylis 1964), których autorzy badali zmiany charakteru, struktury i funkcjonowania roślin i wybrane grupy zwierząt w toku sukcesji w jednym ekosystemie.

g) Czy ekosystem jest systemem cybernetycznym?

Pytanie to zadali w tytule swej pracy Engleberg i Boyarsky (1979) i odpowiedzieli na nie negatywnie. Autorzy ci twierdzą, iż istnieją dwie cechy systemu cybernetycznego, których ekosystem nie posiada. Pierwszą z nich jest transformacja informacji, drugą — niewielkie koszty energetyczne systemu sterującego. W systemie cybernetycznym,

jakim niewątpliwie jest organizm żywy, obie cechy są świetnie widoczne, natomiast w ekosystemie takich cech dotąd nie wykryto.

Należy podkreślić, iż zaprzeczenie jednego z fundamentalnych założeń teorii sukcesji *Margalefa* i *Oduma* nie zostało jednoznacznie potwierdzone wynikami badań empirycznych. Jeżeli jednak w świetle tych badań hipoteza *Engleberga* i *Bojarsky'ego* (l.c.) zostanie potwierdzona, spowoduje to automatyczne odrzucenie dyskutowanej teorii sukcesji.

Na zakończenie należy jednak podkreślić, iż koncepcja sukcesji *Margalefa* i *Oduma*, mimo krytyki, stanowi nadal wiodącą koncepcję teoretyczną (por. *Collier* i in. 1978, *Emlen* 1973, *Tansky* 1976, *Matsuno* 1978, *Trojan* 1977). Nie stworzono jak dotąd teorii konkurencyjnej, natomiast w miarę rozwoju badań nad sukcesją narasta liczba pytań, na które nie znaleziono odpowiedzi (*Connell*, *Slatyer* 1977).

V. Dyskusja

1. Wpływ siedliska, gospodarki leśnej i metodyki pracy na wyniki badań

W przypadku badania tak różnorodnego zjawiska przyrodniczego, jakim jest sukcesja ekologiczna, przy porównywaniu uzyskanych wyników z rezultatami badań innych autorów, nasuwa się pytanie, w jakim stopniu czynniki środowiska, gospodarka człowieka czy metodyka badań wpłynęły na osiągnięte rezultaty.

W celu możliwie największego ujednoczenia warunków siedliska badanych powierzchni przy ich wyborze kierowano się licznym występowaniem w warstwie roślin zielnych *Aegopodium podagraria*, gatunku dominującego w runie wyróżnionej przez *Denisiuka* i *Medvecką-Kornaś* (1976) facji grądu. Przeprowadzone później badania gleby na tych stanowiskach, na których badano roślinność warstwy zielnej i drzewostan, potwierdziły trafność wyboru powierzchni (*Langerkps*). Gleby na badanych stanowiskach różnią się wprawdzie typologicznie (gleby brunatne występują na stanowiskach 1, 3, 6, 7, zaś czarne ziemie stwierdzono na stanowiskach 2, 4 i 5), jednak w warstwach próchniczo-mineralnych struktura gleby, jej porowatość, a co najważniejsze — ilość dostępnych dla organizmów biogenów — w obydwu typach gleb jest zbliżona.

Obserwacje zjawiska sukcesji można prowadzić trzema sposobami (*Drury*, *Nisbet* 1973): poprzez badanie w określonych odstępach czasu jednej powierzchni ustabilizowanej pod względem czynników siedliskowych i fizjograficznych, poprzez badanie w określonych odstępach czasu jednej powierzchni podlegającej zmianom klimatycznym lub in-

nych czynników środowiska i poprzez obserwacje w tym samym czasie na kilku porównywalnych powierzchniach. Powierzchnie te reprezentują w zamyśle badacza kolejne etapy procesu sukcesji odpowiadające zmianom zachodzącym na jednej powierzchni w miarę upływu czasu. W niniejszej pracy zastosowano głównie trzecią metodę badań. Badania awifauny (Głowaciński 1975b, Głowaciński, Weiner 1977) prowadzono metodą kombinowaną, tzn. wybrano w terenie kilka porównywalnych powierzchni, które badano przez kilka lat. Jak wynika z tych badań, kilkuletnie tendencje zmian parametrów obserwowanych na poszczególnych powierzchniach pokrywały się z ogólną tendencją zmian obserwowanych przez porównanie powierzchni (Głowaciński rkp).

Wydaje się, że największy wpływ na wiarygodność wyników badań miała gospodarka leśna. Działania gospodarcze podzielić możemy na te, które bezpośrednio wpływają na rozpoczęcie sukcesji i jej przebieg, oraz działania długofalowe, które wpływają deformująco na strukturę czy funkcjonowanie biocenozy leśnej. Do działań bezpośrednich zaliczyć możemy takie prace hodowlane i agrotechniczne, jak wyrąb drzewostanu, zaorywanie powierzchni zrębu, zakładanie uprawy nowego drzewostanu oraz trzebież i cięcia pielęgnacyjne w drzewostanie. Do działań długofalowych zaliczono stałe, wiele setek lat trwające, eliminowanie z lasu drzew obumierających i martwych, co powoduje stały brak martwego drewna w lesie. Innym czynnikiem deformującym jest wprowadzanie nowych gatunków zwierząt. W przypadku Puszczy Niepołomickiej skutecznie wprowadzono do zespołów awifauny bażanta *Phasianus colchicus* (Głowaciński 1975a).

Proces sukcesji wtórnej na obszarach leśnych jest inicjowany przez usunięcie drzewostanu. Znane są naturalne zjawiska gwałtownego zniszczenia drzewostanu, spowodowane przez np. huragany, pożary lasu, gwałtowne ataki szkodników, powodzie itp. Współcześnie znaczna część badaczy sukcesji utrzymuje, że w warunkach naturalnych proces usunięcia drzewostanu jest oczywistą konsekwencją jego wzrostu, dlatego też zjawiska sukcesji nie należy traktować jako procesu kierunkowego, lecz jako proces cykliczny (Horn 1974, 1978, Lindeman 1966, Loucks 1970). Pewien ład w rozważaniach na ten temat wprowadza Whittaker (1975). Autor ten badając strukturę wiekową dwu drzewostanów — dębowego (*Quercus alba*) i świerkowego (*Picea rubens*) — wykazał, że w drzewostanie dębowym ubytki osobników w starszych klasach wieku są uzupełniane przez stały przepływ osobników z młodszych do starszych klas wieku, dlatego też struktura wiekowa tego drzewostanu jest stała i jedynie katastroficzne działanie czynników zewnętrznych może ją zburzyć. W przypadku drzewostanu świerkowego silny rozrost koron drzew panujących uniemożliwia reprodukcję drzewostanu. Proces reprodukcji rozpoczyna się dopiero po zniszczeniu drzew panujących. Niszczenie panującego drzewostanu następuje zatem co pewien czas.

Rozważania powyższe wyjaśniają, czym jest dla biocenozy grądu wyręb drzew. Nie jest to, jak sugerują niektórzy autorzy, odpowiednik cyklicznego naturalnego zniszczenia drzewostanu, po którym następuje reprodukacja, lecz odpowiednik rzadkiego w naturze acz możliwego zjawiska katastroficznego typu wiatrołomu. Katastrofa ta obejmuje całą biocenozę, łącznie z organizmami żyjącymi w glebie (Górn y 1975, Sz u j e c k i 1971).

We współczesnej gospodarce leśnej zręb zostaje poddany zabiegom agrotechnicznym przygotowującym wprowadzenie nowej generacji drzewostanu. Podstawowym zabiegiem jest tu pasowe zaorywanie powierzchni. Powstałe w ten sposób pasy odsłoniętej gleby ułatwiają introdukcję nowych gatunków roślin. Wśród nielicznej grupy badaczy zajmujących się składem gatunkowym roślinności na zrębach M a r k o w s k i (1971) sugeruje znaczny wpływ tego zabiegu na wzrost liczby gatunków. Natomiast badania D z i u b a ł t o w s k i e g o (1918) dowiodły, że w zbiorowisku powstałym w pierwszym roku po wyrębie drzewostanu lasu liściastego wielogatunkowego liczba gatunków roślin warstwy zielnej znacznie wzrosła, mimo niestosowania zabiegów agrotechnicznych. W kolejnym roku, kiedy zabiegi takie stosowano, nastąpił dalszy wzrost liczby gatunków roślin tej warstwy. Zestawienie wyników badań obu cytowanych autorów dowodzi, że zaorywanie zrębu niewątpliwie ułatwia imigrację nowych gatunków roślin, jednak nie ma decydującego wpływu na wzrost liczby gatunków roślin warstwy zielnej na zrębach.

