

Bogdan BrzezieckiKatedra Hodowli Lasu
Wydziału Leśnego SGGW-AR
ul. Rakowiecka 26/30
02-528 Warszawa**Sukcesja roślinności:
w poszukiwaniu ogólnego modelu****Plant succession:
searching for a general model****1. Wstęp**

W najbardziej ogólnym znaczeniu termin „sukcesja” oznacza sekwencje, czyli uporządkowane następstwo zbiorowisk roślinnych i zespołów zwierzęcych w przestrzeni lub w czasie (Drury i Nisbet 1973). Zmiany biocenoz, związane z przestrzennymi lub czasowymi gradientami różnych czynników ekologicznych, obserwowano i opisywano od dawna. Dopiero jednak na początku XX w. powstała teoria, która tłumaczyła mechanizmy i przyczyny sukcesji (Cowles 1911, Clements 1916, 1928, 1936). Główną rolę w sformułowaniu teorii sukcesji przypisuje się Clementsowi; jest on m.in. autorem podstawowych pojęć, używanych do dzisiaj przy opisywaniu zjawisk sukcesyjnych (gatunki pionierskie, klimaks, seria sukcesyjna i in.). Wśród sukcesorów Clementsa na pierwszym miejscu znajduje się inny amerykański ekolog, E. P. Odum, autor klasycznego podręcznika podstaw ekologii (Odum 1982). Odum przejął, rozwinął i unowocześnił większość koncepcji Clementsa dotyczących sukcesji. Teoria sukcesji w ujęciu Clementsa-Oduma, wynikające z niej twierdzenia i prawidłowości stanowią i stanowią w pewnym stopniu w dalszym ciągu podstawowy „standard” przy interpretacji zjawisk zachodzących w trakcie sukcesji. Tym niemniej, dosyć wcześnie pojawiły się pierwsze zastrzeżenia, poddające w wątpliwość zarówno samą „filozofię” leżącą u podstaw tej teorii (Gleason 1917), jak i ogólność zakładanych przez nią mechanizmów (Egler 1954). Szczególnie w latach siedemdziesiątych wzrosła liczba prac i autorów, atakujących założenia teorii Clementsa-Oduma (Connell 1972, Drury i Nisbet 1973, Colinvaux 1973, Horn 1974, Niering i Goodwin 1974, Pickett 1976, Connell i Slatyer 1977, Grime 1977, Van Hulst 1978, MacMahon 1980, Noble i Slatyer 1980). Zainteresowanie problemami teorii sukcesji nie słabnie również obecnie. W dalszym ciągu powstają bowiem opracowania, których autorzy prezentują wyniki prób powtórnego zdefiniowania założeń teorii sukcesji i znalezienia wyjaśnień alternatywnych (np. Huston i Smith 1987, Pickett i in. 1987).

Intencją tej pracy jest uporządkowanie oraz przegląd głównych założeń i poglądów, związanych zarówno z „klasycznymi” jak i bardziej współczesnymi modelami sukcesji ekologicznej. W poniższym przeglądzie uwzględniono głównie modele sukcesji roślinności, m.in. ze względu na rolę tych modeli w rozwoju ogólnej teorii sukcesji (Miles 1987).

2. Teoria sukcesji Clementsa-Oduma oraz jej przeciwnicy

2.1. Sukcesja w ujęciu Clementsa

Clements (1916, 1928, 1936) jest autorem pierwszego (werbalnego) modelu sukcesji. Zgodnie z tym modelem, w przebiegu sukcesji można wyróżnić trzy główne fazy, charakteryzujące się dominacją innych procesów sukcesyjnych. Te fazy to inicjacja, kontynuacja i zakończenie sukcesji.

Fazę inicjalną każdej sukcesji rozpoczyna proces nudacyjny (nudation), polegający na pojawieniu się wolnej powierzchni gruntu z substratem glebowym. W przypadku, gdy ten ostatni nie był nigdy wcześniej okupowany przez roślinność, mamy do czynienia z sukcesją pierwotną. Jeżeli roślinność istniała już wcześniej na danym terenie i została zniszczona, to zachodzi przypadek sukcesji wtórnej.

Po otwarciu wolnej przestrzeni i uwolnieniu zasobów, rozpoczyna się następny proces — migracja, obejmująca m.in. obsiew powierzchni przez nasiona i zarodniki gatunków, których osobniki znajdują się w bliższej i dalszej odległości od danej powierzchni. W przebiegu sukcesji wtórnej ważną rolę odgrywają elementy rezydualne — nasiona, zarodniki, organy rozmnażania wegetatywnego — które przetrwały zaburzenie tworząc glebowy bank diaspor.

Pomyślnie zakończenie inicjalnej fazy sukcesji zależy od tego, czy osobniki różnych gatunków, przybywające na otwartą powierzchnię, zdolają się na niej zainstalować na dłużej i kontynuować wzrost. Proces ten Clements określał mianem ecesis.

W fazie środkowej sukcesji dominują dwa następne, równoległe przebiegające procesy. Pierwszy z nich to konkurencja, wynikająca stąd, że nie-liczne początkowo osobniki wywierają z czasem, w miarę wzrostu liczby gatunków i liczebności populacji, coraz większy wpływ na siebie. Szczególnie między gatunkami o zbliżonych wymaganiach nasila się współzawodnictwo o potrzebną do życia przestrzeń, dostęp do zasobów pokarmowych itp.

Drugi proces, towarzyszący konkurencji, to reakcja, polegająca na zmianie warunków środowiska pod wpływem biocenozy: Pierwotnie martwe podłoże, na skutek oddziaływania żywych organizmów, ulega daleko idącym zmianom fizycznym i chemicznym, m.in. wzbogaca się w szczątki organiczne, dzięki czemu nabiera właściwości gleby. Odpowiednie przemiany następują także w miejscowych warunkach mikroklimatycznych (Obmiński 1977).

Fazę finalną sukcesji charakteryzuje, według Clementsa, proces stabilizacji, prowadzący do powstania takiej kombinacji gatunków, która jest zdolna do ciągłego trwania w czasie w postaci zbiorowiska klimaksowego. Zbiorowisko klimaksowe porównał Clements do swoistego „superorganizmu”, a sam proces prowadzący do jego powstania — do rozwoju osobniczego (ontogenezy). W ujęciu Clementsa sukcesja jest procesem wysoce uporządkowanym, o jednoznacznym, z góry dającym się przewidzieć wyniku. Gatunki, wystę-

pujące we wczesnych etapach sukcesji, potrzebne są w celu „przygotowania drogi” dla gatunków klimaksowych. Za główną przyczynę i motor napędowy sukcesji uznawał Clements kierunkowe zmiany środowiska (reakcja), ułatwiające pojawianie się gatunków kolejnych stadiów sukcesyjnych.

