

Jerzy Szwagrzyk

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

**Rozległe naturalne zaburzenia
w ekosystemach leśnych:
ich zasięg, charakter i znaczenie
dla dynamiki lasu**

Large-scale natural disturbances
in forest ecosystems:
their distribution, character and role
in forest dynamics

1. Wstęp

Pod pojęciem „naturalnego zaburzenia” rozumie się zwykle jednorazowe zadziałanie zewnętrznego czynnika prowadzące do zniszczenia struktury ekosystemu, zbiorowiska lub populacji, a także do znacznej zmiany w dostępności zasobów bądź do znacznej zmiany parametrów fizycznych środowiska (Pickett i White 1985, Turner i in. 1997). Czynnikiem zaburzającym może być huraganowy wiatr wywracający większość drzew w lesie, pożar w zbiorowisku trawiastym, powódź, osuwisko, wybuch wulkanu, etc. Lista naturalnych zaburzeń w ekosystemach lądowych jest długa i zróżnicowana (Attiwill 1994). W wyniku wystąpienia naturalnego zaburzenia ilość biomasy zakumulowanej w danym zbiorowisku zostaje z reguły znacznie zredukowana (Shugart 1998); zmniejsza się również zazwyczaj liczebność populacji większości gatunków występujących w danym zbiorowisku roślin, chociaż różne rodzaje zaburzeń mogą wywoływać bardzo różne efekty (Pickett i White 1985). Regułą jest wzrost dostępności światła, szczególnie wyraźnie zaznaczający się po wystąpieniu praktycznie każdego naturalnego zaburzenia w zbiorowisku leśnym (Oliver i Larson 1996); wzrost dostępności wody i pierwiastków biofilnych towarzyszy niektórym zaburzeniom (np. jest stwierdzany często po wystąpieniu pożaru), ale nie jest bynajmniej normą (Barnes i in. 1998).

Niniejszy artykuł koncentruje się tylko na tych zaburzeniach, które oddziałują równocześnie na stosunkowo duże obszary lasu. Aspekt przestrzenny wymaga podkreślenia, ponieważ skala naturalnych zaburzeń może być bardzo różna. Do naturalnych zaburzeń w ekosystemach leśnych można zaliczyć np. obalenie pojedynczego drzewa przez wiatr albo obalenie przez wiatr wielu

hektarów lasu naraz (Pickett i White 1985). Stosunkowo niewielkie zaburzenia, związane z powstawaniem i zarastaniem luk w okapie lasu, doczekały się licznych badań oraz bardzo obszernego piśmiennictwa (Runkle 1982, Shugart 1984, Barnes i in. 1998). Prace dotyczące rozległych naturalnych zaburzeń – dla uproszczenia można przyjąć wielkość powierzchni jednego hektara jako dolny próg wielkości „rozległych naturalnych zaburzeń” – były jeszcze do niedawna dosyć rzadkie. Ostatnie dziesięciolecie dostarczyło jednak wielu nowych danych, a wraz z nimi również i nowych koncepcji dotyczących roli rozległych zaburzeń w dynamice naturalnych ekosystemów leśnych (Attiwill 1994, Turner i in. 1997).

Występowanie rozległych naturalnych zaburzeń w zbiorowiskach leśnych było znane i opisywane od dawna; najlepszym przykładem mogą być katastrofalne naturalne pożary w lasach borealnych (Johnson 1992, Payette 1992). Tego typu zjawiska miały być jednak ograniczone tylko do niektórych typów ekosystemów leśnych, w których skrajne warunki klimatyczne lub ubóstwo gleb ograniczają znacznie różnorodność gatunków drzewiastych i prowadzą do powstawania rozległych, jednowiekowych drzewostanów zdominowanych zwykle przez jeden gatunek drzewa, czyli układów bardzo podatnych na zaburzenia (Hollig 1992, Barnes i in. 1998).

Jeszcze do niedawna uważano (Runkle 1990), że ekosystemy leśne można – pod względem rodzaju, rozległości i częstości występowania naturalnych zaburzeń – podzielić na dwie wyraźnie rozgraniczone grupy: lasy, w których naturalne zaburzenia są stosunkowo częste, ale mają charakter wyłącznie lokalny (mniejsze lub większe luki drzewostanowe), oraz lasy, których dynamika ma charakter katastroficzny – zaburzenia są rzadkie, ale za to rozległe i intensywne, całkowicie przekształcające dane zbiorowisko. Po wystąpieniu katastrofalnego zaburzenia odtworzenie zbiorowiska leśnego następuje stopniowo, poprzez kolejne stadia procesu sukcesji (Clements 1936), albo – według innej koncepcji – poprzez kolejne stadia rozwojowe jednogeneracyjnych drzewostanów (Oliver i Larson 1996). Do grupy zbiorowisk wykazujących „katastroficzny” typ dynamiki zaliczano zwykle większość lasów borealnych (Johnson 1992, Clark i Royall 1996, Larson i MacDonald 1998), suche lasy strefy okołozwrotnikowej, jak np. lasy eukaliptusowe w Australii (Attiwill 1994), lasy Gór Skalistych (Veblen i in. 1994) oraz północno-zachodniego wybrzeża Stanów Zjednoczonych (Agee 1993), czy lasy Patagonii rosnące w cieniu opadowym Andów (Veblen i in. 1999). W skali bardziej lokalnej do

podatnych na rozległe naturalne zaburzenia należą też lasy porastające nadrzeczne terasy oraz większe doliny rzeczne narażone na katastrofalne powodzie (Mann i in. 1995, Tardif i Bergeron 1999).