Następny w kolejności zabieg hodowlany — sadzenie młodych drzew — wydaje się najbardziej deformować obserwowany proces sukcesji. Jak wynika z obserwacji wielu badaczy (H o r n 1975a, O b m i ń s k i 1977, S ł a w i ń s k i 1950), w naturalnym procesie odnowienia drzewostanu znaczną rolę odgrywają gatunki drzew i krzewów tzw. lekkonasiennych, łatwo rozprzestrzeniających się na duże odległości, natomiast niewytrzymałych na zacienienie. Gatunki te przez pewien czas dominują w drzewostanie i dopiero w wyniku konkurencji z pojawiającymi się później gatunkami drzew biocenoz klimaksowych ustępują z drzewostanu (por. H o r n 1975a). Proces wymiany gatunków drzew jest zatem integralną częścią procesu sukcesji wtórnej biocenozy leśnej. Dlatego też sztuczne wprowadzenie w inicjalnej fazie sukcesji gatunków drzew charakterystycznych dla biocenoz klimaksowych jest istotną deformacją przebiegu sukcesji. Należy przypuszczać, że dzięki eliminacji fazy procesu, w której w fitocenozie dominują gatunki tzw. lekkonasiennych drzew i krzewów, cały proces sukcesji uległ skróceniu i przyspieszeniu.

Dalszym zabiegiem dokonywanym stale w drzewostanach hodowlanych jest tzw. trzebież i cięcia pielęgnacyjne, czyli eliminowanie okazów słabszych i chorych w celu zwiększenia wydajności produkcji całego drzewostanu. Zabieg ten jest odpowiednikiem naturalnego procesu eliminacji drzew. Drzewa osłabione i zamierające stanowią bazę pokarmową

owadów kambio- i ksylofagów. Wyniki przeprowadzonych badań sugerują (S t a r z y k, W i t k o w s k i 1982), że większość gatunków tej grupy posiada wystarczającą bazę pokarmową w badanych drzewostanach. Dlatego też wpływ trzebieży i cięć pielęgnacyjnych na przebieg sukcesji wtórnej w badanych grupach organizmów należy uznać za nieistotny.

Działania długoterminowe polegające na stałym wywozie drewna z lasu mają istotny wpływ na skład gatunkowy kambio- i ksylofagów, szczególnie w drzewostanach starszych. Wielowiekowa eliminacja materiału odżywczego doprowadziła do sytuacji, w której gatunki owadów odżywiający się martwym drewnem ograniczone są w naszym kraju prawie wyłącznie do resztek lasów naturalnych w parkach narodowych i rezerwatach przyrody (P a w ł o w s k i 1960, 1961). Stąd wniosek, że opisane w niniejszej pracy charakterystyki zespołów kambio- i ksylofagów są w pewnym, trudnym do określenia stopniu, zmienione w wyniku eliminacji szeregu gatunków charakterystycznych dla naturalnych, dojrzałych biocenoz leśnych (S t a r z y k 1977).

Inną deformacją biocenoz Puszczy Niepołomickiej, wpływającą na przebieg zmian parametrów w zespołach ptaków, jest wprowadzenie do puszczy bażanta. Gatunek ten występuje dość licznie w inicjalnych stadiach sukcesji i, jak wynika z badań G ł o w a c i ń s k i e g o i W e i n e r a (1977), jego obecność wyraźnie deformuje wartość niektórych parametrów tej fazy sukcesji ptaków.

Jednak należy podkreślić, że mimo stwierdzonych deformacji badanego procesu sukcesji wyniki badań innych autorów nad składem gatunkowym i bogactwem gatunków na zrębach (D z i u b a ł t o w s k i 1918, H a l a s t r a r k p s, M a r k o w s k i 1971, N o w a k r k p s) w tym samym lub pokrewnym zbiorowisku roślinnym potwierdzają wyniki uzyskane w toku niniejszych badań. Badania W i t k o w s k i e g o (1969) oraz J a n k o w s k i e j i W i t k o w s k i e g o (1978) nad sukcesją łąki *Arrhenatheretum elatioris* potwierdzają silną zbieżność składu gatunkowego warstwy zielnej i zespołów ryjkowców z roślinnością i zespołami ryjkowców pierwszych trzech stanowisk niniejszego szeregu sukcesyjnego (1—15 lat). Podobnie zestawienie sukcesji ptaków w toku rozwoju lasu w różnych zbiorowiskach dokonane przez G ł o w a c i ń s k i e g o (1975b) zobrazowało, iż proces sukcesji badany w grądach Puszczy Niepołomickiej wykazuje wyraźne podobieństwo do innych opisanych sukcesji awifauny.

2. Test hipotetycznych przewidywań modelu sukcesji Margalefa i Oduma

a. Przebieg zmian charakterystyk

Przed przystąpieniem do zestawiania wyników niniejszych badań z hipotetycznymi przewidywaniami modelu M a r g a l e f a i O d u m a warto rozważyć teoretyczne możliwości interpretacji uzyskanych wyników.

Dwa rozwiązania są szczególnie interesujące. Załóżmy, że grupy badanych gatunków są wzajemnie autonomiczne. W takim przypadku należy się spodziewać, iż zmiany wiodących charakterystyk w obrębie grupy będą pociągały za sobą analogiczne zmiany innych charakterystyk (por. P i a n k a 1970), przy czym tempo i kierunek tych zmian mogą być w każdej grupie odmienne. W konsekwencji oczekiwać należy licznych istotnych korelacji między charakterystykami w obrębie każdej z grup gatunków, zaś braku lub sporadycznych korelacji między analogicznymi charakterystykami należącymi do różnych grup gatunków. Dalszym krokiem postępowania będzie określenie, które z badanych grup należą do ekspansywnych, które natomiast do ustępujących. Jeżeli charakterystyki grup ekspansywnych będą zmieniać się zgodnie z przewidywaniami modelu, a charakterystyki grup ustępujących przeciwnie do nich, wówczas należałoby uznać, iż wyniki badań potwierdzają słuszność przewidywań testowanego modelu.

Drugie rozwiązanie zakłada, iż analogiczne charakterystyki różnych grup gatunków zmieniają się w podobnym tempie i kierunku i są wzajemnie skorelowane. Natomiast charakterystyki w obrębie grupy nie są skorelowane lub są związane słabo. Taki przebieg zmian charakterystyk upoważniałoby do stwierdzenia, iż zmiany te są „sterowane” przez biocenozę i byłby idealnym potwierdzeniem zarówno założeń, jak i przewidywań modelu sukcesji M a r g a l e f a i O d u m a.

Rozważania powyższe stanowią wyidealizowane uproszczenie, które pozwala przewidzieć te rozwiązania, które jednoznacznie potwierdzają koncepcję M a r g a l e f a i O d u m a. Równocześnie z rozważań tych wynika, iż badanie relacji między charakterystykami jest równie istotne jak badanie przebiegu poszczególnych charakterystyk w toku sukcesji.

Badania korelacji między charakterystykami dowiodły (tab. II—VII), iż zależności między charakterystykami w obrębie grupy organizmów są znacznie silniejsze (ok. 30% relacji jest istotne statystycznie) od relacji między analogicznymi charakterystykami należącymi do różnych grup organizmów (mniej niż 10% korelacji istotnych statystycznie). Zgodnie zatem z przeprowadzonymi wyżej rozważaniami należy przyjąć, iż poszczególne grupy gatunków są wzajemnie silnie izolowane. Przyjmujemy zatem hipotezę pierwszą.

Dalszym krokiem analizy zebranego materiału jest określenie, które z badanych grup organizmów są w toku sukcesji „ekspansywne”, które natomiast ustępują z biocenozy. Wydaje się, iż najważniejszym kryterium ekspansywności grupy gatunków jest analiza stanu biomasy i równoczesna analiza bogactwa gatunkowego grupy. Grupą ekspansywną będą te organizmy, które w toku sukcesji równocześnie zwiększają swą biomasę i liczbę gatunków, grupa ustępująca będzie się zachowywać przeciwnie. Analiza badanych grup organizmów wykazała, iż w toku sukcesji wzrasta jedynie biomasa drzewostanu (tab. I). Biomasa roślin warstwy

zielnej ulega zmniejszeniu, natomiast biomasa ryjkowców i ptaków jest najwyższa w pośrednich stadiach procesu (tab. I). Na podstawie wzrostu zagęszczenia kambio-ksylofagów można przypuszczać, iż ich biomasa w toku sukcesji wzrasta, jednak w przypadku tej grupy owadów uwzględnić należy również średnią wielkość ciała osobnika. Parametr ten najwyższe wartości osiąga w inicjalnych stadiach sukcesji biocenozy (tab. I).

Liczbę gatunków i różnorodność zwiększają w toku sukcesji jedynie ptaki (tab. I). Różnorodność gatunków roślin i ryjkowców jest najniższa w pośrednich stadiach sukcesji, natomiast wskaźnik różnorodności kambio-ksylofagów nie ulega w toku sukcesji istotnym zmianom (tab. II). Zbadanie zmian liczby gatunków drzew i różnorodności drzewostanu jest niemożliwe wskutek tego, że na wszystkich stanowiskach drzewostan został posadzony sztucznie.

Podsumowując: w ocenie dwu kryteriów, żadna z badanych grup organizmów nie jest jednoznacznie ekspansywna lub ustępująca. Pozostaje zatem przyjąć, iż status sukcesyjny każdej z nich jest podobny.

Dalszy krok w testowaniu hipotezy Margalefa i Oduma, to stwierdzenie, czy większość charakterystyk w poszczególnych grupach organizmów potwierdza przewidywania modelu, czy też jest z nimi sprzeczna.