2.2. Tabelaiczny model sukcesji Oduma

Główne założenia, tkwiące u podstaw ujęcia zaproponowanego przez Clementsa, można odnaleźć także w modelu sukcesji, opracowanym przez Oduma (1982). Nie ma w nim wprawdzie miejsca na analogię z „superorganizmem”, ale jej rolę spełnia koncepcja ekosystemu, która zachowuje szereg właściwości, zakładanych już przez Clementsa dla „superorganizmu” (zdolność do homeostazy i samoregulacji, wewnętrzne uporządkowanie i organizacja, kierunkowość i celowość itp.).

Według Oduma (1982) sukcesję ekologiczną określają trzy główne stwierdzenia:

(1) sukcesja jest to uporządkowany proces rozwoju biocenozy, w pewnej mierze ukierunkowany i z tego względu możliwy do przewidzenia;

(2) sukcesja jest wynikiem zmian zachodzących pod wpływem biocenozy w środowisku abiotycznym, tzn. jest zależna od biocenozy, nawet jeżeli warunki abiotyczne określają jej kierunek i szybkość, a często wyznaczają też granice, do których rozwój może dojść;

(3) punktem kulminacyjnym sukcesji jest ustabilizowany ekosystem, w którym utrzymuje się maksimum biomasy (lub duża ilość informacji) i maksimum funkcji symbiotycznych między organizmami w przeliczeniu na jednostkę przepływającej (dostępnej) energii.

Generalnie, „strategia” sukcesji jako procesu stosunkowo krótkotrwałego jest więc w zasadzie taka sama, jak „strategia” długotrwałego rozwoju ewolucyjnego biosfery; jest to mianowicie tendencja do wzrostu homeostazy, czyli nasilania się regulacyjnego wpływu biocenozy na środowisko abiotyczne, aż do maksymalnej kontroli jego zaburzeń.

Podsumowaniem poglądów Oduma na istotę sukcesji jest znany, często cytowany, tabelaiczny model trendów w energetyce i strukturze biocenozy, w biologii gatunków, krążeniu składników pokarmowych, presji selekcyjnej i ogólnej homeostazy — trendów, jakich można oczekiwać w miarę procesu „dojrzewania” biocenozy i zastępowania stadiów rozwojowych — stadiami dojrzałymi (Odum 1982, s. 304).

2.3. Krytyka modelu Clementsa-Oduma

Jednym z pierwszych krytyków teorii sukcesji w jej klasycznym wydaniu był Gleason (1927, 1939), prekursor „indywidualistycznego” kierunku w ekologii. Znaczenie mechanizmu reakcji, jako jedynej siły napędowej sukcesji,

zakwestionował również dosyć dawno Egler (1954). Punktem wyjścia były dla niego obserwacje wskazujące na możliwość występowania w składzie gatunkowym biocenozy, już na samym początku sukcesji, gatunków, które pozycję dominującą w zbiorowisku osiągają z reguły w różnych stadiach sukcesji, łącznie z tzw. stadiami klimaksowymi. Obserwacje te skłoniły Eglera do sformułowania dwóch alternatywnych hipotez. Zgodnie z hipotezą „sztafety florystycznej” (relay floristics), jedna grupa roślin przekazuje siedlisko następnej, aż do momentu osiągnięcia stabilnego etapu. Hipoteza ta jest zgodna z poglądem klasycznym. Zgodnie z alternatywną hipotezą „początkowego składu florystycznego” (initial floristic composition), przebieg zdarzeń, zwłaszcza w początkowym okresie sukcesji wtórnej, jest zdeterminowany składem gatunkowym, ukształtowanym w mniej lub bardziej przypadkowy sposób w momencie rozpoczęcia sukcesji.

McCormick (1968, wg Drury'ego i Nisbeta 1973) przeprowadził interesujący eksperyment terenowy, którego celem było zbadanie funkcjonalnego znaczenia mechanizmów reakcji. Eksperyment polegał na systematycznym usuwaniu roślin jednorocznych z pewnych fragmentów zaoranego gruntu w celu zbadania, jaki to będzie miało wpływ na rośliny wieloletnie, które uznawane są za następne ogniwo w sukcesji na gruntach porolnych. Okazało się, że obecność roślin jednorocznych nie tylko nie ułatwiała, ale wręcz hamowała i opóźniała przebieg zmian sukcesyjnych. Na tych poletkach bowiem, na których rośliny jednoroczne były usuwane, biomasa, liczebność i zaawansowanie w rozwoju roślin wieloletnich wielokrotnie przewyższały analogiczne wartości, uzyskane dla poletek kontrolnych.

Omawiając wyniki tego oraz wielu innych eksperymentów i obserwacji, Drury i Nisbet (1973) poddają w wątpliwość szereg założeń przyjmowanych w ramach klasycznej teorii, dotyczących takich procesów, jak zmiana produkcji, biomasy i różnorodności gatunkowej biocenozy w przebiegu sukcesji, współzależność między rozwojem gleby i rozwojem biocenozy, mechanizmy następstwa gatunków w przebiegu sukcesji, korelacja między różnorodnością i stabilnością biocenozy.

W podobnie krytyczny sposób odnoszą się do trendów zaproponowanych w modelu Oduma Connell i Slatyer (1977). Podkreślają oni, że wiele z tych trendów jest zwykłą konsekwencją upływu czasu, a nie przejawem wewnętrznej regulacji biocenotycznej. Dotyczy to np. wzrostu biomasy, różnorodności gatunkowej i biochemicznej, zmiany stosunku produkcji do biomasy i innych charakterystyk bioenergetycznych, wzrostu złożoności strukturalnej, wzrostu znaczenia detrytusy w odnawianiu składników pokarmowych. Inne prognozy modelu Oduma wynikają z apriorycznego założenia, że dojrzałe biocenozy są wysoko zorganizowanymi, stabilnymi systemami, o maksymalnej homeostazie utrzymywanej dzięki wewnętrznym mechanizmom o charakterze sprzężeń zwrotnych. Założenie to jest jednak oparte tylko na analogii i nie zostało dotąd, jak podkreślają Connell i Slatyer (1977), potwierdzone empirycznie.

Przykłady kwestionujące słuszność i ogólność trendów i prawidłowości przewidywanych przez model Oduma można znaleźć także w pracach innych autorów: McCormicka (1968), Colinvaux (1973), Horna (1974), Van Hulsta (1978), MacMahona (1980).