Znaczna część lasów liściastych i mieszanych strefy umiarkowanej – oraz ogromna większość lasów tropikalnych – nie mieści się jednak w żadnej z tych grup. Dla tych ekosystemów przewidywano typ dynamiki zdominowany przez średnio częste, niewielkie zaburzenia – typową dynamikę luk (Runkle 1982, Gentry 1990). Z różnych powodów, z których najważniejszym wydawało się być zróżnicowanie gatunkowe drzewostanów, naturalne lasy w tych dwóch biomach miały być odporne na pożary, silne wiatry oraz wszelkie inne rozległe zaburzenia. Pożary, wiatrowały, gradacje owadów i masowe pojawy patogenów grzybowych w lasach strefy umiarkowanej traktowano wyłącznie jako efekt przekształcenia naturalnych ekosystemów przez gospodarkę leśną (Barnes i in. 1998) – z wielogatunkowych drzewostanów w monokultury.

Warto jednak zwrócić uwagę na ograniczenia w doborze faktów, na podstawie znajomości których sformułowano te koncepcje. W lasach strefy umiarkowanej znaczne zaawansowanie badań szło w parze z ogromnym przekształceniem tych lasów przez intensywną gospodarkę leśną; fragmenty lasów naturalnych przechowały się w tej strefie jedynie jako niewielkie, izolowane płaty otoczone przez obszary lasów silnie przekształconych (Korpel 1995, Barnes i in. 1998). Z kolei w lasach tropikalnych – zawierających do dzisiaj bardzo znaczny procent drzewostanów nie przekształconych przez gospodarkę leśną – w chwili, kiedy powstawały opinie o strukturalnej stabilności tych ekosystemów, badania naukowe na szerszą skalę właściwie dopiero się rozpoczynały (Gentry 1990). Żaden z ciągów obserwacyjnych czy pomiarowych w lasach tropikalnych nie mógł się równać z ciągami pomiarowymi w lasach strefy umiarkowanej, chociaż, biorąc pod uwagę skalę czasową dynamiki lasu, te ostatnie też trudno uznać za bardzo długie (Shugart 1984).

2. Co się zmieniło w sposobie prowadzenia badań?

Zmiany w koncepcjach na temat roli, charakteru i zasięgu naturalnych zaburzeń nastąpiły pod wpływem dwóch grup czynników. Po pierwsze, w ciągu dwóch ostatnich dziesięcioleci zmieniła się znacznie geografia badań. Wprawdzie wśród badaczy ekologii lasu nadal przeważają Amerykanie i Europejczycy, ale ich dominacja nie jest już tak duża jak przed dwudziestu laty. Ponadto coraz większa liczba uczonych z Europy i Stanów Zjednoczonych

proceeds its research on areas until recently completely for the ecology of exotic forests: in South America, in central Africa, in Oceania. As a result of this shift in the geographical focus of research is something more than just an increase in observations or measurements of a larger number of forest stands or species; an increasingly larger part of research on forest ecology is conducted in natural forests without the presence of small forest fragments in managed forests. For the first time – apart from boreal forests, which always provided such an opportunity – it is possible to conduct research on large surfaces or to combine ground research with the use of satellite image analysis, remaining all the time within the boundaries of natural forest stands.

Secondly, there has been a tremendous development of research methods allowing for an expansion of research in space and time. In addition to the use of satellite image analysis (Ranson and Williams 1992, Weiner 1999) – but also a much wider use of „classical” aerial photography – it was the development of satellite navigation systems (GPS) and geographic information systems (GIS) that made it possible to integrate detailed and labor-intensive ground research with the results of satellite image analysis of large forest areas (Nelson et al. 1994). The spatial scale of forest research has thus expanded significantly, not only due to easier access to appropriate areas, but also through the development of appropriate methods. It can be said that this was a fortunate coincidence for forest ecology.

A similar, though perhaps not so obvious, progress was made in the field of methods for reconstructing the history of vegetation in a given area. Pollen analysis has been used since ancient times, but in the last decade there has been – at least in some areas – a real flowering of research on microfossils, which provide a local-scale picture of changes, interpretable as a record of the dynamics of a specific forest stand (Davis et al. 1998). In combination with the increasingly used analysis of plant microfossils (Bush and Colinvaux 1994) and the continuous accumulation of results of paleoecological research on a large scale (Davis et al. 1986) this led to a significant breakthrough in the possibilities of reconstructing forest history – at least in some, better in terms of research, areas (Davis et al. 1998).

To podwójne rozszerzenie skali badań – zarówno w przestrzeni, jak i w czasie – spowodowało, że materiały którymi dysponują obecnie badacze ekologii lasu są bez porównania obszerniejsze i bardziej dokładne niż to, czym dysponowali ich poprzednicy (Pickett i White 1985, Gentry 1990). Oczywiście, wyniki gromadzone są stopniowo, niezależnie od siebie, na różnych terenach i przez grupy uczonych pracujących nad zupełnie różnymi problemami, niekoniecznie związanymi bezpośrednio z teorią dynamiki lasów naturalnych. Tym niemniej dzięki nagromadzeniu wyników tych badań można już dzisiaj pokusić się o próbę ich uogólnienia, zdając sobie w pełni sprawę z tego, że wskutek szybkiego postępu w tej dziedzinie każda generalizacja musi mieć charakter tymczasowy.

3. Nowe fakty

Obraz, jaki się wyłania z nowych badań, jest znacznie bardziej zróżnicowany i mniej jednoznaczny niż to zakładały dawniejsze koncepcje dynamiki lasu. Przede wszystkim, staranne analizy wykazują, że rozległe naturalne zaburzenia są znacznie bardziej powszechne niż kiedyś sądzono i że nie ograniczają się jedynie do niektórych ekosystemów leśnych. Lasy tropikalne – jeszcze do niedawna uchodzące za wzór stałości – okazują się podlegać całej gamie rozległych naturalnych zaburzeń: od huraganowych wiatrów (Brokaw i Walker 1991, Nelson i in. 1994, Turner i in. 1997), poprzez – zależnie od lokalizacji i topografii – powodzie, osuwiska wywołane przez trzęsienia ziemi (Garwood i in. 1979), wybuchy wulkanów (Drake i Mueller-Dombois 1993), aż po pożary lasu (Sanford i in. 1985). To ostatnie wydaje się być szczególnie zaskakujące, ale odkrycia dokonane w trakcie analiz zawartości węgla drzewnego w odwiertach pobranych z gleb leśnych w dorzeczu Amazonki zostały ostatnio potwierdzone – w sposób dramatyczny – dosłownie na naszych oczach. Pożary lasu, które w latach osiemdziesiątych i dziewięćdziesiątych spustoszyły miliony hektarów lasów tropikalnych na Borneo (Pyne 1995, Goldammer 1999), nie pozostawiają złudzeń: jeżeli układ frontów atmosferycznych związanych z oscylacją południowego Pacyfiku (ENSO) okaże się niekorzystny, ogień może pojawić się praktycznie w każdym ekosystemie leśnym. Różnice między różnymi typami ekosystemów dotyczą tylko prawdopodobieństwa jego wystąpienia.

