

BOGDAN BRZEZIECKI

## Strategie życiowe gatunków drzew leśnych

Life-history strategies of forest tree species

### Wstęp

**P**ojęcie strategii życiowej (ewolucyjnej, adaptacyjnej) często pojawia się w literaturze ekologiczno-leśnej. Mimo to niełatwo jest znaleźć jasną, krótką i precyzyjną definicję tego pojęcia. Najczęściej podkreśla się, że strategia życiowa gatunku jest kategorią kompleksową, obejmującą ogół właściwości biologicznych i wymagań ekologicznych gatunku, określających łącznie rolę gatunku w naturalnej dynamice zbiorowisk roślinnych, (w tym możliwość osiągnięcia dojrzałości reprodukcyjnej, wydania potomstwa i trwałego występowania w zbiorowiskach w warunkach presji konkurencyjnej innych gatunków), przy założeniu, że warunki środowiska nieustannie zmieniają się, w czasie i w przestrzeni.

Z definicji wynika, że strategia każdego gatunku jest inna (specyficzna tylko dla tego gatunku). Jeżeli bowiem strategię definiujemy za pomocą wszystkich cech danego gatunku, to jest rzeczą oczywistą, że nawet najbardziej podobne do siebie gatunki zawsze będą się czymś różniły między sobą.

Powstaje jednak pytanie, czy strategie życiowe, reprezentowane np. przez gatunki drzew leśnych, nie dają się w logiczny sposób pogrupować, uporządkować, czy też sklasyfikować. Taka klasyfikacja jest potrzebna, nie tyle jako cel sam w sobie, co raczej jako pomoc w lepszym zrozumieniu istoty strategii, reprezentowanych przez poszczególne gatunki, co z kolei może pomóc w lepszym zrozumieniu roli, jaką poszczególne gatunki odgrywają w naturalnych procesach rozwojowych, zachodzących w zbiorowiskach leśnych [4,5].

Gdy mowa jest o podziale strategii życiowych gatunków drzew leśnych na różne typy, to w pierwszej kolejności przychodzi na myśl podział na gatunki pionierskie i gatunki klimaksowe, biorący przede wszystkim pod uwagę ich reakcję na zaburzenia i katastrofy, występujące w środowisku. Zakłada się, że gatunki pionierskie i klimaksowe wykształciły szereg cech adaptacyjnych, określających ich odmienną rolę w sukcesji lasu i zapewniających im dostosowanie do warunków panujących w różnych (wczesnych i późnych) fazach sukcesji [6, 7].

Jednakże, przy bliższym przyjrzeniu się poszczególnym zestawom cech, łatwo dostrzec, że cechy gatunków klimaksowych określane są często na zasadzie przeciwieństwa do gatunków pionierskich. Podczas gdy gatunki pionierskie rzeczywiście wydają się stanowić stosunkowo łatwo odróżnialną i względnie homogeną grupę ekologiczną, to gatunki klimaksowe najwyraźniej takiej grupy nie tworzą. Jeżeli przyjąć, że do gatunków klimaksowych należą wszystkie gatunki, nie będące pionierami, to wówczas okaże się, że jest to bardzo heterogenna grupa, zawierająca szeroką gamę gatunków o bardzo różnych historiach życia i rozmaitych właściwościach fizjologicznych i ekologicznych.

Jak dotąd, niewiele było prób bliższego opisu tej grupy gatunków oraz zinterpretowania jej zmienności w kategoriach ewolucyjnych przystosowań gatunków do warunków środowiska zmieniających się stale, w przestrzeni i w czasie. Już z tego względu warto podjąć próbę weryfikacji koncepcji gatunków pionierskich i klimaksowych. Gatunki drzew leśnych dobrze nadają się do tego celu, ponieważ jest to ta grupa gatunków roślin, o której, ze względów czysto praktycznych i ze względu na rolę odgrywaną w zbiorowiskach leśnych, wiadomo stosunkowo najwięcej. Jako podbudowę teoretyczną wykorzystano klasyfikację strategii życiowych gatunków roślin, opracowaną przez angielskiego botanika Grime'a [2,3]. W odróżnieniu od klasycznego dwubiegunowego podziału, model Grime'a przewiduje istnienie trzech głównych typów strategii oraz kilku strategii mieszanych, będących wypadkową strategii podstawowych.