3. Współczesne modele sukcesji ekologicznej

3.1. Sukcesja jako gradient w czasie

Jedną z pierwszych prób nowego spojrzenia na istotę zjawisk sukcesyjnych była praca Drury'ego i Nisbeta (1973). Autorzy ci dopatrują się możliwości wyjaśnienia prawidłowości sukcesji w uderzającej zgodności, jaka występuje między przestrzennymi sekwencjami roślinności wywołanymi oddziaływaniem różnych czynników stresujących z jednej strony oraz wczesnymi i późniejszymi etapami sukcesji — z drugiej strony.

Przestrzenne sekwencje roślinności są już stosunkowo dobrze poznane. Wiadomo, że każdy gatunek jest najlepiej przystosowany do określonego typu siedliska oraz ma największą zdolność konkurencyjną w ograniczonym zakresie warunków. Powoduje to, że poszczególne gatunki stają się dominantami w różnych punktach gradientów ekologicznych (Whittaker 1953, MacIntosh 1967, Mueller-Dombois i Ellenberg 1974, Austin 1979).

Drury i Nisbet (1973) zwracają uwagę, że rośliny reprezentujące wysokie formy życiowe (np. fanerofity) z reguły osiągną pozycję dominującą w warunkach niskiego poziomu stresów środowiskowych (przez stres należy tu rozumieć warunki, które ograniczają możliwość produkcji, np. niedostatek światła, wody, składników pokarmowych lub suboptymalna temperatura — Grime 1977). W przeciwieństwie do fanerofitów rośliny należące do niższych form życiowych (terofity, geofity) mogą dominować przy wysokim poziomie stresów środowiskowych. Dzieje się tak m.in. dlatego, że organy wzrostowe i rozrodcze tych ostatnich są dobrze chronione przed szkodliwym i niszczącym wpływem niekorzystnych warunków. W przypadku fanerofitów sytuacja jest odwrotna — ich organy wzrostowe umieszczone są wysoko nad powierzchnią gleby, co powoduje, że są one w większym stopniu narażone na ujemne wpływy środowiska. Mniejszą odporność fanerofitów na warunki stresowe kompensuje ich wyższa zdolność konkurencyjna. Dzięki temu, że wytwarzają one trwałe struktury podtrzymujące (wegetatywne), łatwo wypierają rośliny należące do niższych form życiowych, które muszą co roku odbudowywać struktury fotosyntetyczne.

Dokładnie taka sama sytuacja występuje w przypadku sukcesji, którą można traktować jako swoisty gradient w czasie, charakteryzujący się początkowo wysokim i obniżającym się z upływem czasu poziomem stresów środowiska (Drury i Nisbet 1973). Ewolucyjne przystosowanie gatunków do określonego i ograniczonego zakresu warunków siedliskowych powoduje,

że w różnych etapach sukcesji i przy różnym poziomie stresów środowiska dominują grupy gatunków o różnej strategii adaptacyjnej. We wczesnych etapach sukcesji dominują gatunki, których strategia życiowa polega m.in. na produkowaniu licznych, łatwo i szeroko rozsiewających się nasion, pozbawionych substancji zapasowych. Charakteryzują się one tym, że osiągają na ogół małe rozmiary, szybko rosną i przechodzą pełny cykl rozwojowy, zanim zostaną wyparte przez silniejszych konkurentów. Rośliny te inwestują w części wegetatywne tylko w niezbędnym zakresie, przeznaczając większość energii na produkcję diaspor.

W dalszych etapach sukcesji zaczynają stopniowo dominować gatunki przystosowane do niskiego poziomu stresów środowiska. Gatunki te wprawdzie wolniej zdobywają teren, wytwarzając stosunkowo małą liczbę nasion, rozsiewanych na bliskie odległości, oraz wolno rosną w młodości, ale z czasem, dzięki długowieczności i dużym rozmiarom, dzięki wykształcaniu silnych systemów korzeniowych i gromadzeniu zapasów pokarmowych osiągną w biocenozie pozycję dominującą.

Dodatek I zawiera listę najważniejszych cech, charakteryzujących właściwości fizjologiczne oraz cykle biologiczne gatunków, które wykształciły odmienne strategie życiowe, pozwalające im na dominację w różnych stadiach sukcesji (Huston i Smith 1987).

Drury i Nisbet (1973) podkreślają, że obie te skrajne strategie (jak i strategie pośrednie) są na dalszą metę równie skuteczne dzięki temu, że praktycznie w każdym regionie geograficznym istnieją stałe gradienty czynników stresowych różnego rodzaju. Stąd nie ma potrzeby zakładać, że gatunki przystosowane do siedlisk eksponowanych na wysoki poziom stresów są „niedojrzałe” lub „gorzej zaadaptowane”. Jeżeli mierzyć czas skalą geologiczną, to okaże się, że siedliska stabilne i osłonięte mają równie przejściowy charakter jak siedliska otwarte i eksponowane.

Analogię między gradientami przestrzennymi i czasowymi podkreśla także Pickett (1976). Dodatkowo postuluje on, że podstawowym wyznacznikiem pozycji gatunków roślin wzdłuż gradientów sukcesyjnych są ich różne strategie życiowe, regulujące stopień dopuszczalnych rekombinacji genetycznych. Strategie te obejmują m.in. sposoby zapylania. Dla dwóch głównych sposobów zapylania, tj. samozapylania i zapylania krzyżowego, stopień dopuszczalnych rekombinacji genetycznych jest różny — mniejszy w pierwszym i większy w drugim przypadku. Przy wysokim poziomie stresów warunków abiotycznych optymalna strategia obejmuje szybką inwazję i wykorzystanie siedliska przez dużą liczbę dobrze przystosowanego, wyspecjalizowanego potomstwa. W tym przypadku korzystna jest więc mniejsza częstotliwość rekombinacji genetycznych, którą zapewnia samopylność. Sposoby zapylania, dopuszczając większe zróżnicowanie właściwości dziedzicznych (zapylanie krzyżowe), są w takich warunkach mniej wydajne, ponieważ znaczna liczba potomstwa nie może przeżyć. Efektywność tych sposobów wzrasta natomiast

w warunkach obniżonego poziomu stresów środowiska i powolnych, kierunkowych zmian, dzięki temu, że większe zróżnicowanie potomstwa zwiększa szansę dostosowania przynajmniej części populacji do nowego środowiska. Korelację między sposobem zapyłania i typem siedliska stwierdzono np. w przypadku gatunków z rodziny *Compositae* (tab. I).