O ile jednak pożary w lasach tropikalnych są zjawiskiem wyjątkowym (Goldammer 1993), huraganowe wiatry – często występujące równocześnie z niezwykle obfitymi ulewami – są w strefie tropikalnej powszechne. Co więcej,

mechanizm ich oddziaływania jest zwykle zupełnie inny niż to zakładała koncepcja „dynamiki luk”. Zamiast powalać pojedyncze drzewa lub ich niewielkie grupy, co prowadziłyby do powstania mozaiki zwartego lasu i niewielkich przestrzeni otwartych (Runkle 1982), tropikalne huragany działają zupełnie inaczej: przede wszystkim obdzierają z liści prawie wszystkie drzewa, tym samym okresowo likwidując „zwarty okap lasu” na znacznym obszarze (Brokaw i Walker 1991, Basnet 1993). Poza tym część drzew zostaje złamana, część wywrócona z korzeniami, a reszta pozbawiona większości gałęzi. Zamiast przeciwstawienia: zwarty las – luka (Shugart 1984, Runkle 1990), mamy więc las nie będący ani jednym, ani drugim. Co więcej, wskutek uszkodzenia systemów korzeniowych część drzew obumiera nawet w parę lat po przejściu huraganu (Turner i in. 1997), a znaczna część drzew złamanych wypuszcza nowe pędy i odtwarza korony (Basnet 1993, Bellingham i in. 1994). Struktura ekosystemu zostaje więc na jakiś czas zmieniona w sposób znacznie bardziej intensywny niż wskazywałyby na to dane dotyczące liczby lub biomasy uśmierconych przez huragan drzew.

Po przeprowadzeniu dokładniejszych badań okazało się, że także w naturalnych lasach strefy umiarkowanej oddziaływanie huraganu ma podobny charakter: część drzew ginie od razu, część zostaje uszkodzona i albo ginie później, albo odtwarza złamane gałęzie. Znaczna część drzew wywróconych z korzeniami wypuszcza pędy odroślowe z tej części systemu korzeniowego, który nadal tkwi w ziemi (Boose i in. 1994, Peterson i Pickett 1995, Batista i in. 1998). Powstanie powierzchni całkowicie pozbawionych drzew jest więc nie tyle bezpośrednim wynikiem huraganu, ile efektem późniejszej akcji „usuwania szkód” poprzez wycinanie i usuwanie z powierzchni nie tylko drzew martwych, ale także w różnym stopniu uszkodzonych, jak to miało miejsce chociażby po niezwykle silnym huraganie, który nawiedził w 1938 roku Nową Anglię (Foster i in. 1997). Fakt, że ogromną rolę w regeneracji zbiorowiska po wystąpieniu zaburzenia odgrywają: bank nasion, rozmnażanie wegetatywne oraz rozsiew diaspor przez drzewa, które przeżyły dane zaburzenie (Bellingham i in. 1994, Turner i in. 1997), w połączeniu ze zwiększoną na ogół dostępnością zasobów powoduje, że dynamika roślinności po wystąpieniu zaburzenia rzadko daje się opisać za pomocą schematów wypracowanych w trakcie badań nad sukcesją ekologiczną (Shugart 1998).

O ile jednak ewentualna regeneracja uszkodzeń po huraganie w lasach strefy umiarkowanej jest rozciągnięta na dziesięciolecia (Oliver i Larson 1996),

w lasach tropikalnych może to przebiegać niezwykle szybko (Turner i in. 1997). W rezultacie już po paru latach obszar lasu zniszczonego przez huragan staje się bardzo trudny do rozpoznania na zdjęciach lotniczych lub w analizach satelitarnych, aczkolwiek jest nadal dobrze widoczny z ziemi. Dopiero połączenie dokładnych badań naziemnych z przeszukiwaniem zdjęć satelitarnych rozległych terenów pozwoliło na ujawnienie wielu obszarów dotkniętych powalaniem drzew w Brazylii (Nelson i in. 1994.); największy z tych powalów obejmował obszar ponad 3300 ha. Wynik tych badań, przeprowadzonych w środkowej części dorzecza Amazonki, jest bardzo interesujący, ponieważ nagromadzone wcześniej dane dotyczące oddziaływania huraganów na lasy tropikalne pochodziły przede wszystkim z wysp, szczególnie z obszaru Karaibów (Basnet 1993, Walker i in. 1996), lub z obszarów przybrzeżnych, co mogło sugerować, że lasy tropikalne rosnące w głębi kontynentów pozostają poza zasięgiem wiatrów na tyle silnych, żeby mogły spowodować rozległe zniszczenia w drzewostanie.