Ponieważ tendencje zmian charakterystyk opisanych w modelu Oduma i interpretacjach innych badaczy sukcesji (np. Loucks 1970) są przedstawione w postaci prostoliniowej, w niniejszej pracy nie dzielono ich na te, które zmieniają się asymptotycznie i te, których przebieg zbliżony jest do prostoliniowego.

Margalef (l. c.) pisze, że biomasa i produkcja biocenozy w toku sukcesji wzrasta (tab. VIII). W badanych grupach organizmów jedynie biomasa i produkcja drewna i liści drzew wzrastały w toku sukcesji (ryc. 18). Biomasa roślin warstwy zielnej, ptaków i ryjkowców, a także produkcja roślin warstwy zielnej, produkcja masy zielonej oraz produkcja ptaków zmieniały się niezgodnie z przewidywaniami Margalefa (l. c.). Z tabeli Oduma (l. c.) wynika, że rotacja biomasy w toku sukcesji zmniejsza się (tab. VIII). W badanym szeregu sukcesyjnym, zgodnie z twierdzeniami modelu, zmieniała się jedynie rotacja biomasy drewna, przebieg zmian dwóch innych charakterystyk — rotacji biomasy liści drzew oraz ptaków był inny (ryc. 18). U ptaków badano również wydajność produkcji. Charakterystyka ta według Margalefa powinna w toku sukcesji stale wzrastać, podobne sugestie wysuwa Odum (tab. VIII). Trend zmian wydajności produkcji ptaków w toku sukcesji jest przeciwstawny do założonego przez autorów teorii (ryc. 18).

Według tabeli Oduma (tab. VIII) spasanie masy roślinnej przez fitofagi powinno w toku sukcesji zmniejszać się, ustępując miejsca rozkładowi przez organizmy detritofagiczne. Badanie spasania drewna, liści drzew oraz liści roślin warstwy zielnej wykazało, że jedynie zmiany spa-

	B	P	D	P/B	P/A	G	S	H	J	VS	NS	MBS	CV	K-SEL	BR
DRZEWOSTAN WOOD	↑	↑	-	↓	-	↓	-	-	-	↑	-	↑	↑	-	-
TREE STAND LEAVES	↑	↑	-	↑↓	-	↑↓	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ROŚLINY ZIELNE HERB PLANTS	↓	↓	-	-	↓	↓	↓	↑↓	↑↓	-	-	↓	→	↑↑	↑
PTAKI BIRDS	↑↓	↑↓	↑	↑↓	↓	-	↑	↑	↑	↑	-	↓	-	→	↑
RYJKOWCE WEEVILS	↑↓	-	↑↓	-	-	-	↓	↑↓	↑↓	↑↓	↑	↑	↑↓	-	-
KAMBIO - KSYLOFAGI CAMBIO - XYLOPHAGOUS INSECTS	-	-	↑	-	-	-	↑↓	→	→	-	-	↓	↑	-	↑
↑ wzrost increase	2	2	2	-	-	-	1	1	1	2	1	2	2	-	3
↓ spadek decrease	1	1	-	1	2	2	-	-	-	1	-	3	-	-	-
→ bez zmian no changes	-	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-	1	1	-
↑↓ wzrost i spadek increase and decrease	2	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
↑↓ spadek i wzrost decrease and increase	-	-	-	1	-	-	1	2	2	-	-	-	1	1	-

Ryc. 18. Uogólniony model przebiegu zmian charakterystyk poszczególnych grup organizmów w toku sukcesji: B — biomasa, P — produkcja, D — zagęszczenie zwierząt, P/B — rotacja biomasy, P/A — wydajność produkcji, G — spasanie, S — liczba gatunków, H' — różnorodność gatunków, J' — struktura dominacji, VS — stratyfikacja pionowa, NS — specjalizacja nisze ekologicznych, MBS — średnia wielkość ciała, CV — współczynnik zmienności średniej wielkości ciała, K-sel — przewaga K-strategów w grupie gatunków, BR — związki biocenotyczne

Fig. 18. Generalized model of characteristics changes of investigated group of organisms in the course of succession. Explanations: B — biomass, P — production, D — animal density, P/B — biomass turnover, P/A — production efficiency, G — grazing, S — number of species, H' — species diversity, J' — evenness of species, VS — vertical stratification, NS — niche specialisation, MBS — mean body size, CV — variation coefficient of the mean body size, K-selection — prevailing of K-selection strategies, BR — biocenotic relations

sania liści drzew w toku sukcesji przebiegały odmiennie od założeń modelu (ryc. 18).

Wartości parametrów charakteryzujących strukturę biocenozy — liczba gatunków, różnorodność gatunków oraz struktura dominacji — powinny w toku sukcesji wzrastać (tab. VIII). Liczba gatunków wzrastała w toku sukcesji w zespołach ptaków i kambio-ksylofagów. W dwu pozostałych grupach — roślinach warstwy zielnej oraz zespołach ryjkowców — liczba gatunków zmniejszała się w toku sukcesji. Różnorodność gatunków i ich struktura dominacji zwiększała się jedynie w zespołach ptaków, w pozostałych trzech badanych grupach gatunków obie charakterystyki zmieniały się odmiennie od przewidywań modelu sukcesji (ryc. 18).

Uwarstwienie i rozkład przestrzenny badanych grup gatunków powinny w toku sukcesji wzrastać (tab. VIII). W dwu grupach organizmów — w drzewostanie i w zespołach ptaków — następuje wyraźny wzrost komplikacji struktury przestrzennej, natomiast zespoły ryjkowców w toku sukcesji charakteryzuje stopniowe upraszczanie tej struktury (ryc. 18). Badania wybranych cech dotyczących biologii i strategii selekcyjnej gatunków w toku sukcesji dowiodły, że zgodnie z przewidywaniami teorii w zespołach ryjkowców w toku sukcesji wzrasta specjalizacja pokarmowa. Inna charakterystyka — średnie rozmiary ciała osobnika. Ulegają one według autorów koncepcji sukcesji stałemu zwiększaniu w miarę postępowania procesu (tab. VIII). Stwierdzono, że w trakcie sukcesji wzrasta jedynie średnia pierśnica drzewa w drzewostanie i średnia biomasa osobnika w zespołach ryjkowców. Natomiast zmiany średnich rozmiarów ciała ptaków i owadów kambio-ksylofagów oraz średniej wysokości rośliny w warstwie zielnej przebiegały inaczej od przewidywań autorów teorii (tab. VII).

Zmiany strategii selekcyjnej gatunków badano w dwu grupach organizmów. Wśród roślin warstwy zielnej, gdzie przewagę r-strategii wyznaczał znaczny udział w biomase tej warstwy gatunków terofitycznych oraz w zespołach ptaków, gdzie badano stosunek liczbowy gatunków charakteryzujących r-strategię do K-strategów. W obu grupach organizmów zmiany strategii selekcyjnej gatunków były w toku sukcesji niezgodne z przewidywaniami modelu sukcesji (ryc. 18 i tab. VIII).

Ostatnią badaną charakterystyką było nasilenie związków biocenotycznych sprawdzane w trzech grupach organizmów — roślinach warstwy zielnej, zespołach ptaków i kambio-ksylofagów. We wszystkich trzech przypadkach w toku postępu sukcesji obserwowano wzrost udziału gatunków, których związki z pozostałymi elementami biocenozy były najsilniejsze (ryc. 18). Obserwacja ta pokrywa się z przewidywaniami autorów modelu sukcesji (tab. VIII).

Wśród 13 badanych charakterystyk jedynie dwie — stopień rozwoju współżycia między komponentami biocenozy oraz wzrost specjalizacji

nisz pokarmowych ryjkowców — zmieniały się zgodnie z przewidywaniami modelu Margalefa i Oduma. Dwie charakterystyki — spisanie materiału roślinnego oraz uwarstwienie przestrzenne grupy organizmów — zmieniały się zgodnie z przewidywaniami modelu w większości badanych grup (por. ryc. 18 i tab. VIII). W przypadku jednej charakterystyki — liczby gatunków — zmiany zgodne z przewidywaniami modelu obserwowano w dwu grupach organizmów i również w dwu grupach zarejestrowano zmiany przeciwstawne do przewidywań modelu.

W przypadku ośmiu charakterystyk — biomasy, produkcji, rotacji biomasy, wydajności produkcji, różnorodności gatunków, struktury dominacji gatunków, średniej wielkości osobnika oraz strategii selekcyjnej gatunków — zmiany zachodzące w toku sukcesji były w większości badanych grup organizmów niezgodne z przewidywaniami autorów teorii sukcesji (por. ryc. 18 i tab. VIII).

Jeżeli na to samo zagadnienie spojrzymy w odmienny sposób, tzn. prześledzimy zgodność przebiegu charakterystyk w poszczególnych grupach organizmów z przewidywaniami teorii, wówczas otrzymamy nieco inny obraz zmian (ryc. 18 i tab. VIII).