Tab. I. Korelacja między układem genetycznym i typem biotopu w rodzinie *Compositae*, plemię *Chicorieae* (Stebbins 1958, wg Picketta 1976)

x — liczba chromosomów

Correlation of genetic system and habitat in *Compositae*, tribe *Chicorieae* (Stebbins 1958, acc. to Pickett 1976)

x — number of chromosomes

Układ genetyczny Genetic system	Ogólna liczba gatunków Total species N	Typ biotopu Habitat type		
		Stabilny Stable	Przejściowy Intermediate	Niestabilny Unstable
Zapylenie krzyżowe Cross fertilizing $x = 8$ lub (or) 9	98	47	44	7
Zapylenie krzyżowe Cross fertilizing $x = 6$ lub (or) 7	28	2	26	0
Zapylenie krzyżowe Cross fertilizing $x = 5, 4$ lub (or) 3	18	4	13	1
Samozapylenie Self-fertilizing	57	6	28	23

Podobny przykład ograniczenia możliwości rekombinacji genetycznych u gatunków pionierskich podają również Brown i Burdon (1987). U połowy spośród 18 gatunków roślin, należących do najbardziej uciążliwych chwastów występujących w uprawach rolniczych, stwierdzono zjawisko samozapyłania. Pozostałe również cechowały się zmniejszoną częstotliwością rekombinacji genetycznych, ze względu na dominację wegetatywnego sposobu rozmnażania.

3.2. Sukcesja jako proces demograficzny

W większości definicji sukcesji podkreśla się dwa aspekty tego zjawiska. Po pierwsze, zwraca się uwagę na fakt, że rozpoczęcie tego procesu poprzedza zwykle dłuższy lub krótszy okres, kiedy warunki wzrostu i rozwoju organizmów są niekorzystne. Niezależnie od ostatecznego kierunku zmian sukcesyjnych, początkiem jest proces kolonizacji nagiej, nie pokrytej przez roślinność, powierzchni. Drugą, bardzo ważną cechą sukcesji jest zmiana składu gatunkowego biocenozy, co jest równoznaczne z pojawianiem się,

osiąganiem pewnej liczebności i stopniowym zanikaniem populacji różnych gatunków w miarę postępu sukcesji na określonym terenie. Z powyższego wynika, że w przebiegu sukcesji główną rolę odgrywają dwa mechanizmy: mechanizm kolonizacji wolnej powierzchni gruntu oraz mechanizm pozwalający gatunkom przetrwać (lub prowadzący do ich lokalnego zaniku i ustąpienia) w warunkach imigracji innych gatunków, wzrastającej różnorodności biocenozy i zmiany względnej liczebności populacji.

Jak podkreśla Mortimer (1987, por. także Peet i Christensen 1980), powyższe mechanizmy mają ściśle demograficzny charakter, dlatego głębsze zrozumienie prawidłowości sukcesji oraz prognozowanie zdarzeń sukcesyjnych wymaga badań nad dynamiką liczebności populacji gatunków występujących w różnych etapach sukcesji ekologicznej. W szczególności chodzi tu o określenie czynników kształtujących bezwzględną wielkość populacji, zbadanie wpływu różnych czynników (zależnych i niezależnych od zagęszczenia) na zmiany liczebności populacji itp.

Korzyści związane z zastosowaniem metod demograficznych przy badaniu prawidłowości sukcesji wspomniany autor omawia m.in. na przykładzie badań Symonides (1979, 1983a, 1983b), dotyczących dwóch gatunków piaszczystych wydm: *Androsace septentrionalis* i *Erophila verna*. Oba gatunki reprezentują terofity, rośliny cechujące się występowaniem w cyklu życiowym dwóch wyraźnie rozdzielonych faz rozwojowych (nasiona i osobniki). Niezależnie od konsekwencji ewolucyjnych, fakt ten ma bezpośrednie konsekwencje demograficzne. Występowanie pasywnego stanu spoczynku nasion jest tu bowiem zsynchronizowane z okresem występowania niekorzystnych warunków wzrostu. Wzrost nowej generacji rozpoczyna się każdorazowo wczesną wiosną, gdy tylko temperatura gleby podniesie się na odpowiednią wysokość, a jednocześnie zasoby wilgoci w glebie są jeszcze stosunkowo duże.

W badaniach nad dynamiką populacji *A. septentrionalis* i *E. verna*, szczególnie ten drugi gatunek okazał się być dobrym przykładem roli regulacji zależnej od zagęszczenia i wpływu warunków środowiska na liczebność populacji. W badanej populacji przeżywalność osobników dorosłych bardzo silnie zależała od początkowego zagęszczenia siewek. Ten fakt, w połączeniu ze zróżnicowaną płodnością poszczególnych roślin (skorelowaną ujemnie z zagęszczeniem), spowodował, że wahania liczebności siewek na wiosnę w ciągu 5 kolejnych sezonów (1968—1972), charakteryzujących się zbliżoną wysokością opadów, nie przekraczały 8%. Dla kontrastu, w następnym roku (1973) ilość opadów znacznie przekroczyła wartość średnią, podczas gdy w kolejnym, 1974 r., była dużo niższa od średniej. Znaczne fluktuacje w wysokości opadów bardzo wyraźnie wpłynęły na sumaryczną wielkość populacji siewek, przeżywalność osobników do momentu rozpoczęcia kwitnienia oraz na średnią płodność roślin w tych dwóch sezonach. Jak jednak zauważa Mortimer (1987), nawet przy tych dużych wahaniami stanu środowiska, wpływ regulacji wewnątrzpopulacyjnej był nadal bardzo wyraźny,

co przejawilo się m.in. w fakcie, że w okresie wyjątkowej suszy w 1974 r. wzorec przeżywalności został wyraźnie zmieniony we wszystkich klasach zageszczenia siewek, z wyjątkiem klasy o najwyższym zageszczeniu.

Analizując ten oraz szereg innych przykładów badań populacyjnych, obejmujących różne formy życiowe roślin, cytowany autor dochodzi do generalnego wniosku, że śledzenie za pomocą metod demograficznych losów kolejnych generacji gatunków w warunkach powtarzających się zaburzeń i okresów niekorzystnych dla wzrostu organizmów (*disturbance regimes*) powinno doprowadzić do lepszego zrozumienia zjawisk dynamicznych, szczególnie tych, które występują we wczesnych stadiach sukcesji.