4. Charakterystyka naturalnych zaburzeń

To, co zostało wspomniane powyżej o huraganach w lasach tropikalnych – że wprawdzie niszczą one drzewostan na rozległej powierzchni, ale destrukcja ta nie ma charakteru totalnego, a odradzanie drzewostanu jest bardzo szybkie – okazuje się być cechą większości (o ile nie wszystkich) rozległych naturalnych zaburzeń (Turner i in. 1997). Opinia o „całkowitym zniszczeniu” była z reguły formułowana pod wpływem wstrząsu, jaki wywoływał w obserwatorach widok lasu po przejściu pożaru, huraganu czy powodzi. Te wrażenia nie były na ogół poparte rzetelnymi badaniami: co przeżyło, co odradza się w sposób wegetatywny, czy „bank nasion” został naruszony i w jakim stopniu? Badania – jeżeli już były – koncentrowały się wyłącznie na problemie: jak przywrócić zbiorowisko leśne na zniszczonym przez klęskę żywiołową obszarze. Było to oparte na mocnym, acz złudnym, przekonaniu, że spontaniczny powrót lasu na dany teren musiałby trwać przez dziesięciolecia lub stulecia (Barnes i in. 1998). Jeszcze po 1988 roku, czyli po paru dziesięcioleciach badań nad ekologią pożarów, większość ekspertów działających w Yellowstone zdecydowanie nie doceniła tempa w jakim odbywać się może powrót lasu na tereny, gdzie drzewostan został zniszczony przez pożar (Baskin 1999).

Wielki pożar w Yellowstone – czy raczej cała seria dużych i średnich pożarów trwających od lipca do września 1988 roku na łącznym obszarze ponad 500 tys.

ha – był pierwszym tak rozległym pożarem, który został dokładnie opisany i udokumentowany (Turner i in. 1997). Co więcej, był to pierwszy tak wielki pożar, po którym zrezygnowano z prób „przywracania życia” na wypalonych obszarach. Nauki wynikające z obserwacji pożarów w Yellowstone w 1988 roku oraz postępującej od tego czasu regeneracji zbiorowisk są trudne do przecenienia. Przede wszystkim okazało się, że szalejące przez blisko trzy miesiące pożary, których nie potrafiły zatrzymać świetnie wyposażone jednostki pożarnicze szkolone wyłącznie do zwalczania pożarów lasu (Pyne 1995), pozostawiły za sobą nie jedno wielkie, jednorodne pogorzelisko, ale skomplikowaną mozaikę drzewostanów uśmierconych przez pożar koron, uśmierconych lub uszkodzonych przez pożar dna lasu oraz praktycznie nie tkniętych przez ogień (Baskin 1999). Co więcej, okazało się, że o powstaniu tej mozaiki zadecydowały głównie kierunek i siła wiejących wówczas wiatrów (czyli czynniki praktycznie nieprzewidywalne), podczas gdy rola topografii czy naturalnych przeszkód terenowych była znacznie mniejsza niż sądzono; na przykład, wbrew przewidywaniom, postęp pożaru nie został zatrzymany przez głęboki kanion rzeki Yellowstone (Turner i in. 1997).

Požary lasu i huraganowe wiatry to zapewne najbardziej rozpowszechnione – w skali globalnej – naturalne zaburzenia ekosystemów leśnych. Ale lista naturalnych zaburzeń jest znacznie dłuższa. Do dobrze udokumentowanych, zwłaszcza od czasu erupcji Mt St Helens w 1980 roku, należą wybuchy wulkanów (Turner i in. 1997). Wprawdzie duże erupcje wulkaniczne są ograniczone tylko do niektórych obszarów kuli ziemskiej, a i tam nie są zbyt częste, ale za to ich bezpośredni wpływ jest zwykle bardzo rozległy, zaś ich pośredni wpływ może objąć – poprzez zmiany klimatu – praktycznie całą kulę ziemską, jak to się zdarzyło niedawno po wybuchu wulkanu Pinatubo na Filipinach. Oprócz ekosystemów zupełnie zmienionych przez spływy lawy czy błotne lawiny, znacznie większy obszar ekosystemów leśnych ulega częściowym przekształceniom (Turner i in. 1997) w wyniku obalenia drzew przez podmuch będący bezpośrednim następstwem erupcji czy przez przysypanie lasu warstwą popiołów wulkanicznych o różnej grubości.

W rejonach aktywnych sejsmicznie czynnikiem zaburzającym w ekosystemach leśnych mogą być też trzęsienia ziemi, a szczególnie wywołane przez nie lawiny kamienne i osuwiska; przypadki takie zostały udokumentowane m. in. z Ameryki Środkowej i z Nowej Zelandii (Garwood i in. 1979, Allen i in. 1999.). Znacznie częstsze, chociaż z reguły mniej rozległe, są osuwiska

towarzyszące nadzwyczaj obfitym opadom deszczu (Dolling i Tanner 1995). Te same ulewy w górskich dolinach i na rozległych równinach przyrzecznych wywołują powodzie, których potencjalnie ogromny zasięg, znany z analiz osadów rzecznych (Oliver i Larson 1996), został potwierdzony przez wylewy rzek w dorzeczu Missisipi w lecie 1993 roku.

Inne typy naturalnych zaburzeń w ekosystemach leśnych mogą się okazać zupełnie zaskakujące; w 1998 roku na pograniczu Quebecu, Ontario oraz północno-wschodnich stanów USA ponad 10 milionów hektarów lasu zostało zniszczonych w ciągu kilku dni w wyniku nagromadzenia się na gałęziach drzew olbrzymich ilości lodu (Irland 1998). Nagromadzenie lodu było efektem długotrwałego deszczu padającego na lasy, w których utrzymywała się przez długi czas ujemna temperatura. Warstwa lodu na grubych konarach osiągała ponad 10 cm grubości; pod tym ciężarem łamały się również żelazne słupy linii wysokiego napięcia, wskutek czego znaczna część Kanady została pozbawiona prądu na całe tygodnie. Drzewostany zostały zniszczone w różnym stopniu: część drzew została złamana, część przygięta do ziemi, ale najliczniejsze były obłamania konarów (Irland 1998). Jak duża śmiertelność drzew będzie wynikiem tych zniszczeń i w jaki sposób wpłynie to na dynamikę tych lasów, okaże się dopiero za kilka lat. W każdym razie jest to bardzo spektakularny przykład zredukowania zwarcia okapu lasu w ciągu paru dni na powierzchni rzędu milionów hektarów, czyli na skalę nie przewidywaną dotychczas w podręcznikach ekologii lasu (Oliver i Larson 1996).