Badanie drzewostanu obejmowało 11 charakterystyk. Wśród nich 8 zmieniało się zgodnie z modelem, natomiast 2 zmieniały się inaczej niż przewiduje teoria (por. ryc. 18 i tab. VIII). 10 charakterystyk dotyczy roślin warstwy zielonej. W tej grupie organizmów jedynie 2 zmieniają się w toku sukcesji w myśl założeń modelu (por. ryc. 18 i tab. VIII), natomiast 8 z nich wyraźnie odbiega od teoretycznych przewidywań. Z wnikliwych badań Głowacińskiego (1975b, 1981) oraz Głowacińskiego i Weinerja (1977) nad sukcesją zespołów ptaków wybrano do niniejszych badań 12 charakterystyk. Zmiany 5 spośród nich w ciągu sukcesji potwierdzają przewidywania modelu Oduma, natomiast 7 charakterystyk zmienia się inaczej od założeń teorii.

W zespołach ryjkowców zbadano przebieg 9 charakterystyk w toku sukcesji. Dwie spośród badanych cech zmieniały się zgodnie z przewidywaniami modelu, natomiast 6 zmieniało się odmiennie od przewidywanych zmian. W ostatniej z badanych grup gatunków — zespołach kambio- i ksylofagów — prześledzono zmiany 7 charakterystyk. Trzy spośród nich zmieniały się w trakcie sukcesji zgodnie z przewidywaniami modelu Oduma, również trzy zmieniały się inaczej.

Dodatkowo wprowadzona charakterystyka — współczynnik zmienności średnich rozmiarów ciała osobnika jest niezbędnym uzupełnieniem charakterystyki dotyczącej rozmiarów ciała osobnika w zespole. Wyniki niniejszych badań dowiodły, że w kilku grupach organizmów wahania zakresu zmienności średnich rozmiarów ciała osobnika w czasie sukcesji przebiegały odmiennie od zmian średniej rozmiarów ciała (ryc. 18).

Badania powyższe wykazały, że w większości przypadków zmiany poszczególnych charakterystyk były niezgodne z przewidywaniami mode-

lu. Mimo że grupy badane nie obejmują większości gatunków, ani nie są reprezentantami wszystkich poziomów troficznych w ekosystemie, tak znaczna liczba przypadków niezgodnych z przewidywaniami modelu musi podważyć wiarygodność przewidywań teorii sukcesji. Zatem wyniki niniejszych badań, uzyskane w badaniach kilku grup gatunków w jednym ekosystemie, potwierdzają wyniki prac innych autorów, gdzie badano na ogół jedną grupę gatunków, ale za to w wielu różnych ekosystemach (por. D r u r y, N i s b e t 1973).

Warto również zwrócić uwagę na inny aspekt niedopasowania teorii sukcesji do rzeczywistości. Znaczna część badanych charakterystyk uzyskała wartość maksymalną w pośrednich stadiach procesu sukcesji; najczęściej przypadało to na 15-letni młodnik. Oznacza to, że moment ten w przebiegu sukcesji jest nie mniej ważny od momentu rozpoczęcia procesu czy też jego zakończenia. Wynika stąd, iż przewidywania modelu M a r g a l e f a i O d u m a są zbyt zgeneralizowane wobec rzeczywistych procesów zachodzących w czasie rozwoju ekosystemu.

b) Korelacje między charakterystykami

Wielu interpretatorów teorii M a r g a l e f a i O d u m a sądzi (D r u r y, N i s b e t 1973, L o u c k s 1970, P e t e r s 1976, W h i t t a k e r 1975), że jeżeli model przewiduje, iż dwie charakterystyki zmieniają się w toku sukcesji w tym samym kierunku, to charakterystyki te powinny być wzajemnie dodatnio skorelowane. Wydaje się, że mniemanie to ze względu na zbyt zgeneralizowaną postać modelu tabelarycznego O d u m a i opisu zmian charakterystyk przez M a r g a l e f a nie jest uzasadnione (por. str. 57 i 58). Jedynie istotne korelacje ujemne między charakterystykami, w przypadku założonej przez autorów modelu zbieżności kierunku zmian obu charakterystyk mogą wskazać na niezgodność teorii z rzeczywistością. Natomiast brak istotnej korelacji zgodnej z przewidywaniami teorii nie dyskwalifikuje teorii, jak próbują to sugerować niektórzy jej krytycy (D r u r y, N i s b e t 1973, P e t e r s 1976), gdyż mimo że ogólne tendencje zmian dwu charakterystyk są w całym przebiegu sukcesji zbieżne, w poszczególnych stadiach procesu ich przebieg może być całkowicie odmienny (por. ryc. 2—12).

Badanie istotnych korelacji między poszczególnymi charakterystykami wykazało znaczną ich zgodność w większości badanych przypadków z przewidywaniami wynikającymi z tendencji zmian charakterystyk prezentowanych w modelu sukcesji (tab. II—VII). W kilku grupach organizmów biomasa jest dodatnio skorelowana z produkcją, natomiast rotacja biomasy liści drzew jest dodatnio skorelowana ze spasaniami liści. Relacje między biomasą a rotacją biomasy w drzewostanie i zespołach ptaków oraz biomasą a spasaniami biomasy w drzewostanie są ujemne i zgodne z przewidywaniami.

Charakterystyki strukturalne — liczba gatunków, ich różnorodność oraz ich struktura dominacji — są w każdej z badanych grup skorelowane dodatnio. Warto jedynie podkreślić, że w zespołach ptaków i ryjkowców różnorodność gatunków zależy bardziej od ich struktury dominacji, natomiast w grupie roślin warstwy zielnej oraz w zespołach kambio- i ksylofagów różnorodność silniej zależy od liczby gatunków.

Relacje między prostymi charakterystykami energetycznymi, biomasą i produkcją a charakterystykami strukturalnymi są w większości badanych grup organizmów dodatnie, co potwierdza wnioski wynikające z przewidywań teorii *Margalefa* i *Oduma*. Jedynie w zespołach ryjkowców biomasa jest ujemnie skorelowana ze strukturą dominacji gatunków. Relacja ta jest sprzeczna z przewidywaniami modelu sukcesji.

Wśród wielu innych istotnych korelacji stwierdzonych między różnymi charakterystykami w poszczególnych grupach organizmów do relacji niezgodnych z przewidywaniami modelu sukcesji zaliczyć możemy ujemną korelację między różnorodnością gatunków a stosunkiem liczby gatunków owadopylnych do wiatropylnych wśród roślin warstwy zielnej. Korelacja ta sugeruje, że wraz z zacieśnianiem się związków biocenotycznych w tej grupie organizmów, zmniejsza się ich bogactwo gatunków. Do relacji niezgodnych z przewidywaniami modelu należą również wszystkie ujemne korelacje między średnią biomasą osobnika i wydajnością produkcji z jednej strony a pozostałymi charakterystykami w zespołach ptaków z drugiej strony oraz dodatnie korelacje między tymi dwoma charakterystykami a rotacją biomasy ptaków (tab. II—VI).

Niewielka liczba istotnych statystycznie korelacji między analogicznymi charakterystykami należącymi do różnych grup organizmów (tab. VII) świadczy, iż poszczególne grupy zachowują znaczną autonomię w obrębie ekosystemu. Jedynie w tych przypadkach, gdzie mamy do czynienia z konkurencją (rośliny warstwy zielnej — drzewostan) lub związkami pokarmowymi (rośliny warstwy zielnej — ryjkowce) stwierdzono istotne relacje między przebiegiem zmian niektórych analogicznych charakterystyk (tab. VII).

Podsumowując badania korelacji testujących przewidywania modelu *Oduma* i *Margalefa* należy zaznaczyć, że zdecydowana większość spośród nich potwierdza przypuszczenia autorów modelu, natomiast zaledwie kilka należy uznać za sprzeczne z teorią. Czy oznacza to, że korelacje między charakterystykami, w przeciwieństwie do przebiegu zmian poszczególnych charakterystyk, potwierdzają teoretyczne przewidywania teorii? Niestety nie. Korelacje te bowiem wskazują na zupełnie inne zagadnienie — mianowicie na ewolucyjną jedność struktury i funkcjonowania grup gatunków, biocenoz i ekosystemów. Należy wyjaśnić, że związki między strukturą a funkcjonowaniem zespołów, biocenoz i ekosystemów są niezależne od tendencji zmian funkcjonowania i struktury w obrębie badanych poziomów organizacji w toku sukcesji. Zatem

jeżeli w jednych grupach gatunków obserwujemy równoległy wzrost wartości poszczególnych charakterystyk w czasie sukcesji (np. liczby gatunków i biomasy), w innych natomiast postępujące zmniejszenie wartości obu charakterystyk, w obu przypadkach mamy do czynienia z korelacją dodatnią. Rozważania powyższe prowadzą do ważnego wniosku, iż testowanie teorii sukcesji sformułowanej przez M a r g a l e f a i O d u m a wyłącznie za pomocą korelacji między poszczególnymi charakterystykami jest obarczone poważnym błędem metodycznym. Relacje odmiennie od przewidywań modelu M a r g a l e f a - O d u m a wskazują, że nie we wszystkich grupach organizmów proces ewolucji prowadzi do tych samych związków przyczynowo-skutkowych. Z relacji niezgodnych z modelem wynika również, że co najmniej jeden z korelatów zachowuje się w toku sukcesji inaczej, niż przewiduje to teoria sukcesji.