3.3. Mechanizmy i przyczyny sukcesji

Zgodnie z modelem sukcesji Clementsa gatunki, występujące w późniejszych etapach sukcesji ekologicznej, mają zawsze pozytywny wpływ na kolejnych przybyszów, ułatwiając ich pojawianie się i dalszy rozwój. Connell i Slatyer (1977, również Connell i in. 1987) kwestionują ogólność tego mechanizmu, stwierdzając, że wpływ gatunków wcześniejszych na późniejsze może być albo dodatni, albo ujemny, albo zerowy. W związku z tym proponują trzy alternatywne modele mechanizmów następstwa gatunków w przebiegu sukcesji: (1) model ułatwiania (*facilitation*) — zgodny z koncepcją klasyczną, (2) model tolerancji (*tolerance*) i (3) model hamowania (*inhibition*). Generalnie, modele te są związane z gatunkami zajmującymi dominującą pozycję w strukturze biocenozy określonego typu (np. drzewami w biocenozach leśnych). Uproszczoną wersję modeli Connella i Slatyera przedstawia dodatek II. We wszystkich modelach przyjmuje się, że sukcesję rozpoczyna powstanie otwartej przestrzeni i udostępnienie zasobów środowiska. Pierwsza różnica między modelami dotyczy następnego etapu — zasiedlania terenu. W modelu ułatwiania przyjmuje się, że tylko gatunki pionierskie są w stanie dokonać udanej inwazji terenu w takich warunkach. W pozostałych dwóch modelach zakłada się, że wszystkie gatunki, dla których warunki siedliskowe są odpowiednie, mogą potencjalnie zająć określony teren od początku sukcesji. W praktyce jednak pewne gatunki będą zwykle pojawiały się najpierw, ponieważ ewolucyjnie wykształciły cechy „kolonizatorów”, takie jak produkowanie dużej liczby łatwo rozsiewających się nasion, zdolność do kiełkowania i szybkiego wzrostu w warunkach otwartej powierzchni i in. (por. dodatek I). We wszystkich modelach uznaje się również, że te wcześnie pojawiające się gatunki pionierskie nie są przystosowane do kiełkowania, wzrostu i przeżycia na powierzchniach już zajętych, charakteryzujących się dużym ocienieniem, grubą warstwą ściółki itp. Zasadnicza różnica między modelami dotyczy natomiast oceny wpływu, jaki gatunki pionierskie wywierają na późniejszych, wolniej pojawiających się przybyszów.

W modelu ułatwiania założono, że modyfikacja środowiska przez pierwszych przybyszów sprzyja pojawieniu się kolejnych gatunków. Proces wymiany trwa tak długo, aż zostanie osiągnięty stabilny układ pomiędzy warunkami środowiska i składem gatunkowym biocenozy.

Zgodnie z modelem tolerancji modyfikacja środowiska, jaka zachodzi pod wpływem pierwszych kolonizatorów, ani nie zwiększa, ani też nie zmniejsza szansy pojawienia się kolejnych gatunków. Ich pojawianie się i sukcesywny rozwój są możliwe dzięki temu, że są one tolerancyjne względem coraz mniejszego poziomu zasobów środowiska (obniżonej ilości światła, składników pokarmowych itp.). Punkt końcowy osiągany jest wówczas, gdy teren zostanie zajęty przez gatunek lub gatunki najbardziej tolerancyjne, a jednocześnie sprowadzające ilość dostępnych zasobów do tak niskiego poziomu, że żadne inne gatunki (łącznie z ich własnym potomstwem) nie są w stanie przeżyć.

Wreszcie w modelu hamowania zakłada się, że pierwsi przybysze po opanowaniu powierzchni i zdobyciu dostępu do zasobów nie dopuszczają jakichkolwiek kolejnych osobników (por. hipotezę space capture — zawładnięcie przestrzeni — Begon i Mortimer 1989). O ile nawet pewne gatunki (tzw. klimaksowe) mogą w takich warunkach kiełkować i do pewnego stopnia się rozwijać, to zdobycie pozycji dominującej w biocenozie jest w ich przypadku możliwe tylko dzięki śmierci lub osłabieniu wcześniejszych dominantów. W przeciwieństwie do dwóch poprzednich modeli, w modelu hamowania nie zakłada się, że osobnik zastępujący aktualnego dominanta musi reprezentować gatunek o innych właściwościach biologicznych. Sekwencje sukcesyjne są obserwowane m.in. dlatego, że tzw. gatunki klimaksowe są bardziej długowieczne w przeciwieństwie do gatunków pionierskich. Dzięki temu zmiany składu gatunkowego mają akumulacyjny i kierunkowy charakter. Dużą rolę odgrywa również zdolność przeżycia długich okresów tłumionego wzrostu, charakterystyczna dla gatunków klimaksowych. Zjawisko to kompensuje mniejszą mobilność nasion, zwiększając szansę, że siewki, naloty czy podrosty będą gotowe do zajęcia miejsca poprzednich dominantów, gdy ci zostaną wyeliminowani.

Niewątpliwą zaletą ujęcia przedstawionego przez Connella i Slatyera (1977) jest to, że ich modele zostały sformułowane w postaci testowalnych hipotez. Autorzy ci opisują przykłady sukcesji, w których, jak sądzą, mogłyby znaleźć zastosowanie poszczególne modele. Proponują również pewne eksperymenty terenowe, które pozwalałyby sprawdzić stosowalność poszczególnych modeli w konkretnych przypadkach. Trzeba przyznać, że praca Connella i Slatyera wywarła znaczny stymulujący wpływ na podjęcie takich eksperymentalnych badań w ostatnim czasie (np. Sousa 1979, Hils i Vankat 1982, del Moral 1983, Turner 1983, Armesto i Pickett 1986).