Istnieje spora grupa mechanizmów dynamiki lasu, których zakwalifikowanie do grupy „rozległych naturalnych zaburzeń” jest znacznie trudniejsze niż w przypadku mechanizmów opisanych powyżej. Gradacje owadów czy rozwój patogenów grzybowych – prowadzące niejednokrotnie do zamierania drzew na znacznych powierzchniach – spełniają warunki stawiane naturalnym zaburzeniom (prowadzą do zniszczenia struktury zbiorowiska, do zwiększenia dostępności niektórych zasobów oraz do zmiany parametrów fizycznych środowiska), ale, w przeciwieństwie do wiatru czy pożaru, nie są wynikiem oddziaływania zewnętrznego czynnika zaburzającego, lecz efektem działalności populacji wchodzących w skład danego ekosystemu. Jakkolwiek by się zapatrywać na klasyfikację tych zjawisk, ich rola w dynamice naturalnych ekosystemów leśnych jest bezsporna (Barnes i in. 1998). Wbrew dawniejszym opiniom, że gradacje owadów i masowe pojawy patogenów nie zdarzają się w lasach naturalnych, istnieje już obecnie obszerne piśmiennictwo dokumentujące

ich występowanie w różnych ekosystemach leśnych pozostających poza bezpośrednim wpływem gospodarki człowieka (Holling 1992, Jardon i in. 1994, Bergeron i in. 1995). Masowe pojawy zwójek (*Choristoneura fumiferana*) są jednym z głównych czynników zaburzających w lasach borealnych Kanady, zwłaszcza tam, gdzie w drzewostanach licznie występuje jodła balsamiczna *Abies balsamea* (Candan i in. 1998, Filion i in. 1998). Gradacje zwójek nie są ograniczone do lasów strefy borealnej, ale występują także w lasach jodłowych w górach zachodniej części Ameryki Północnej (Swetnam i in. 1993, Oliver i Larson 1996). Z kolei w lasach świerkowych (*Picea engelmannii*) oraz sosnowych (*Pinus contorta*, *P. ponderosa*) Gór Skalistych częste są masowe pojawy korników (*Ips* spp.) prowadzące do znacznego przerzedzenia drzewostanu na dużych powierzchniach lub nawet do jego lokalnego zamierania (Veblen i in. 1994, Barnes i in. 1998). To tylko nieliczne, stosunkowo dobrze udokumentowane przykłady z lasów o charakterze naturalnym; zapewne więcej przypadków czeka jeszcze na dokładniejsze opisanie.

Lista patogenów grzybowych mogących wywołać skutki zbliżone do rozległego naturalnego zaburzenia jest krótsza, co nie znaczy, że są one mniej istotne. Często te same gatunki mogą powodować zamieranie drzew na różnych kontynentach. Tak jest w przypadku huby korzeni – *Heterobasidion annosum* – znanej zarówno z Europy, jak i z Ameryki. Patogeny grzybowe, rozprzestrzeniające się poprzez kontakt systemów korzeniowych sąsiednich drzew, prowadzą nieraz do powstawania luk o wielkości przekraczającej 1 ha, z których dany gatunek drzewa zostaje zupełnie lub częściowo wyeliminowany (Matson i Boone 1984). Ponieważ większość patogenów grzybowych oddziałuje w sposób selektywny, w lasach mieszanych efektem ich działania zwykle nie jest rozpad drzewostanu, ale jego znaczne przerzedzenie (Costello i in. 1995) oraz stopniowy wzrost znaczenia gatunków bardziej odpornych na patogena, chociaż zazwyczaj konkurencyjnie słabszych niż gatunek wyeliminowany. Najbardziej znany przykład rozległego wpływu patogena grzybowego na ekosystemy leśne dotyczy gatunku zawleczonego na inny kontynent (*Endotia parasitica* na *Castanea dentata* w Ameryce Północnej – Costello i in. 1995), jest to więc przykład, który trudno uznać za typowy dla lasów naturalnych. Tym niemniej analiza danych palinologicznych wskazuje, że prawdopodobnie podobne zjawisko – z tym że bez udziału człowieka – miało miejsce w przypadku choiny kanadyjskiej *Tsuga canadensis* we wschodniej części Ameryki Północnej przed około 5 tys. lat (Allison i in. 1986), kiedy to

gatunek ten w ciągu paru stuleci gwałtownie zmniejszył swój udział na rozległych obszarach. Ponieważ żaden inny spośród występujących w tych lasach gatunków drzew nie wykazał podobnie dramatycznej reakcji, trudno byłoby przypisać to zjawisko oddziaływaniu czynników klimatycznych.

5. Łączne oddziaływanie rozległych zaburzeń o różnym charakterze

Wpływ oddziaływań poszczególnych typów zaburzeń został powyżej przedstawiony w taki sposób, jakby to były zjawiska całkowicie rozłączne, nie spotykające się w tym samym miejscu i czasie. Tak jednak nie jest; co więcej, dynamika lasów naturalnych jest w dużej mierze „napędzana” przez łączne oddziaływanie naturalnych zaburzeń, których efekty mogą się nawzajem wzmacniać albo też nawzajem wykluczać (Veblen i in. 1994). Takie współoddziaływanie zostało udokumentowane m. in. w przypadku zaburzeń abiotycznych w lasach subtropikalnych na Florydzie (Loope i in. 1994): huragany przyczyniają się do nagromadzenia martwych drzew – wywracając lub łamiąc część z nich, a osłabiając inne, w rezultacie czego przez kilka lat po huraganie liczba obumarłych drzew wzrasta. Nagromadzenie posuszu staje się przyczyną powstawania pożarów w ekosystemach, gdzie liczba wyładowań atmosferycznych (czyli potencjalne źródło zapłonu) jest ogromna, a czynnikiem ograniczającym powstawanie pożarów – zwłaszcza intensywnych – jest stosunkowo niska zapalność koron żywych drzew (Loope i in. 1994). W przypadku występowania dużego nagromadzenia martwego drewna, zwłaszcza dużej liczby martwych gałęzi, pożar może się rozprzestrzenić znacznie szybciej. Podobny mechanizm zadziałał też w czasie wielkich pożarów w Yellowstone w 1988 roku; do najbardziej zniszczonych przez ogień należały drzewostany, w których doszło wcześniej do masowego powału drzew przez huraganowe wiatry (Baskin 1999), czyli do znacznego nagromadzenia łatwopalnego materiału w postaci suchych gałęzi.