## Główne założenia modelu Grime'a

Podstawą wyróżnienia różnych typów strategii życiowych organizmów jest zawsze uprzednia klasyfikacja środowisk, biorąca pod uwagę rodzaj presji selekcyjnej wywieranej na zamieszkujące je gatunki. Według Grime'a [2,3], w przypadku roślin, decydujące znaczenie mają w tym względzie dwie cechy środowiska.

Po pierwsze, chodzi tu o warunki determinujące (limitujące) potencjalną wielkość produkcji roślinnej, określane łącznie mianem stresu. Intensywność stresu jest odwrotnie proporcjonalna do stopnia dostępności najważniejszych zasobów życiowych, wykorzystywanych przez rośliny: światła, wody, składników mineralnych, ciepła.

Drugą cechą środowiska, wpływającą na produkcję biomasy i decydującą o charakterze presji selekcyjnej wywieranej na organizmy jest występowanie, intensywność i rozległość zaburzeń (katastrof), przez które należy rozumieć częściowe lub całkowite (ale zawsze o charakterze gwałtownym) zniszczenie biomasy roślinnej. Zaburzenia mogą być związane np. z działalnością innych organizmów (roślinozerców, patogenów), działań człowieka (wydeptywanie, koszenie, orka, pozyskanie drewna w lesie) lub wpływu czynników abiotycznych (wiatr, pożar, susza, gradacje owadów, zjawiska erozyjne). Tak więc, według Grime'a, z punktu widzenia ewolucji strategii życiowych gatunków, ogół czynników ekologicznych oddziałujących na rośliny można zaliczyć do jednej z dwóch nadrzędnych kategorii: stresu lub zaburzenia.

Poszczególne typy ekosystemów charakteryzują się różną intensywnością stresu oraz częstotliwością, intensywnością i rozległością występowania zaburzeń. Z czterech kombinacji niskiej i wysokiej intensywności stresu i zaburzenia, trzy charakteryzują środowiska,

TABELA

Teoretyczne podstawy ewolucji trzech głównych typów strategii życia roślin naczyniowych [2, 3]

Intensywność zaburzeń	Intensywność stresu	
	niska	wysoka
Niska	strategia konkurencyjna	strategia tolerowania stresu
Wysoka	strategia ruderalna	brak strategii

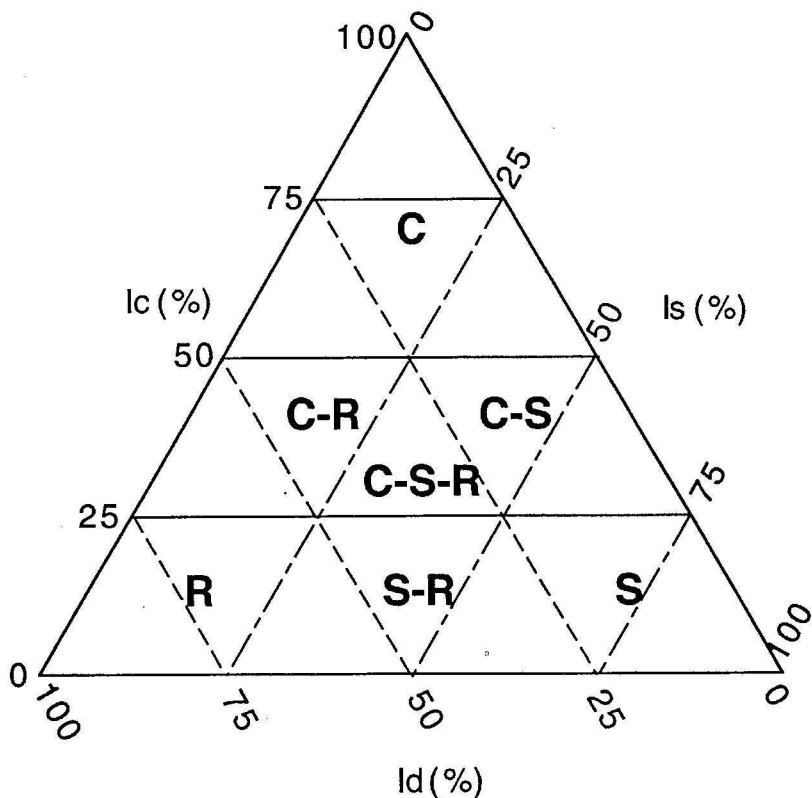
które są potencjalnie dostępne dla roślin. Grime [2,3] sugeruje, że w przypadku każdego z trzech dostępnych typów środowisk, zasiedlające je gatunki wykształciły (na drodze ewolucyjnej) odmienny typ strategii życiowej, zapewniającej im przewagę i dostosowanie (tabela).