Ostatnio pojawiają się jednak również prace krytycznie oceniające przydatność modeli Connella i Slatyera (Pickett i in. 1987, Walker i Chapin 1987). Pickett i in. (1987) podejmują przede wszystkim próbę bardziej

precyzyjnego zdefiniowania takich pojęć jak mechanizm, model i ścieżka sukcesyjna (successional pathway). Podkreślają następnie, że modele Connella i Slatyera mają pewne wewnętrzne ograniczenia, nie obejmując np. wszystkich możliwych dróg i mechanizmów sukcesyjnych oraz procesów, które mogą modyfikować działanie tych mechanizmów w konkretnych przypadkach. Kwestionują również możliwość weryfikacji tych modeli w przypadku całych serii sukcesyjnych. Ich zdaniem, na obecnym etapie rozwoju teorii sukcesji potrzebna jest szersza analiza przyczyn i sił napędowych sukcesji. Opracowali oni w tym celu mechanistyczny schemat, który, jak podkreślają, nie jest tylko zwykłą listą przyczyn zmian sukcesyjnych, ale strukturą koncepcyjną, której zadaniem jest pomoc w scaleniu różnych aspektów teorii sukcesji (dodatek III). Schemat opracowany przez Picketta i in. (1987) ma charakter hierarchiczny. Na najwyższym poziomie tej hierarchii znajdują się najbardziej ogólne przyczyny sukcesji, które odpowiadają na pytanie, „co powoduje sukcesję”. Przyczyny te nie mają charakteru prognostycznego, lecz charakter objaśniający, dzięki czemu stosują się do wszystkich możliwych przypadków sukcesji oraz ukierunkowują poszukiwanie bardziej specyficznych przyczyn, działających w konkretnych sytuacjach.

Drugi poziom hierarchii jest utworzony z odpowiedzi na pytanie, „jakie interakcje, procesy oraz warunki mają współdziałać w ogólnych przyczynach sukcesji”. Odpowiedzi te dotyczą już szerokiego zakresu zjawisk ekologicznych, określając tym samym spektrum procesów, które należy uwzględnić, aby zrozumieć każdy przypadek dynamiki roślinności.

Trzeci, najbardziej szczegółowy poziom hierarchii obejmuje czynniki i procesy, które są specyficzne dla biotopu i określają typ oraz wynik interakcji między roślinami i innymi związanymi z nimi organizmami. Czynniki te są odpowiedzialne za dużą zmienność procesów sukcesyjnych, jaką się często obserwuje.

Zgodnie z intencją Picketta i in. (1987), powyższy hierarchiczny model przyczyn sukcesji przedstawia wstępny, tymczasowy zarys podstaw ogólnej teorii sukcesji. Skonstruowanie takiej teorii pozostaje bowiem nadal jednym z głównych celów współczesnej ekologii. Przegląd przyczyn sukcesji przedstawiony przez Picketta i in. (1987) wskazuje jedynie na ogromną mechanistyczną różnorodność przyczyn, procesów i dróg sukcesji, którą ta teoria będzie musiała uwzględniać.

4. Zakończenie

W ograniczonych ramach artykułu trudno streścić całe bogactwo sądów i poglądów związanych z teorią i różnymi modelami sukcesji ekologicznej. W powyższym przeglądzie pominięto m.in. matematyczne modele dynamiki roślinności, wśród nich modele Markowa (np. Usher 1987) oraz tzw. modele gapowe (gap models) (Botkin i in. 1972, Shugart i West 1977, Shugart

1984, Huston i Smith 1987, Leemans i Prentice 1987, Smith i Urban 1988). Tym ostatnim poświęcono oddzielne opracowanie (Brzeziecki w druku).

Przedstawione wyżej modele teoretyczne, głównie o charakterze werbalnym (werbalno-graficznym), ilustrują pewne generalne trendy i zmiany, jakie następują w rozumieniu istoty sukcesji przez wielu współczesnych ekologów. Należą do nich w pierwszym rzędzie, jak się wydaje, interpretacja zjawisk sukcesyjnych zgodna z teorią doboru naturalnego (por. Szwaagrzyk 1988) oraz mechanistyczne i redukcjonistyczne podejście do sukcesji. Podobne kierunki występują zresztą także w innych obszarach współczesnej ekologii (por. np. Łomnicki 1978 i Jasieński 1988). Powyższe trendy doprowadziły do tego, że w teorii sukcesji zaznacza się wyraźna dychotomia (MacIntosh 1980, Shugart 1984). Część autorów traktuje sukcesję jako zjawisko zachodzące na poziomie ekosystemu, podczas gdy inni widzą ją jako wynik interakcji poszczególnych gatunków (populacji) ze środowiskiem i między sobą (MacMahon 1980). Shugart (1984) jako charakterystyczne cechy pierwszego ujęcia wymienia podkreślanie powtarzalności struktury i funkcji ekosystemu, traktowanie i badanie ekosystemu jako funkcjonalnej całości oraz wykorzystywanie ogólnej teorii systemów jako podstawy teoretycznej i technik analitycznych zaczerpniętych z dyscyplin inżynieryjnych.

Drugi, populacyjny kierunek charakteryzuje podkreślanie ważności konkurencji i mechanizmów populacyjnych w określaniu ogólnej dynamiki biocenoz, odrzucenie koncepcji stabilnej biocenozy końcowej (klimaksu) i podkreślanie roli zaburzeń (naturalnych i sztucznych) w warunkach środowiska jako przyczyny niestabilności roślinności i całych ekosystemów oraz wykorzystywanie modeli matematycznych, pozwalających na symulację interakcji między osobnikami przy uwzględnianiu charakterystycznych właściwości biologicznych i wymagań ekologicznych poszczególnych gatunków.

Te dwa ujęcia były w przeszłości często przeciwstawiane i rozpatrywane alternatywnie, mimo to nie należy chyba oczekiwać, że przyszła teoria sukcesji będzie miała wyłącznie redukcjonistyczny lub holistyczny charakter. Obecnie coraz bardziej podkreśla się komplementarność a nie konfrontacyjność tych dwóch kierunków (Shugart 1984, Prentice 1986). Nawet jeżeli przyszła teoria zostanie sprowadzona do poziomu poszczególnych osobników i oddziaływań między nimi (Huston i Smith 1987), to i tak będzie musiała mieć charakter hierarchiczny, tzn. będzie musiała wyjaśniać zjawiska, które zachodzą na wyższych poziomach organizacji biologicznej jako rezultat procesów działających na niższych poziomach (Prentice 1986).

Profesorowi E. Bernadzkemu dziękuję za przeczytanie wcześniejszej wersji tej pracy i za pomocne uwagi. Artykuł ten został napisany w ramach tematu CPBP 04.10.01.07 „Badania porównawcze rozwoju drzewostanów naturalnych i zagospodarowanych”.