Na zakończenie rozważań o korelacjach warto wskazać na dwie korelacje ujemne, świadczące o istnieniu sprzężeń zwrotnych na poziomie ekosystemu. Jedną z tych korelacji jest ujemna relacja między spasaniami drewna a spasaniami liści drzew (tab. II). Ponieważ kambio-ksylofagi i owady żerujące na liściach drzew korzystają z tego samego źródła energii, ujemna korelacja między spasaniami liści a zjadaniem drewna wskazuje, iż obie grupy w tej samej jednostce czasu (etapie rozwoju ekosystemu) nie korzystają z nagromadzonej energii z jednakowym nasileniem. W okresach gdy obserwujemy silne spasanie liści, zjadanie drewna jest niewielkie i odwrotnie. Wyjaśnienie tej relacji nie musi być skomplikowane i może opierać się na znanym w leśnictwie zjawisku (K o e h l e r 1978), iż owady liściożerne spasnając liście osłabiają drzewostan i w ten sposób przygotowują pole ataku dla kambio-ksylofagów. Jednak aby wyjaśnienie to uznać za prawdziwe, ujemną relację między spasaniami liści drzew i spasaniami drewna w toku sukcesji należy poddać dalszym badaniom.

Inną interesującą relacją jest ujemna korelacja między produkcją liści drzew a produkcją masy roślin warstwy zielnej (tab. VII). W inicjalnych stadiach sukcesji (powierzchnia 1) łączna produkcja masy asymilującej wynosi około $640,24 \text{ g/m}^2$, natomiast w finalnym stadium procesu (powierzchnia 7) odpowiednio $524,98 \text{ g/m}^2$ (tab. I). Jeżeli dane te zestawimy z ujemną korelacją między produkcją liści drzew i produkcją masy roślin warstwy zielnej, możemy przyjąć, iż produkcja części asymilujących roślin w toku sukcesji jest stała. Teza ta jest niezgodna z hipotezą M a r g a l e f a (1968) dotyczącą jednak sukcesji pierwotnej (E m l e n 1973). Jeżeli fakt ujemnej korelacji między produkcją masy zielonej roślin warstwy zielnej i liści drzew oraz stałej produkcji masy zielonej na jednostkę powierzchni zostanie potwierdzony w badaniach innych procesów sukcesji wtórnych, wówczas dysponować będziemy istotnym wskaźnikiem odróżniającym jednoznacznie procesy sukcesji pierwotnych od wtórnych. M a r g a l e f (1968) i O d u m (1969) nie wykazali bowiem, któ-

re spośród przedstawionych przez nich cech sukcesji charakteryzują procesy sukcesji pierwotnych, a które są typowe dla procesów sukcesji wtórnych.

3. Założenia przyszłej teorii sukcesji

Zebrane w toku niniejszych badań fakty, chociaż oparte na skromnym wycinku badanej biocenozy, wyraźnie ograniczają pole przewidywań teorii Margalefa i Oduma. Wykazano bowiem wyraźnie, że większość charakterystyk w różnych grupach gatunków zachowuje się inaczej od teoretycznych przewidywań modelu sukcesji. Prace śledzące zmiany zachodzące w toku sukcesji w innych niż roślinność grupach organizmów (Górny 1975, Grodziński 1959, Szujewski 1971) pozwalają na stwierdzenie, że i w tych grupach w toku sukcesji makrosystemu zmiany poszczególnych charakterystyk strukturalnych przebiegają odmiennie od przewidywań modelu Margalefa i Oduma. Negatywna ocena wartości przewidywań modelu sukcesji Margalefa i Oduma przedstawiona w niniejszej pracy potwierdza jedynie coraz bardziej rozpowszechnioną opinię, że uogólnienia teorii zbyt często rozciągają się z wynikami konkretnych badań (Drury, Nisbet 1973, Horn 1974, 1978, Loucks 1970, Pickett 1976, Whittaker, Levin 1977).

Należy zadać pytanie, czy wobec wykazanych sprzeczności oraz szerokiej krytyki teoria sukcesji Margalefa i Oduma została obalona? Mimo że część badaczy tak sądzi (Connell, Slatyer 1977, Horn 1974, Whittaker, Levin 1977), wydaje się, iż mniemanie to nie jest wystarczająco uzasadnione. Kwestionowane są założenia i podstawy teoretyczne koncepcji: uznanie ekosystemu za system cybernetyczny (Engleberg, Boyarsky 1979) oraz oparcie teorii na poziomie organizacji zespołu i biocenozy (Drury, Nisbet 1973, Horn 1974). Z drugiej strony w tym samym czasie powstaje oryginalna koncepcja homeostazy ekosystemu (Trojan 1980), a teoretyczne rozważania Margalefa (1968) dotyczące struktury, stabilności oraz wydajności ekosystemu w toku sukcesji i ewolucji są rozwijane i zarazem uściślane w modelach matematycznych (Matsuno 1978, Tansky 1976).

Kwestia niezgodności wyników badań z przewidywaniami modelu Margalefa i Oduma budzi również szereg wątpliwości. Autorzy teorii sukcesji twierdzili, iż proponowane przez nich zmiany cech ekosystemu w toku sukcesji to zmiany najbardziej prawdopodobne, a nie jedynie możliwe. Drury i Nisbet (1973) w swej krytyce koncepcji Margalefa i Oduma nie wykazali wcale, iż bardziej prawdopodobne są inne od przewidywanych tendencje zmian charakterystyk. Proces sukcesji podlega prawom statystyki, a zatem zmiany charakterystyk przeciwne w stosunku do przewidywanych są możliwe, jednak powinny być obserwowane rzadziej.

Istnieje jednak kilka kwestii, na które autorzy teorii sukcesji nie dali odpowiedzi. Pierwszą z nich można określić następująco: jaki poziom organizacji biologicznej powinien być podstawą teorii sukcesji. Krytycy teorii Margalefa i Oduma (Drury, Nisbet 1973, Horn 1974), a także redukcjoniści na polu ekologii (Łomnicki 1976) utrzymują, iż teorie ekologiczne — w tym i teoria sukcesji — powinny być oparte na poziomie organizacji biologicznej osobnika. Autorzy ci argumentują, iż osobnik jest dobrze wyodrębnionym systemem organizacji biologicznej, ponadto podstawowa teoria ekologiczna — teoria doboru naturalnego — oparta jest na tym właśnie poziomie organizacji. Dodać trzeba, iż zgodnie z argumentacją Engleberga i Boyarsky'ego (1979) osobnik w przeciwieństwie do ekosystemu jest systemem cybernetycznym.

Zwolennicy oparcia teorii na poziomie organizacji ekosystemu i biocenozy twierdzą, iż poziomy te są systemami cybernetycznymi (Margalef 1968, Odum 1969, Trojan 1979), które również podlegają ewolucji. Te duże systemy „sterują” procesem doboru naturalnego i doboru osobniczego w toku sukcesji (Schmalhausena 1968, Trojan 1979).

Drugą z nie rozwiązanych kwestii jest mechanizm procesu sukcesji. Próbę sformalizowanego w postaci modelu matematycznego wyjaśnienia mechanizmu procesu wymiany gatunków podjął Horn (1974, 1975a, 1975b). Autor ten wykazał, iż takie zagadnienia jak konwergencja sukcesji czy też zależność między różnorodnością gatunków a stabilnością układu można wyjaśnić wyłącznie na podstawie matematycznych właściwości modelu, bez użycia niejasnych interpretacji biologicznych.

Należy równocześnie podkreślić, iż wyniki dociekań Horna (l. c.) są jednak obarczone błędami popełnionymi w trakcie zbierania i opracowywania materiału (Connell, Slatyer 1977), a test zgodności modelu z wynikami badań empirycznych jest niewystarczająco wiarygodny (Witkowski rkps).

Connell i Slatyer (1977) w interesującej pracy przedstawili możliwe warianty mechanizmu wymiany gatunków oraz zaproponowali przeprowadzenie określonych badań testujących, który z przedstawionych przez nich mechanizmów sukcesji jest najbardziej prawdopodobny.

Odrębnym zagadnieniem mechanizmu procesu sukcesji jest określenie przyczyny procesu wymiany gatunków. Wydaje się, iż obok konkurencji o pokarm równie ważnym procesem jest zabezpieczenie przed nadmiernym spasanem. Wśród roślin w toku sukcesji obserwujemy wymianę gatunków z tych, u których osobnik narażony jest na intensywne i szybkie spasanie na takie, które coraz większą część wyprodukowanej energii lokują w biomase niedostępnej dla większości konsumentów (magazynujące organy podziemne) lub coraz trudniej przyswajalnej (drewno).

Ostatnim zagadnieniem, które wymaga odpowiedzi, jest pytanie, czy

proces sukcesji to proces jednorazowy, asymptotyczny, czy też jest to proces cykliczny (sinusoidalny)? Dane empiryczne na ten temat nie są jednoznaczne. Wykazano bowiem znaczną trwałość wielu ekosystemów klimaksowych (Whittaker 1975), a równocześnie stwierdzono, iż w przyrodzie istnieją cykle odnawiania się ekosystemów (Knap 1974, Loucks 1970).

Uzyskanie odpowiedzi na przedstawione wyżej kwestie pozwoli na odpowiedź zasadniczą: czy możliwe jest zbudowanie jednej unifikującej teorii sukcesji oraz czy koncepcja Margalefa i Oduma może stanowić zrąb tej przyszej teorii.