W przypadku siedlisk (nisz), które charakteryzują się niską intensywnością stresu i zaburzeń, presja selekcyjna prowadzi do ewolucji strategii konkurencyjnej (typ C). Grime [2,3] definiuje konkurencję jako dążenie sąsiadujących roślin do zawładnięcia określoną porcją zasobów środowiska (cząsteczką światła, wody, fragmentem przestrzeni, jonem składnika mineralnego) i zakłada, że jedne gatunki są lepszymi konkurentami niż inne, dzięki wykształceniu określonych cech adaptacyjnych. Należy do nich w pierwszym rzędzie wielkość oraz rozkład w przestrzeni i w czasie powierzchni czynnych roślin, tj. powierzchni tych organów, przez które następuje absorpcja zasobów środowiska. Rośliny, które są silnymi konkurentami, cechują znaczne rozmiary końcowe, duże nakłady energii na wzrost wegetatywny, wytwarzanie organów spichrzowych itp. Rośliny będące silnymi konkurentami są natomiast gorzej przystosowane do tych warunków, które odznaczają się wysoką intensywnością stresu lub dużą intensywnością, częstotliwością i rozległością występowania zaburzeń.

W pierwszym z tych przypadków (tj. w przypadku niskiej intensywności zaburzeń i silnego stresu) rozwinęła się strategia tolerowania stresu (typ S). Konkretnie cechy adaptacyjne gatunków reprezentujących strategię tolerowania stresu są bardzo rozmaite, ponieważ natura stresu (czynnika ograniczającego) także bywa bardzo różna. Może ona wynikać z cech fizycznych środowiska (przykładem są rejony arktyczne lub pustynne) lub z wpływu samej roślinności (np. wyczerpanie dostępnej puli składników mineralnych, silne ocienienie). Generalnie jednak, pod pewnymi względami, gatunki o strategii tolerowania stresu, mają wiele cech wspólnych. Należą do nich np. niewielkie rozmiary końcowe, redukcja organów asymilacyjnych, niskie potencjalne tempo wzrostu, wolny cykl przemiany węgla i składników mineralnych, oszczędna gospodarka wodna.

W drugim przypadku (tj. w warunkach silnych, często powtarzających się zaburzeń i braku stresu związanego z niskim poziomem jakiegoś składnika zasobów środowiska) dobór naturalny prowadzi do wykształcenia strategii, określanej przez Grime'a mianem ruderalnej (typ R). Rośliny, które wykształciły tę strategię, mają wiele wspólnych cech: krótki cykl życiowy, wysokie tempo produkcji suchej masy i przyrostu, a także wysokie nakłady energetyczne na produkcję generatywną (nasiona). Na rozmnażanie generatywne przeznaczana jest duża część produktów fotosyntezy i nawet w warunkach zwiększonego stresu nakłady te są utrzymywane, kosztem części wegetatywnych.

Opisane strategie reprezentują ekstrema specjalizacji ewolucyjnej. W warunkach odpowiadających pośredniej intensywności stresu i zaburzeń mogły ukształtować się strategie pośrednie (mieszane), będące wypadkową strategii głównych (typy: S-R, C-S, C-R i C-S-R). Każdy z wyróżnionych typów strategii odpowiada określonej kombinacji intensywności stresu, zaburzenia i konkurencji, dających się przedstawić w postaci 3-biegunowego, graficznego modelu (ryc. 1).