Podobne sprzężenia występują też na styku między zaburzeniami o charakterze biotycznym i abiotycznym. Nagromadzenie martwych drzew jako rezultat gradacji owadów lub oddziaływania patogenów grzybowych może także sprzyjać rozprzestrzenianiu się pożarów (Costello i in. 1995), bądź przynajmniej silnie modyfikować mozaikę obszarów leśnych zniszczonych przez ogień w różnym stopniu. Z drugiej strony, luki w zwartych drzewostanach, powstałe w wyniku obalenia grup drzew przez huragan – podobnie zresztą jak

grupy drzew osłabionych, ale nie zabitych przez przygruntowy pożar lasu – stają się często miejscem skoncentrowanego ataku korników (Veblen i in. 1994). Może też dochodzić do wzajemnego wzmacniania oddziaływań przez dwa czynniki o charakterze biotycznym; wiadomo na przykład, że obumieranie drzew w czasie gradacji korników jest w dużej mierze wynikiem łącznego oddziaływania korników (niszczących kambium i floem) oraz działania przenoszonych przez korniki grzybów, których grzybnia zatyka elementy przewodzące ksylemu zaatakowanych drzew (Costello i in. 1995.).

Ponadto różne typy naturalnych zaburzeń mogą się też nawzajem ograniczać. Gradacje korników w Górach Skalistych omijają zwykle tereny, przez które przeszedł wcześniej intensywny pożar lasu, a to z tego względu, że świerki wyrosłe na pogorzelsku jeszcze w wieku 70 lat nie osiągają rozmiarów na tyle dużych, aby stać się obiektem zmasowanego ataku korników (Veblen i in. 1994, Barnes i in. 1998). Z kolei tory lawinowe, na których drzewa są z dużą regularnością łamane lub uszkodzane przez lawiny śnieżne, mogą ograniczać rozprzestrzenianie się pożarów, ponieważ nagromadzenie biomasy jest tam zbyt małe, aby umożliwić przenoszenie ognia (Veblen i in. 1994).

6. Znaczenie rozległych naturalnych zaburzeń dla teorii dynamiki lasu

Konsekwencje wyników badań przeprowadzonych nad wpływem „rozległych naturalnych zaburzeń” na dynamikę ekosystemów leśnych mogą okazać się bardzo poważne. Dotychczasowe myślenie o dynamice lasów naturalnych było zdominowane przez oczywisty – wydawałoby się – dualizm. Z jednej strony były „lasy klimaksowe”, w których naturalne zaburzenia – opisywane jako „dynamika luk” – mają charakter wyłącznie lokalny (Runkle 1990). Z drugiej strony były rozległe, katastrofalne zaburzenia, w trakcie których struktura ekosystemu leśnego zostaje całkowicie zniszczona, a powrót lasu odbywa się w drodze sukcesji – pierwotnej lub wtórnej, zależnie od rodzaju oraz intensywności zaburzenia. Tak czy inaczej, na odtworzenie zbiorowiska podobnego do istniejącego tam poprzednio potrzeba bardzo długiego czasu – co najmniej dziesiątków, a może setek lat (Clements 1936).

To, co wynika z przeprowadzanych ostatnio badań sugeruje obraz zupełnie odmienny od tradycyjnego. Zarówno „zbiorowiska klimaksowe”, w których przez setki lat z rzędu nie występują żadne istotne zmiany, jak i „katastrofalne zaburzenia”, po których las musi się odradzać przez długie stulecia (aby w końcu

nabrać znowu „klimaksowego” charakteru) są zjawiskami o charakterze wyjątkowym – skrajnymi przypadkami z szerokiego zakresu rozmaitych typów dynamiki lasu, w którym najliczniej reprezentowane są przypadki o charakterze pośrednim. Rozległe zaburzenia (zbyt rozległe, aby można było utrzymywać, że nic się nie stało i las zachował nadal swój „klimaksowy” charakter) mogą pojawiać się – z różną częstotliwością – prawie wszędzie, a większość lasów naturalnych nosi mniej lub bardziej wyraźne ich ślady (Oliver i Larson 1996). Z drugiej strony, większość tych zaburzeń ma charakter mozaikowy, a regeneracja lasu jest zwykle stosunkowo szybka (Turner i in. 1997). Krajobraz leśny jest więc zdominowany przez układy nie będące ani typowym „lasem klimaksowym”, ani żadnym z typowych stadiów procesu naturalnej sukcesji. Trwała obecność naturalnych zaburzeń powoduje ciągłe przesunięcia w lokalnej hierarchii dominacji; gatunki silnie konkurencyjne (typowe „gatunki późnosukcesyjne”) zyskują na znaczeniu w miarę jak wydłuża się czas od poprzedniego rozległego zaburzenia, ale tracą na znaczeniu bezpośrednio po nim – co z kolei daje szansę wzrostu i rozwoju tym gatunkom drzew, które w konkurencji z cienioznośnymi gatunkami w zwartym drzewostanie skazane byłyby na lokalną eliminację.

Oczywiście, jest to tylko prowizoryczny zarys nowego obrazu dynamiki lasów naturalnych. Wobec szybkiego tempa gromadzenia wyników badań trudno spodziewać się, żeby nie został on zmieniony w miarę pojawiania się nowych faktów i wysuwania nowych hipotez. Trzeba jednak zaznaczyć, że jest to obraz oparty na znacznie bardziej obfitym i wiarygodnym materiale niż koncepcje wcześniejsze. Zarówno koncepcja stabilnych, „klimaksowych” zbiorowisk leśnych, jak i koncepcje „katastroficznej” dynamiki drzewostanów były formułowane na podstawie krótkich ciągów obserwacji i pomiarów prowadzonych na niewielkich, izolowanych powierzchniach; reszta była ekstrapolacją. W porównaniu z tym wiedza, którą dysponujemy obecnie, jest nie tylko znacznie rozleglejsza, ale też bliższa rzeczywistości.