Zakład Ochrony Przyrody i Zasobów Naturalnych PAN, Kraków.

Piśmiennictwo

Alle W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P. 1958. Zasadę ekologii zwierząt. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Banasik J. 1978a. Sezonowy rozwój i produkcja netto runa w dwóch płatach lasu grądowego w Puszczy Niepołomickiej (Seasonal development and net production of the ground flora of two oak-hornbeam stands in the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 14: 67—134.

Banasik J. 1978b. Przyrodnicza bibliografia Puszczy Niepołomickiej ze szczególnym uwzględnieniem lat 1946—1977 (A bibliography of the natural history of the Niepołomice Forest with special consideration of the period 1946—1977). *Studia Naturae A*, 14: 205—223.

Bandoła-Ciołczyk E. 1974. Production of tree leaves and energy flow through the litter in *Tilio-Carpinetum* association (International Biological Programme area). *Studia Naturae A*, 9: 29—92.

Bzowski M. 1973. Rzeźba i stosunki wodne dna doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepołomickiej (The relief and hydrology of Vistula valley bottom in the region of Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 7: 7—37.

Clements F. E. 1916. Plant succession. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 242: 1—512.

Collier B. D., Cox G. W., Johnson A. W., Miller P. C. 1978. Ekologia dynamiczna. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne, Warszawa.

Connell J. H., Slatyer R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* 111: 1119—1144.

Czarnowski M. S. 1978. Zarys ekologii roślin lądowych. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Darwin C. 1859. On the origin of species by means of natural selection. J. Murray, London.

Denisiuk Z., Medwecka-Kornaś A. 1976. Rozmieszczenie zespołów i potencjalna roślinność naturalna w Północnej części Puszczy Niepołomickiej (Distribution of the plant communities and the potential natural vegetation in the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 13: 171—195.

Drury W. H., Nisbet I. C. T. 1973. Succession. *J. Arnold Arbor.* 54: 331—368.

Dziewolski J. 1974. Standing crop, increment, and structure of the stand in

oak-lime-hornbeam forest, *Tilio-Carpinetum* (International Biological Programme area). *Studia Naturae A*, 9: 7—28.

Dziękowski J. 1978. Drzewostany rezerwatu Lipówka w Puszczy Niepołomickiej (A characteristic of the stands in the Lipówka nature reserve in the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 17: 119—133.

Dziubałowski S. 1918. Rozwój roślinności na porębach lössowych w Sandomierskiem w oświetleniu florystyczno-statystycznym. *Spraw. Tow. Nauk. Warsz.*, Wydz. III, 11: 187—204.

Elton C. 1966. The pattern of animal communities. Meuthen, London.

Emlen J. M. 1973. Ecology: an evolutionary approach. Addison-Wesley Publ. Co., Readings, USA.

Engleberg J., Boyarsky L. L. 1979. The noncybernetic nature of ecosystems. *Amer. Natur.* 114: 317—324.

Foster M. S. 1975. Algal succession in a *Macrocystis pyrifera* forest. *Marine biol.* 32: 313—329.

Frank P. W. 1968. Life histories and community stability. *Ecology* 49: 355—357.

Głowaciński Z. 1975a. Ptaki Puszczy Niepołomickiej (studium faunistyczno-ekologiczne) (Birds of the Niepołomice Forest (a faunistic-ecological study)). *Acta zool. cracov.* 20: 1—87..

Głowaciński Z. 1975b. Succession of bird communities in the Niepołomice Forest (Southern Poland). *Ekol. pol.* 23: 231—263.

Głowaciński Z. rkps. Wtórna sukcesja ptaków w dojrzewającym ekosystemie leśnym (synteza). *Studia Naturae A* (w druku).

Głowaciński Z., Weiner J. 1977. Energetics of bird communities in successional series of a deciduous forest. *Pol. ecol. stud.* 3: 147—175.

Górny M. 1975. Zoekologia gleb. Państw. Wydawn. Roln. Leśne, Warszawa.

Green B. H. 1972. The relevance of seral eutrophication and plant competition to the management of successional communities. *Biol. Cons.* 4: 378—384.

Grodziński W. 1959. Sukcesja zespołów drobnych ssaków na zarastającym zrębie i zsuwie górskim w Beskidzie Średnim (Karpaty Zachodnie) (The succession of small mammal communities on an overgrown clearing and landslip mountain in the Beskid Średni (Western Carpathians)). *Ekol. pol. A*, 7: 83—144.

Halastra G. rkps. Przeżywanie i odnawianie roślin leśnych na zrębach w północnej części Puszczy Niepołomickiej. *Wydz. Biol. i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego w Krakowie* (praca magisterska).

Horn H. S. 1974. The ecology of secondary succession. *Ann. rev. Ecol. Syst.* 5: 25—37.

Horn H. S. 1975a. Forest succession. *Sci. Amer.* 232: 90—98.

Horn H. S. 1975b. Markovian properties of forest succession. In: J. M. Diamond and M. L. Cody ed. Ecology and evolution of communities. Belknap, Harvard Univ. press, Harvard USA.

Horn H. S. 1978. Succession. In: R. M. May ed. Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell Sci. Publ., Oxford.

Hurd L. E., Mellinger M. V., Wolf L. L., McNaughton S. J. 1971. Stability and diversity of three trophic levels in terrestrial successional ecosystems. *Science* 173: 1134—1136.

Jacobs J. 1974. Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. *Proc. First Intern. Congr. Ecol.*: 94—95.

Jankowska K. 1971. Net primary production during a three-year succession on an unmowed meadow of the *Arrhenatheretum elatioris*, plant association. *Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol.* 19: 789—794.

Jankowska K., Witkowski Z. 1978. Succession studies of plants and wee-

wils (*Coleoptera, Curculionidae*) on an unmowed meadow *Arrhenatheretum elatioris* in the Ojców National Park. *Phytocenosis* 7: 333—350.

Karkanis M. 1973. Gleby leśne i łąkowe północnej części Puszczy Niepołomickiej (Woodland and meadow soils in the northern part of Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 7: 39—65.

Klein J. 1978. Klimat lokalny doliny Wisły w rejonie północnej części Puszczy Niepołomickiej (The local climate of the Vistula Valley in the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae A*, 14: 9—66.

Kluyver H. N. 1966. Regulation of a bird population. *Ostrich*, suppl. 6: 389—396.

Knapp R. 1974. Genetical and cytological conditions for syndynamical vegetation changes. In: R. Knapp ed. *Vegetation dynamics*. W. Junk, The Hague.

Koehler W. 1978. *Zarys hylopatologii*. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Kotańska M. 1970. Morfologia i biomasa podziemnych organów roślin w zbiorowiskach łąkowych Ojcowskiego Parku Narodowego (Morphology and biomass of the underground organs of plants in grassland communities of the Ojców National Park). *Studia Naturae A*, 4: 1—107.

Langer M. rkps. Typologia i właściwości gleb leśnych zespołu *Tilio-Carpinetum* w północnej części Puszczy Niepołomickiej.

Lindeman C. V. 1966. Zasielenie duba stvolovými vrediteljami v svjazi s ego oslabieniem i otmiraniem v dubravach lesostepi. W: *Vlijanie zhivotnyh na produktivnost lesnyh biogeocenzov*. Nauka, Moskva.

Loucks O. L. 1970. Evolution of diversity, efficiency, and community stability. *Amer. Zool.* 10: 17—25.

Łomnicki A. 1970. Wybrane zagadnienia genetyki wolno żyjących populacji zwierząt. *Kosmos A*, 104: 299—309.

Łomnicki A. 1976. Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów (*Adventures of ecologists and evolutionists in the land of superorganisms*). *Wiadom. ekol.* 24: 249—259.

MacArthur R. H., Connell J. 1966. *The biology of populations*. Wiley, New York.

MacArthur R. H., Wilson E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, USA.

Margalef R. 1961. Communication of structure in planctonic populations. *Limnol. Oceanogr.* 6: 124—128.

Margalef R. 1968. *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago press, Chicago—London.

Markowski R. 1971. Regeneracja acidofilnych zbiorowisk leśnych na porębach wysp Wolina i południowo-wschodniego Uznamu (Regeneration of acidophilous forest communities on clearings of the island Wolin and south-eastern Uznam). *Prace Komis. biol. PTPN* 35: 1—29.

Matsuno K. 1978. Evolution of dissipative system: a theoretical basis of Margalef's principle on ecosystem. *J. theor. Biol.* 70: 23—31.

May R. M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton USA.

Medwecka-Kornaś A. 1974. *Ochrona ekosystemów lądowych i wodnych*. W: W. Michajłow (red.) *Ochrona przyrodniczego środowiska człowieka*. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Michalik S. 1975. Roślinność wzgórza Kajasówki i zagadnienia jej ochrony (The vegetation of the Kajasówka hill and the problem of its protection). *Chrońmy Przyr. ojcz.* 31, 1: 27—31.

Nicholson S., Monk C. 1974. Changes in several community characteristics

associated with forest formation in secondary succession. Plant species diversity in oldfield succession on the Georgia Piedmont. *Ecology* 55: 1075—1085.