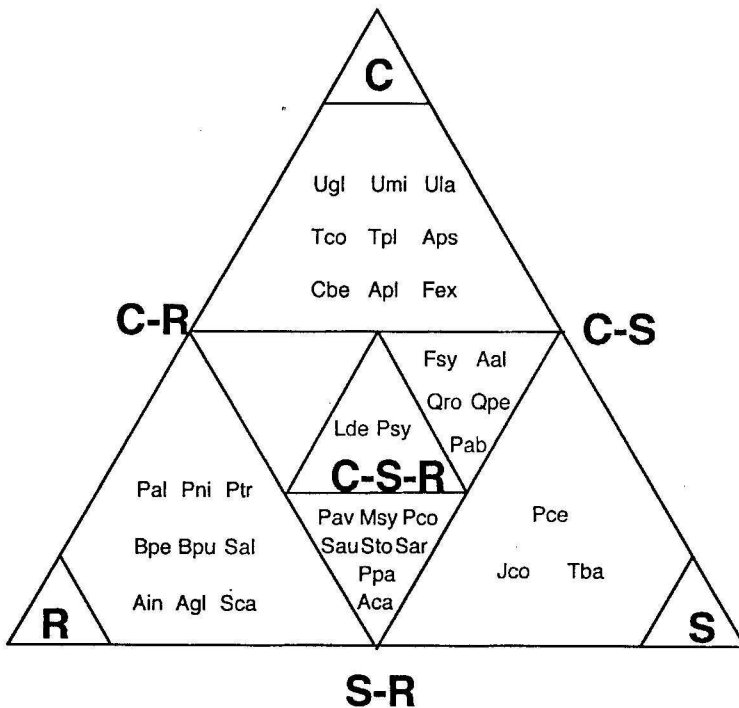
RYC. 1. Model przedstawiający różne kombinacje intensywności konkurencji, stresu i zaburzenia w roślinności oraz lokalizację głównych (C, S i R) i mieszanych (S-R, C-S, C-R i C-S-R) typów strategii; Ic – względne znaczenie konkurencji, Is – względne znaczenie stresu, Id – względne znaczenie zaburzeń i katastrof [2,3]

### Przyporządkowanie gatunków drzew leśnych do typów strategii, wyróżnionych w modelu Grime'a

Zaliczenie gatunków drzew leśnych do jednego z typów strategii życiowych, wynikających z modelu Grime'a można dokonać na różne sposoby. Sposób najbardziej formalny to klasyfikacja i wyróżnienie grup gatunków metodami statystyki wielu zmiennych, przy wykorzystaniu ilościowych danych określających różne cechy i właściwości gatunków,

istotne z adaptacyjnego punktu widzenia. Próby takiej dokonali Brzeziecki i Kienast [1], na podstawie danych dotyczących następujących cech 36 gatunków drzew leśnych, występujących w Środkowej Europie: maksymalna pierśnica, wysokość, wiek, tempo wzrostu drzew danego gatunku, gęstość i odporność drewna na rozkład, masa 1000 nasion, częstotliwość lat nasiennych, początek obradzania nasion w warunkach drzewostanu, grupa biologiczna nasion, wskaźnik wymagań świetlnych, wskaźnik wymagań cieplnych, odporność na przymrozki późne, odporność na niską temperaturę w zimie, wskaźnik wymagań względem stopnia kontynentalizmu klimatu, odporność na suszę, wskaźniki wymagań odnośnie dyspersji, wilgotności, żyzności i pH gleby. Ogółem uwzględniono 21 cech, dążąc do możliwie pełnej charakterystyki strategii życiowej gatunku.

Wyniki analizy statystycznej zebranego materiału znakomicie ułatwiły podział gatunków na grupy i zaliczenie ich do poszczególnych typów strategii, wyróżnionych w modelu Grime'a. Aktualna propozycja jest następująca (ryc. 2).



RYC. 2. Przyporządkowanie gatunków drzew do różnych typów strategii, przewidzianych w modelu Grime'a [2,3]. Symbole nazw gatunków: Aal – *Abies alba*; Aca – *Acer campestre*; Apl – *A. platanoides*; Aps – *A. pseudoplatanus*; Agl; *Alnus glutinosa*; Ain – *A. incana*; Bpe – *Betula pendula*; Bpu – *B. pubescens*; Cbe – *Carpinus betulus*; Fsy – *Fagus sylvatica*; Fex – *Fraxinus excelsior*; Jco – *Juniperus communis*; Lde – *Larix decidua*; Msy – *Malus sylvestris*; Pab – *Picea abies*; Pce – *Pinus cembra*; Psy – *P. sylvestris*; Pal – *Populus alba*; Pni – *P. nigra*; Ptr – *P. tremula*; Pav – *Prunus avium*; Ppa – *P. padus*; Pco – *Pyrus communis*; Qpe – *Quercus petraea*; Qro – *Q. robur*; Sal – *Salix alba*; Sca – *S. caprea*; Sar – *Sorbus aria*; Sau – *S. aucuparia*; Sto – *S. torminalis*; Tba – *Taxus baccata*; Tco – *Tilia cordata*; Tpl – *T. platyphyllos*; Ugl – *Ulmus glabra*; Ula – *U. laevis*; Umi – *U. minor*