Piśmiennictwo

- Agee J. K. 1993 – Fire ecology of Pacific Northwest forests – Island Press, Washington D. C.
Allen R. B., Bellingham P. J., Wiser S. K. 1999 – Immediate damage by an earthquake to a temperate montane forest – *Ecology*, 80: 708–714.
Allison T. D., Moeller R. E., Davis M. B. 1986 – Pollen in laminate sediments provide evidence for a mid-Holocene forest pathogen outbreak – *Ecology*, 67: 1101–1105.

- Attiwill P. M. 1994 – The disturbance of forest ecosystems: the ecological basis for conservative management – *For. Ecol. Manage.* 63: 247–300.
- Barnes B. V., Zak D. R., Denton S. R., Spurr S. H. 1998 – *Forest ecology* – John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Baskin Y. 1999 – Yellowstone fires: a decade later – *BioScience*, 49: 93–97.
- Basnet K. 1993 – Recovery of a tropical rain forest after hurricane damage – *Vegetatio*, 109: 1–4.
- Batista W. J., Platt W. J., Macchiavelli R. E. 1998 – Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest – *Ecology*, 79: 38–53.
- Bellingham P. J., Tanner E. V. J., Healey J. R. 1994 – Sprouting of trees in Jamaican montane forests after a hurricane – *J. Ecol.* 82: 747–758.
- Bergeron Y., Leduc A., Morin H., Joyal C. 1995 – Balsam fir mortality following the last spruce budworm outbreak in northwestern Quebec – *Can. J. For. Res.* 25: 1375–1384.
- Boose E. R., Foster D. R., Fluet M. 1994 – Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes – *Ecol. Monogr.* 64: 369–400.
- Brokaw N. L., Walker L. R. 1991 – Summary of the effects of Caribbean hurricanes on vegetation – *Biotropica*, 23: 442–447.
- Bush M. B., Colinvaux P. A. 1994 – Tropical forest disturbance: paleoecological records from Darien, Panama – *Ecology*, 75: 1761–1768.
- Candan J.-N., Fleming R. A., Hopkin A. 1998 – Spatiotemporal patterns of large-scale defoliation caused by the spruce budworm in Ontario since 1941 – *Can. J. For. Res.* 28: 1733–1741.
- Clark J. S., Royall P. D. 1996 – Local and regional charcoal evidence for fire regimes in presettlement north-eastern North America – *J. Ecol.* 84: 365–382.
- Clements F. E. 1936 – Nature and structure of the climax – *J. Ecol.* 24: 252–284.
- Costello J. D., Leopold D. J., Smallidge P. J. 1995 – Pathogens, patterns and processes in forest ecosystems – *BioScience*, 45: 16–24.
- Davis M. B., Calcote R. R., Sugita S., Takahara H. 1998 – Patchy invasion and the origin of a hemlock-hardwoods forest mosaic – *Ecology*, 79: 2641–2659.
- Davis M. B., Woods K. D., Webb S. L., Futyma R. P. 1986 – Dispersal versus climate: expansion of *Fagus* and *Tsuga* into the Upper Great Lakes region – *Vegetatio*, 67: 93–103.
- Dolling J. W., Tanner V. J. 1995 – An experimental study of regeneration on landslides in montane rain forest in Jamaica – *J. Ecol.* 83: 55–64.
- Drake D. R., Mueller-Dombois D. 1993 – Population development of rain forest trees on a chronosequence of Hawaiian lava flows – *Ecology*, 74: 1012–1019.
- Filion L., Payette S., Delwaide A., Bhiry N. 1998 – Insect defoliations as major disturbance factors in the high-altitude balsam fir forest on Mount Megantic, southern Quebec – *Can. J. For. Res.* 28: 1832–1842.
- Foster D. R., Aber J. D., Melillo J. M., Bowden R. D., Bazzaz F. A. 1997 – Forest response to disturbance and anthropogenic stress – *BioScience*, 47: 437–445.
- Garwood N. C., Janos D. P., Brokaw N. L. 1979 – Earthquake-caused landslides: a major disturbance to tropical forests – *Science*, 205: 997–999.
- Gentry A. H. (red.) 1990 – *Four neotropical rain forests* – Yale University Press, New Haven.