Nowak M. rkp. Wchodzenie roślinności nieleśnej na zręby w północnej części Puszczy Niepołomickiej. Wydz. Biol. i Nauk o Ziemi Uniwersytetu Jagiellońskiego (praca magisterska).

Obmiński Z. 1977. Ekologia lasu. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Odum E. P. 1960. Organic production and turnover in old field succession. *Ecology* 41: 34—48.

Odum E. P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262—270.

Odum H. T., Cantlon J. E., Kornicker L. S. 1960. An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species-individuals distribution, species entropy and ecosystem evolution and the meaning of a species-variety index. *Ecology* 41: 395—399.

Olson J. S., Olson M. F., Swank W. T. 1974. Man and stability in some forest ecosystems. *Proc. First Intern. Congr. Ecol.*: 226.

Orians G. H. 1974. Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. *Proc. First Intern. Congr. Ecol.*: 64—65.

Paczoski J. 1928. Biologiczna struktura lasu (Die biologische Struktur des Waldes). *Sylvan* 46: 3—5.

Paczoski J. 1930. Lasy Białowieży (Die Waldtypen von Białowieża). Państw. Rada Ochr. Przyr. *Monogr. Przyrodn.* 1. Poznań.

Paczoski J. 1951. Dzieła wybrane. Państw. Wydawn. Roln. Leśne, Warszawa.

Patten B. C. 1959. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic-dynamic aspect. *Ecology* 40: 221—231.

Pawłowski J. 1960. Wynurt (*Ceruchus chryso-melinus* Hoch w.) i kostrzeń (*Sinodendron cylindricum* L.) w Białowieskim Parku Narodowym (*Ceruchus chryso-melinus* Hoch w. and *Sinodendron cylindricum* L. in Białowieża National Park). *Folia forest. pol. A*, 2: 101—112.

Pawłowski J. 1961. Próchnojady blaszkoroże w biocenozie leśnej Polski (*Lamellicornes cariophages* in forest biocenosis of Poland). *Ekol. pol. A*, 9: 335—437.

Peters R. H. 1976. Tautology in evolution and ecology. *Amer. Nat.* 110: 1—12.

Pianka E. R. 1970. On r- and K-selection. *Amer. Nat.* 104: 592—597.

Pickett S. T. A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Nat.* 110: 107—119.

Pickett S. T. A., Thompson J. N. 1978. Patch dynamics and the design of nature reserves. *Biol. Conserv.* 13: 27—37.

Pielou E. C. 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. *J. theor. Biol.* 10: 370—383.

Rabotnov T. A. 1974. Differences between fluctuations and successions. Examples in grassland phytocenoses of the USSR. In: R. Knapp ed. *Vegetation dynamics*. W. Junk, The Hague.

Rajski A. 1965. Sukcesja ekologiczna (wprowadzenie) (Ecological succession (introduction)). *Ekol. pol. B*. 11: 23—49.

Rejmanek M. 1979. Stability and complexity in biotic communities theoretical and empirical approach. In: M. Ruzicka ed. *Vth Intern. Symp. Probl. Ecol. Land. Res.*, Bratislava: 65—72.

Schmalhausen I. I. 1968. Kibernetические вопросы биологии. *Kibernetika v monografiach* 4: 1—223.

Shafi M. I., Yarranton G. A. 1973. Diversity, floristic richness and species evenness during a secondary (post fire) succession. *Ecology* 54: 897—902.

Shannon C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell. System tech. J.* 27: 379—423, 623—656.

Shure D. J., Ragsdale H. L. 1977. Patterns of primary succession on granite outcrop surfaces. *Ecology* 58: 993—1006.

Sławiński W. 1950. Podstawy fitosocjologii. Nakł. UMCS, Lublin.

Smith R. L. 1966. Ecology and field biology. Harper and Row, New York—London.

Starzyk J. R. 1977. Wpływ wieku drzewostanu na skład gatunkowy i liczebność występowania kózkowatych (*Col. Cerambycidae*) w Puszczy Niepołomickiej (Influence of the stand age on the quality of the composition and the numerousness of the timber beetles (*Col., Cerambycidae*) in the Niepołomice Forest). *Acta agr. et silv., ser. silv.* 17: 117—135.

Starzyk J. R., Witkowski Z. 1983. Zgrupowania owadów kambio-ksylofagów towarzyszące sukcesji wtórnej lasu w grądach Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae A*, (w druku).

Sukačev V. N. 1928. Rastitelnyje soobščestva (vvedenie v fitosocjologiu). Izd. Kniga, Leningrad—Moskva.

Sukačev V. N., Dylis I. V. 1964. Osnovy lesnoj biogeocenologii. Izd. Nauka, Moskwa.

Szafer W., red. 1965. Ochrona przyrody i jej zasobów. Problemy i metody. Zakł. Ochrony Przyr. PAN, Kraków.

Szafer W., Kulczyński S., Pawłowski B. 1953. Rośliny polskie. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Szujecki A. 1971. Wpływ rębni zupełnej na zgrupowanie ściółkowych kusakowatych (*Col., Staphylinidae*) borów sosnowych świeżych (The effect of clear-cutting upon the community of litter inhabiting staphylinids (*Col., Staphylinidae*) in fresh pine forest). *Folia forest. pol. A*, 18: 5—45.

Szymkiewicz B. 1971. Tablice zasobności i przyrostu drzewostanów. Wyd. IV. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne, Warszawa.

Tansky M. 1976. Structure, stability and efficiency of ecosystem. *Progr. theor. biol.* 4: 205—262.

Towpasz K. 1976. Primary production of the herb layer in the forest association *Tilio-Carpinetum* of the Pogórze Wielickie Region (near Bochnia). *Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol.* 24: 205—211.

Tramer E. 1969. Bird species diversity: Components of Shannon's formula. *Ecology* 50: 927—929.

Tramer E. 1975. The regulation of plant species diversity on an early successional old-field. *Ecology* 56: 905—914.

Trojan P. 1977. Ekologia ogólna. Państw. Wydawn. Nauk., Warszawa.

Trojan P. 1980. Homeostaza ekosystemów. Zakł. Narod. im. Ossolińskich, Wrocław.

Usher M. B. 1979. Markovian approaches to ecological succession. *J. Anim. ecol.* 48: 413—426.

Whittaker R. H. 1965. Dominance and diversity in land plant communities. *Science* 147: 250—260.

Whittaker R. H. 1966. Forest dimensions and production in the Great Smoky Mountains. *Ecology* 47: 103—121.

Whittaker R. H. 1970. Communities and ecosystems. MacMillan Publ. Co., New York.

Whittaker R. H. 1974. Climax concept and recognition. In: R. Knapp ed. Vegetation dynamics. W. Junk, The Hague.

Whittaker R. H. 1975. Communities and ecosystems. Second ed. MacMillan Publ. Co., New York.

Whittaker R. H., Levin S. A. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoret. pop. Biol.* 12: 117—139.

Whittaker R. H., Woodwell G. M. 1969. Structure, production and diversity of the oak-pine forest at Brookhaven, New York. *J. Ecol.* 57: 155—174.

Witkowski Z. 1969. Zespół ryjkowców (*Coleoptera, Curculionidae*) łąki koszonej i nie koszonej w Ojcowskim Parku Narodowym (The community of weevils (*Coleoptera, Curculionidae*) of the mown and unmown meadow in the Ojców National Park). *Ochr. Przyr.* 34: 185—204.

Witkowski Z. 1973. Species diversity, stability and succession. Studies on weevils (*Curculionidae, Coleoptera*) and their host plants during the succession on meadows under the influence of draining. *Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol.* 21: 223—228.

Witkowski Z. 1978a. Wpływ wyboru kryterium pozycji gatunku w zespole na wartość wskaźnika różnorodności gatunkowej (On the influence of the basis used for the calculation of relative abundance on the index of species diversity). *Wiad. ekol.* 24: 391—398.

Witkowski Z. 1978b. Correlates of stability and diversity in weevil communities. *Oecologia* 37: 85—92.

Witkowski Z. 1980. The changes of parameters describing plants and weevils (*Coleoptera, Curculionidar*) of the herb stratum during the secondary succession of oak-hornbeam forest. *Bull. Acad. Pol. Sci. ser. biol.* 28: 533—539.

Witkowski Z. rkps. The discrepancy of Horn's results on the succession of trees.

Witkowski Z., Mazur M. 1982. Roślinność i ryjkowce (*Coleoptera, Curculionidae*) warstwy zielnej w toku sukcesji wtórnej lasu w grądach Puszczy Niepołomickiej. *Studia Naturae A.* 27: 79—100.

Włoczewski T. 1968. Ogólna hodowla lasu. Państw. Wydawn. Roln. i Leśne, Warszawa.

SUMMARY

The aim of this study was to investigate the secondary succession process in an oak-hornbeam forest (*Tilio-Carpinetum*) in the Niepołomicze Forest, and to compare the results obtained with Margalef's (1968) and Odum's (1969) theoretical assumption. Tree stands, plants of the herb layer, bird communities, herbivorous beetles-weevils (*Coleoptera, Curculionidae*), and cambio-xylophagous insects were studied. The data on bird succession here presented were based entirely on the publications by Głowaciński (1975b, msc.) and Głowaciński and Weiner (1977).