Dodatek I. Właściwości roślin wczesno- i późnosukcesyjnych (wg Hustona i Smitha 1987)

Cecha	Gatunki wczesno-sukcesyjne	Gatunki późno-sukcesyjne
1	2	3
Efektywność fotosyntezy		
Poziom wysycenia świetlnego	wysoki	niski
Świetlny punkt kompensacyjny	wysoki	niski
Wydajność fotosyntezy przy niskiej intensywności światła	niska	wysoka
Intensywność asymilacji	wysoka	niska
Intensywność oddychania	wysoka	niska
Efektywność gospodarki wodnej		
Intensywność transpiracji	wysoka	niska
Opór (dyfuzyjny) mezofilu	niski	wysoki
Produkcja i rozsiewanie nasion		
Liczba	duża	mała
Wielkość	małe	duże
Odległość wysiewu	duża	mała
Mechanizmy dyspersyjne	wiatr, ptaki, nietoperze	siła ciężenia, ssaki
Żywność	długa	krótka
Spoczynek indukowany	powszechny	rzadki?
Współczynnik wykorzystania zasobów	wysoki	niski?
Reakcja na wzrost obfitości związków pokarmowych	szybka	powolna
Stosunek wielkości korzenia do pędu	niski	wysoki
Wielkość w wieku dojrzałości	mała	duża
Wytrzymałość (stabilność) strukturalna	niska	wysoka
Tempo wzrostu	wysokie	niskie
Maksymalna długość życia	niska	wysoka

Dodatek II. Uproszczona wersja modelu mechanizmów sukcesyjnych Connella i Slatyera (1977, wg Picketta i in. 1987)

Etap	Ułatwianie	Tolerancja	Hamowanie
1	2	3	4
A. Zaburzenie	Otwarta przestrzeń	Otwarta przestrzeń	Otwarta przestrzeń
B. Zasiedlanie terenu	Tylko gatunki pionierskie	Wszystkie gatunki	Wszystkie gatunki
C. Pojawianie się kolejnych gatunków	Gatunki pionierskie niedopuszczane Ułatwione odnowienie gatunków klimaksowych	Gatunki pionierskie niedopuszczane Brak wpływu na gatunki klimaksowe	Utrudnione odnowienie wszystkich gatunków
D. Wzrost późniejszych gatunków	Ułatwiony w przypadku gatunków klimaksowych	Gatunki klimaksowe wzrastają mimo obecności pierwszych kolonizatorów	Wzrost wszystkich następnych przybyszów hamowany
E. Kontynuacja	Jw. do momentu braku dalszych zmian w warunkach środowiska	Jw. do momentu pojawienia się gatunków najbardziej tolerancyjnych	W nietkniętej biocenozie zmiany nie są możliwe
F. Zmiana tylko pod wpływem zaburzenia	Powrót do A	Powrót do A	Powrót do A

Dodatek III. Hierarchiczny model przyczyn (sił napędowych) sukcesji (wg Picketta i in. 1987, uproszczony)

Ogólne przyczyny sukcesji	Procesy lub warunki wspierające	Czynniki modyfikujące
1	2	3
Powstanie otwartej przestrzeni i udostępnienie zasobów	Zaburzenie (zmiana warunków)	Zasięg zaburzenia Intensywność zaburzenia Sezonowość i periodyczność zaburzenia Rozkład przestrzenny zaburzenia
Zróżnicowane tempo pojawiania się gatunków	Rozmieszczenie w przestrzeni	Ukształtowanie krajobrazu (bariery dyspersyjne) Sposoby opanowywania przestrzeni
	(Glebowy) bank diaspor	Okres od poprzedniego zaburzenia Sposób użytkowania terenu
	Dostępność zasobów	Warunki glebowe Topografia Mikroklimat Historia terenu
Różne cykle i strategie życiowe gatunków	Ekofizjologia	Warunki kiełkowania Intensywność asymilacji Tempo wzrostu Zróżnicowanie (genetyczne) populacji
	Strategie życiowe	Wzorec dystrybucji asymilatów Wiek dojrzałości reprodukcyjnej Sposoby reprodukcji
	Stres środowiskowy	Warunki klimatyczne Historia terenu Poprzedni użytkownicy biotopu
	Konkurencja	Hierarchia konkurencyjna Występowanie konkurentów Tożsamość konkurentów Zaburzenia wewnątrzbiocenotyczne Drapieżcy i roślinożercy Baza zasobów
	Allelopatia	Chemiczne właściwości gleby Struktura gleby Mikroorganizmy glebowe Gatunki sąsiadujące
	Roślinożercy, drapieżniki i choroby	Cykle klimatyczne Cykle populacyjne drapieżników Żywność roślin Mechanizmy obronne roślin Skład gatunkowy biocenozy Struktura przestrzenna biocenozy

Piśmiennictwo

- Armesto J. J., Pickett S. T. A. 1986 — Removal experiments to test mechanisms of plant succession in old fields — *Vegetatio*, 66: 85—93.
- Austin M. P. 1979 — Current approaches to the non-linearity problem in vegetation analysis (W: Contemporary quantitative ecology and related econometrics. Red. G. P. Patil, M. L. Rosenzweig) — *Stat. Ecol. Ser. 12*, International Co-operative Publishing House, Maryland, 197—210.
- Begon M., Mortimer M. 1989 — *Ekologia populacji. Studium porównawcze zwierząt i roślin* — PWRiL, Warszawa.
- Botkin D. B., Janak J. F., Wallis J. R. 1972 — Some ecological consequences of a computer model of forest growth — *J. Ecol.* 60: 849—873.
- Brown A. H. D., Burdon J. J. 1987 — Mating systems and colonizing success in plants (W: Colonization, succession and stability. Red. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, 115—131.
- Brzeziecki B. (w druku) — Ekologiczny model wzrostu lasu: niektóre problemy metodyczne i kalibracyjne — *Sylwan*.
- Clements F. E. 1916 — Plant succession — *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 242.
- Clements F. E. 1928 — Plant succession and indicators — H. W. Wilson, New York.
- Clements F. E. 1936 — Nature and structure of the climax — *J. Ecol.* 24: 252—284.
- Colinvaux P. A. 1973 — Introduction to ecology — Wiley, New York.
- Connell J. H. 1972 — Community interactions on marine rocky intertidal shores — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169—192.
- Connell J. H., Noble I. R., Slatyer R. O. 1987 — On the mechanisms producing successional change — *Oikos*, 50: 136—137.
- Connell J. H., Slatyer R. O. 1977 — Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization — *Am. Nat.* 111: 1119—1144.
- Cowles H. C. 1911 — The causes of vegetative cycles — *Bot. Gaz.* 51: 161—183.
- Drury W. H., Nisbet I. C. T. 1973 — Succession — *J. Arnold Arbor. Harv. Univ.* 54: 331—368.
- Egler F. E. 1954 — Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition — a factor in old-field vegetation development — *Vegetatio*, 4: 412—417.
- Gleason H. A. 1917 — The structure and development of the plant association — *Bull. Torrey Bot. Club*, 44: 463—481.
- Gleason H. A. 1927 — Further views on the succession concept — *Ecology*, 8: 299—326.
- Gleason H. A. 1939 — The individualistic concept of the plant association — *Am. Midl. Nat.* 21: 92—110.
- Grime J. P. 1977 — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory — *Am. Nat.* 111: 1169—1194.
- Hils M. H., Vankat J. L. 1982 — Species removals from a first year old field plant community — *Ecology*, 63: 705—711.
- Horn H. S. 1974 — The ecology of secondary succession — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5: 25—37.
- Huston M., Smith T. 1987 — Plant succession: life history and competition — *Am. Nat.* 130: 168—198.
- Jasiński M. 1988 — O metodzie ekologii, czyli dlaczego nie trzeba być holistą (echa dawnych dyskusji i świeżej lektury) — *Wiad. ekol.* 34: 431—445.
- Leemans R., Prentice I. C. 1987 — Description and simulation of tree-layer composition and size distributions in a primaeval *Pinus-Picea* forest — *Vegetatio*, 69: 147—156.
- Łomnicki A. 1978 — Przygody ekologów i ewolucjonistów w krainie superorganizmów — *Wiad. ekol.* 24: 249—259.
- MacIntosh R. P. 1967 — The continuum concept of vegetation — *Bot. Rev.* 33: 130—187.