- Goldammer J. G. 1993 – Feuer in Waldökosystemen der Tropen und Subtropen – Birkhäuser Verlag, Basel.
- Goldammer J. G. 1999 – Forests on fire – *Science*, 284: 1782–1783.
- Holling C. S. 1992 – The role of forest insects in structuring the boreal landscape (W: A system analysis of the global boreal forest. Red. H. H. Shugart, R. Leemans, G. B. Bonan) – Cambridge University Press, Cambridge, 170–191.
- Irland L. C. 1998 – Ice storm 1998 and the forests of the Northeast. A preliminary assessment – *J. For.* 96: 32–40.
- Jardon Y., Filion L., Cloutier C. 1994 – Long-term impact of insect defoliation on growth and mortality of eastern larch in boreal Quebec – *Ecoscience*, 1: 231–238.
- Johnson E. A. 1992 – Fire and vegetation dynamics: studies from North American boreal forest – Cambridge University Press, Cambridge.
- Korpel S. 1995 – Die Urwälder der Westkarpaten – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Larson C. P., MacDonald G. M. 1998 – An 840-year record of fire and vegetation in a boreal spruce forest – *Ecology*, 79: 106–118.
- Loope L., Duever M., Herndon A., Snyder J., Jansen D. 1994 – Hurricane impact on uplands and freshwater swamp forest – *BioScience*, 44: 238–246.
- Mann D. H., Fastie C. L., Rowland E. L., Bigelow N. H. 1995 – Spruce succession, disturbance, and geomorphology on the Tanana River floodplain, Alaska – *Ecoscience*, 2: 184–199.
- Matson P. A., Boone R. D. 1984 – Natural disturbance and nitrogen mineralization: wave-form dieback of mountain hemlock in the Oregon Cascades – *Ecology*, 65: 1511–1516.
- Nelson B. W., Kapos V., Adams J. B., Oliveira W. J., Braun O. P. G., do Amaral I. L. 1994 – Forest disturbance by large blowdowns in the Brazilian Amazon – *Ecology*, 75: 853–858.
- Oliver C. D., Larson B. C. 1996 – Forest stand dynamics – John Wiley and Sons, New York.
- Payette S. 1992 – Fire as a controlling process in the North American boreal forest (W: A system analysis of the global boreal forest. Red. H. H. Shugart, R. Leemans, G. B. Bonan) – Cambridge University Press, Cambridge, 144–169.
- Peterson C. J., Pickett S. T. A. 1995 – Forest reorganization: A case study in an old-growth forest catastrophic blowdown – *Ecology*, 76: 763–774.
- Pickett S. T. A., White P. S. (red.) 1985 – The ecology of natural disturbance and patch dynamics – Academic Press, New York.
- Pyne S. J. 1995 – World fire – Henry Holt and Company, New York.
- Ranson K. J., Williams D. L. 1992 – Remote sensing technology for forest ecosystem analysis (W: A system analysis of the global boreal forest. Red. H. H. Shugart, R. Leemans, G. B. Bonan) – Cambridge University Press, Cambridge, 267–290.
- Runkle J. R. 1982 – Patterns of disturbance in some old-growth mesic forests in eastern North America – *Ecology*, 63: 1533–1546.
- Runkle J. R. 1990 – Gap dynamics in an Ohio *Acer-Fagus* forest and speculations on the geography of disturbance – *Can. J. For. Res.* 20: 632–641.
- Sanford R. L., Saldarriaga J., Clark K. E., Uhl C., Herrera R. 1985 – Amazon rain-forest fires – *Science*, 227: 53–55.
- Shugart H. H. 1984 – A theory of forest dynamics – Springer-Verlag, New York.

- Shugart H. H. 1998 – Terrestrial ecosystems in changing environments – Cambridge University Press, Cambridge.
- Swetnam T. W., Lynch A. M. 1993 – Multicentury, regional-scale patterns of western spruce budworm outbreaks – *Ecol. Monogr.* 63: 399–424.
- Tardif J., Bergeron Y. 1999 – Population dynamics of *Fraxinus nigra* in response to flood-level variation in northwestern Quebec – *Ecol. Monogr.* 69: 107–125.
- Turner M. G., Dale V. H., Everham E. H. III 1997 – Fires, hurricanes and volcanoes: comparing large disturbances – *BioScience*, 47: 758–768.
- Veblen T. T., Hadley K. S., Nel E. M., Kitzberger T., Reid M., Villalba R. 1994 – Disturbance regime and disturbance interactions in a Rocky Mountains subalpine forest – *J. Ecol.* 82: 125–135.
- Veblen T. T., Kitzberger T., Villalba R., Donnegan J. 1999 – Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation – *Ecol. Monogr.* 69: 47–67.
- Walker L. R., Zimmermann J. K., Lodge D. J., Guzman-Gonzales S. 1996 – An altitudinal comparison of growth and species composition in hurricane-damaged forests in Puerto Rico – *J. Ecol.* 84: 877–889.
- Weiner J. 1999 – *Życie i ewolucja biosfery* – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Summary

Disturbance is any relatively discrete event in time that disrupts ecosystem, community, or population structure and changes resource or substrate availability or the physical environment. Natural disturbances span a wide range of spatial scales; in this paper only the role of large-scale natural disturbances (of size larger than 1 ha) is considered. For a long time forest ecosystems had been roughly divided into two large groups; the one where natural disturbances are frequent, but small (like canopy gaps of various sizes) and the one where natural disturbances are rare, but cover large areas and lead to almost complete elimination of the tree layer (like large fires, hurricanes, landslides etc.). The forest ecosystems influenced by frequent small disturbances were considered to be very close to a climax state; forest dynamics in the other group was considered a "catastrophic" one, with forest ecosystems regenerating slowly through consecutive stages of forest succession.

However, it is important to note that those ideas were developed many decades ago, when most of the forest ecosystem research was concentrated in forests of the temperate zone, strongly influenced by human management. The spatial extent of those studies used to be very limited by the small size of the remaining patches of relatively natural forests, and even the longest observation or measurement series were still relatively short when compared to the time-scale of forest dynamics.

During the last few decades, the geography of forest research has changed substantially; more research is now being conducted in tropical and subtropical forests of South America, Southeast Asia and Africa. Methods of forest investigations have changed, too; the widespread use of satellite image analysis contributes to the expanding of the spatial scale of research, while the accumulation of results of paleoecological research leads to the extension of the temporal scale of analyses. All that combined yielded new, interesting results, which largely challenged the assumptions underlying the earlier concepts of forest dynamics.

First, the large-scale natural disturbances turned out to be more widespread, not confined to certain types of forest ecosystems. Large-scale disturbances – like hurricanes or forest fires – were found to occur even in many tropical forests. Second, even the most dramatic large-scale disturbances very seldom lead to a complete elimination of the tree layer. Disturbance intensity is usually uneven, and the scattered surviving trees serve as sources of diaspores in forest regeneration process. Great role is played also by the vegetative reproduction of trees, especially by resprouting. Forest regeneration after large-scale disturbances very seldom follows the typical pattern of succession series.

The accumulation of data on the role and distribution of large-scale natural disturbances in forest ecosystems can ultimately change our views on forest dynamics. "Climax" forest communities, as well as forests subjected to really catastrophic kinds of disturbance represent the two extremes of a broad spectrum of types of forest dynamics. Large part of natural forests is probably subjected to an intermediate frequency of large-scale disturbances, producing a kind of dynamics which is significantly different from those predicted by the older theories.

(wpłynęło: 16 VIII 1999 r.)