Uniform habitat condition characterized the oak-hornbeam forest of the Niepołomicze Forest. An additional unifying factor was forest management applied all over investigated area. The particular groups of organisms were studied in six (birds and cambio-xylophagous insects) or seven (tree-stands, plants of the herb layer and weevils) plots assuming that each plot corresponded to the determined stage of the development of forest biocenosis (fig. 1).

The course of structural and functional characteristics of the particular communities during succession allowed to systematize them as follows (fig. 18):

1. To the group of characteristics, which increased in the course of succession, the following ones were reckoned: biomass of wood, biomass of tree leaves, wood production, production of tree leaves, density of birds, density of cambio-xylophagous insect larvae, vertical stratification of tree stand, habitat stratification in bird commu-

nities, number of species, species diversity and evenness of bird communities, niche specialization in weevil communities, mean diameter of trees, the coefficient of variation of the mean diameter of trees, and the coefficient of variation of the mean body size in cambio-xylophagous insects. Moreover, in the herb layer plants, birds, and in cambio-xylophagous communities the intensity of biocenotic relations were increased in the course of succession.

2. The characteristics which decreased in the course of succession were as follows: biomass and production of the herb layer plants, turnover of tree biomass [P/B], production efficiency [P/A] in birds, grazing of wood, grazing of the herb layer plants, number of species of the herb layer plants and weevils, habitat stratification in weevil communities, mean height of the herb layer plants, mean biomass of birds, and mean body size in cambio-xylophagous insect communities.

3. The following characteristics did not change in the course of succession: species diversity and evenness of cambio-xylophagous insects, coefficient of variation of the mean height of herb layer plants ratio of r- to K-strategists in bird communities.

4. Among the characteristics which increased in the first phase of succession, and then decreased having reached their maximum in the intermediate stages, the following ones were included: biomass of birds, biomass of weevils, production of birds, biomass turnover of tree leaves, density of weevils, and grazing of tree leaves.

5. Among characteristics, which decreased in the initial phase of the process reaching their minimum in the intermediate stages and then increased, the following ones were reckoned: biomass turnover in bird communities, number of species of cambio-xylophagous insects, species diversity and evenness of herb layer plants, species diversity and evenness of weevils, coefficient of variation of mean body size in weevil communities, and the fraction of K-strategists in the herb layer plants.

It was established that among these characteristics, which reached their extreme values in the intermediate stages of succession, that state occurred in the 15th year of succession. Thus, it may be supposed that this is an essential turning point in the course of succession.

The changes in the particular parameters did not happen with the same intensity in the course of succession (tab. I). Among the most intensively changing parameters (coefficient of variations of the mean value of a parameter in the course of succession ≥ 100) the following ones were reckoned: grazing of tree leaves, density of cambio-xylophagous insect larvae, density of birds, mean biomass of birds, fraction of r-strategists in the herb layer plants, and the density and biomass of weevils. The evenness of herb layer plants, number of species of weevils, niche specialization in weevil communities, species diversity, mean body size and coefficient of variation of mean body size in cambio-xylophagous insect communities were subjected to slight changes ($30 > CV \geq 10$). Very slight changes ($CV < 10$) were observed in the mean height of the herb layer plants, coefficient of variation of the mean height of the herb layer plants, biomass turnover in bird communities, and evenness of cambio-xylophagous insects.

Studies on the correlations between the particular characteristics in each of the groups of organisms investigated allow to make the following generalizations (tab. II—VI):

1. Simple energetic characteristics (biomass, production, density) in all groups of organisms were always correlated positively, if that correlation was significant.

2. Significant correlations between simple energetic characteristics (biomass, production, density) and complex characteristics (biomass turnover, production efficiency) are in general negative. Only production and biomass of tree leaves correlate positively with the biomass turnover of tree leaves.

3. Relations between structural characteristics (species number, species diversity and evenness) are always positive. However, among the herb layer plants and in cambio-

-xylophagous communities, species diversity was correlated more closely with the number of species; on the other hand, in bird and weevil communities, diversity of species was correlated more closely with their evenness.

4. In general, the simple energetic characteristics (biomass, production and density) are positively correlated with structural characteristics (species number, species diversity and evenness).

5. A comparison of the groups of correlations between different features within the community versus the correlations between analogous characteristics of different communities showed (fig. 18) that in the first case 30% of correlations was statistically significant, and in the second case less than 10% of all the relations studied were significant.

Before the results obtained were compared with the theoretical anticipations of the Margalef and Odum model of succession, the author discussed the assumptions of that conception and all critical remarks concerning it. The Margalef and Odum theory originated in result of the scientists changing their interests from the studies on the process of species exchange towards the studies on the changes in the structure and functioning of the biocenosis accompanying the process of species exchange. The tabular model of succession (tab. VIII) constitutes the summation and generalization of these studies. Both these authors of the new conception of succession utilized the generalizations of cybernetics. The results of subsequent empirical studies and theoretical considerations revealed that their theory has numerous inaccuracies. The most important ones are as follows:

- 1) incompatibility of the course of changes in the characteristics in many successional processes with the theoretical assumptions of the model, 2) inconsistency of correlations between the characteristics investigated and the relations anticipated on the basis of the course of characteristics in the model, 3) tautological character of Odum's model of succession, 4) foundation of the phenomenon of succession on the levels of biological organisation of the community, biocenosis and ecosystem, and the entailed maladjustment of the conception presented to the theory of natural selection, 5) the model of succession is an "external" one, i.e. it describes the phenomenon of succession without entering the mechanism of the process of exchange of species, 6) the empirical basis of the model is very poor. This is specially marked in the lack of elaborations concerning the succession of heterotrophic organisms in the course of the succession of an ecosystem, 7) acceptance of the groundless assumption that an ecosystem is a cybernetic system.

The comparison of the results of the present study with the anticipations of the model of succession was preceded by a discussion on the reliability of the results collected. It was stated that the course of the succession studied is influenced by many factors, of which man's economic activity is the most important. The planting of a new generation of trees of the mature climax tree stand on the clear-cut area exerts the strongest influence on the course of succession. That measure pronouncedly shortens the course in time. Other human activities e.g. the introduction of the pheasant in the avifauna communities, or the removal of wood from the forest influence the local changes in the characteristics of the particular groups of organisms. It seems, however, that these deforming effects do not change the course of the process studied in an essential way. As results from a comparison with other successional data, the investigated succession with respect to plants, birds, and weevils approach the observations of other authors in a considerable degree.

The results of the present study compared with the anticipations of the Margalef and Odum model of succession showed that the model generalizes too much the phenomenon of succession. The changes in the characteristics run in the particular groups of organisms in an individualistic way and most of them changed contrary to

the assumptions of the model (fig. 18). This proves that the changes on the level of an ecosystem or biocenosis are the result of those occurring in the particular communities of organisms. The above-mentioned statement limits considerably the anticipation ability of the theory under study. Moreover, it has been stated that the Margalef and Odum conception of succession generalizes also the temporal course of the process, for in many groups of organisms, apart from those characteristics, which reached their extreme values at the beginning and at the end of the process, there were also characteristics, which reached their extreme values in the intermediate stages of the process. The possibility of such a course of the characteristics was not taken into account in the model.

The correlation test showed that the majority of correlations agreed with the anticipations of the authors of the succession model. However, as it proved in the discussion, such a test was of a marginal significance for the assessment of the value of the model under study.

The facts collected in the present study confirm the disagreement of the tested model of succession with reality, which was also stated earlier by other authors. It seems that before starting to form a new unifying conception it is necessary to answer the following questions: 1. Which level of biological organisation ought to be the basis for the theory of succession? 2. How does the process of species exchange proceed, and what is its reason? Is the phenomenon of succession a single, asymptotic process, or a cyclic one?

Nature and Natural Resources Protection Research Centre of the Polish Academy of Sciences, Cracow

Treść

I. Wstęp	7
II. Teren i metody pracy	10
III. Wyniki badań	14
A. Przebieg zmian charakterystyk w poszczególnych grupach organizmów	14
1. Charakterystyki energetyczne	14
2. Charakterystyki strukturalne, biologia gatunków i presja selekcyjna	21
3. Ogólna homeostaza	28
4. Podsumowanie dynamiki zmian charakterystyk w toku sukcesji	29
B. Korelacje między różnymi parametrami w obrębie poszczególnych grup organizmów	31
1. Drzewostan	34
2. Rośliny warstwy zielnej	35
3. Ptaki	38
4. Ryjkowce	39
5. Kambio-ksylofagi	42
6. Podsumowanie	42
C. Korelacja między analogicznymi charakterystykami w różnych grupach organizmów	44
IV. Koncepcja sukcesji Margalefa i Oduma i jej krytyka	46
1. Założenia koncepcji	46
2. Tabelaryczny model sukcesji ekosystemu	47
3. Krytyka koncepcji sukcesji Margalefa i Oduma	51

V. Dyskusja	55
1. Wpływ siedliska, gospodarki leśnej i metodyki pracy na wyniki badań .	55
2. Test hipotetyczny przewidywań modelu sukcesji Margalefa i Oduma	58
3. Założenia przyszłej teorii sukcesji	67
Piśmiennictwo	69
Summary	74