- MacIntosh R. P. 1980 — The relationship between succession and the recovery process in ecosystems (W: The recovery process in damaged ecosystems. Red. J. Cairns, Jr) — Ann Arbor Science Publishers, Michigan, 11—62.
- MacMahon J. 1980 — Ecosystems over time: succession and other types of change (W: Forests: Fresh perspectives from ecosystem analyses. Red. R. Waring) — Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, 27—58.
- McCormick J. 1968 — Succession — Student Publication, Graduate School of Fine Arts, Univ. Pennsylvania, 22—35.
- Miles J. 1987 — Vegetation succession: past and present perceptions (W: Colonization, succession and stability. Red. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, 1—29.
- Moral R. del 1983 — Competition as a control mechanism in subalpine meadows — Am. J. Bot. 70: 232—245.
- Mortimer A. M. 1987 — Contributions of plant population dynamics to understanding early succession (W: Colonization, succession and stability. Red. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, 57—79.
- Mueller-Dombois D., Ellenberg H. 1974 — Aims and methods of vegetation ecology — Wiley, New York.
- Niering W. A., Goodwin B. H. 1974 — Creation of relatively stable shrublands with herbicides: arresting "succession" on rights-of-way and pastureland — Ecology, 55: 784—795.
- Noble I. R., Slatyer R. O. 1980 — The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances — Vegetatio, 43: 5—21.
- Obmiński Z. 1977 — Ekologia lasu — PWN, Warszawa.
- Odum E. P. 1982 — Podstawy ekologii — PWRiL, wyd. II, Warszawa.
- Peet R. K., Christensen N. L. 1980 — Succession: a population process — Vegetatio, 43: 131—140.
- Pickett S. T. A. 1976 — Succession: an evolutionary interpretation — Am. Nat. 110: 107—119.
- Pickett S. T. A., Collins S. L., Armesto J. J. 1987 — Models, mechanisms and pathways of succession — Bot. Rev. 53: 335—371.
- Prentice I. C. 1986 — Some concepts and objectives of forest dynamics research (W: Forest dynamics research in Western and Central Europe. Red. J. Fanta) — Pudoc, Wageningen, 32—41.
- Shugart H. H. 1984 — A theory of forest dynamics — Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Shugart H. H., West D. C. 1977 — Development of an Appalachian deciduous forest succession model and its application to assessment of the impact of the Chestnut Blight — J. Environ. Manage. 5: 161—179.
- Smith T. M., Urban D. L. 1988 — Scale and resolution of forest structural pattern — Vegetatio, 74: 143—150.
- Sousa W. P. 1979 — Experimental investigation of disturbance and ecological succession in a rocky intertidal algal community — Ecol. Monogr. 49: 227—254.
- Stebbins G. L. 1958 — Longevity, habitat and release of genetic variability in higher plants — Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 23: 365—378.
- Symonides E. 1979 — The structure and population dynamics of psammophytes on inland dunes. III. Populations of compact psammophyte communities — Ekol. pol. 27: 235—257.
- Symonides E. 1983a — Population size regulation as a result of intra-population interactions. I. Effect of density on the survival and development of individuals of *Erophila verna* (L.) G. A. M. — Ekol. pol. 31: 839—881.
- Symonides E. 1983b — Population size regulation as a result of intra-population interactions. II. Effect of density on the growth rate, morphological diversity and fecundity of *Erophila verna* (L.) C. A. M. individuals — Ekol. pol. 31: 883—912.
- Szwagrzyk J. 1988 — Struktura i dynamika lasu: teoria, metody badania, kontrowersje — Wiad. ekol. 34: 355—373.

- Turner T. 1983 — Facilitation as a successional mechanism in a rocky intertidal community — *Am. Nat.* 121: 729—738.
- Usher M. B. 1987 — Modelling successional processes in ecosystems (W: Colonization, succession and stability. Red. A. J. Gray, M. J. Crawley, P. J. Edwards) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, 31—55.
- Van Hulst R. 1978 — On the dynamics of vegetation: patterns of environmental and vegetational change — *Vegetatio*, 38: 65—75.
- Walker L. R., Chapin F. S. 1987 — Interactions among processes controlling successional change — *Oikos*, 50: 131—135.
- Whittaker R. H. 1953 — A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern — *Ecol. Monogr.* 23: 41—78.

Summary

The paper summarizes a progress of succession theory, ranging from first model elaborated by Clements in early XX century to the most contemporary interpretations and developments.

An approach introduced by Clements and developed further by his most important successor — Odum — has dominated for a long period the ecological thinking about successional phenomena. This approach considers succession as a community controlled process, underlines the importance of environmental change caused by the community as a main driving force of succession (reaction), stresses that the final, climax community is a highly integrated and organized, well-adjusted set of species.

The alternative approaches, have being developed since the seventies, consider succession as a population and/or organismal level process, interpret the succession in terms of natural selection theory, stress the importance of life cycles and adaptive strategies of species in the course of succession, disregard the importance of reaction as the only mechanism of species replacement, point out the mechanistic diversity of successional causes and processes.

It is suggested that the future successional theory should be hierarchical, to account for the hierarchical organization of nature as well as the hierarchical structure of causes and mechanisms of succession.

(wpłynęło: 14 IV 1989 r.)