## Strategia ruderalna (typ R)

Typ strategii ruderalnej reprezentują gatunki, do tej pory zaliczane w większości do gatunków pionierskich. Są to: *Populus alba*, *P. nigra* i *P. tremula*, *Betula pubescens*, *B. pendula*, *Salix alba*, *S. caprea*, *Alnus incana* i *A. glutinosa*. Pojawienie się gatunków o strategii ruderalnej w cyklu rozwoju lasu jest zawsze uwarunkowane wcześniejszym wystąpieniem zaburzeń i katastrof, powodujących powstanie większych luk i przerw w dachu koron drzewostanu. Gatunki ruderalne wykształciły szereg cech adaptacyjnych, które umożliwiają im szybką kolonizację takich otwartych środowisk. Do cech tych należą np. małe, ale bardzo liczne nasiona, przenoszone przez wiatr na duże odległości, ponadto wysokie tempo wzrostu w pierwszym okresie życia i odporność na ekstrema klimatyczne. Szybki wzrost oraz wczesna reprodukcja zwiększają prawdopodobieństwo, że liczba potomstwa będzie wystarczająco liczna, aby umożliwić przeżycie i ponowne opanowanie terenu w warunkach względnie częstych i rozległych zaburzeń. W warunkach braku zaburzeń i katastrof, byt gatunków ruderalnych byłby zagrożony. Koszty, z jakimi "muszą się liczyć" gatunki o strategii ruderalnej, to przykłady tzw. kompromisów ewolucyjnych (ang. "trade-offs", por. [8]). Należą tu m.in. brak substancji zapasowych w nasionach (co powoduje, że siewki tych gatunków są wrażliwe na ocienienie, suszę, konkurencję ze strony roślinności zielnej), następnie krótkowieczność i duża podatność drewna na rozkład przez owady i grzyby. To ostatnie jest konsekwencją faktu, że gatunki o strategii ruderalnej inwestują dużą część energii w szybki wzrost, kosztem zabezpieczeń chemicznych i strukturalnych.

W pewnych warunkach gatunki o strategii ruderalnej mogą pełnić zarówno rolę gatunków pionierskich jak i klimaksowych. Już z tego powodu termin "gatunki ruderalne" wydaje się lepszy niż "gatunki pionierskie". Przykładem może być tak "pionierski" gatunek jak brzoza brodawkowata (*Betula pendula*), pełniący rolę gatunku "klimaksowego" na suchych glebach piaszczystych, a także wierzba biała (*Salix alba*), topola biała (*Populus alba*) i topola czarna (*Populus nigra*), wchodzące w skład roślinności klimaksowej lasów łęgowych, dla których normą są częste zaburzenia w postaci wylewów rzek, nie dopuszczające do odnowienia innych, wolniej rosnących gatunków. Przykłady te sugerują, że pojęcie gatunków pionierskich, implikujące ich przejściowy charakter w sukcesji lasu, nie zawsze jest uzasadnione. Z tego względu wyróżnianie gatunków o strategii ruderalnej jest lepsze, gdyż oznacza jedynie, że występowanie tych gatunków jest związane z zaburzeniami, nie mówi natomiast nic o tym, czy gatunki te stanowią przemijające, czy też ostatnie ogniwo sukcesji.

## Mieszana strategia ruderalna i tolerowania stresu (typ S-R)

Mieszana strategię ruderalną i tolerowania stresu reprezentuje następująca grupa gatunków: *Pyrus communis*, *Malus sylvatica*, *Acer campestre*, *Sorbus aucuparia*, *S. torminalis*, *S. aria*, *Prunus padus*, *P. avium*. Wymienione gatunki wykazują pewne cechy, które nawiązują do strategii ruderalnej, takie jak np. krótkowieczność, szybkie osiągnięcie dojrzałości rozrodczej, stosunkowo wysokie potencjalne tempo wzrostu. Z drugiej strony takie cechy jak niewielkie rozmiary końcowe, duża gęstość drewna i jego odporność na rozkład, a także stosunkowo duże nasiona, rozsiewane głównie przez ptaki i małe ssaki, są związane raczej ze strategią tolerowania stresu. Gatunki sklasyfikowane w tej grupie bardzo rzadko osiągają

w drzewostanie pozycję dominującą. Na ogół nie są też zdolne do samodzielnego wytworzenia dolnych warstw drzewostanu. Z reguły, w zbiorowiskach leśnych występują one dość sporadycznie, najczęściej na brzegach lasów, lub w drzewostanach, które z natury charakteryzują się luźnym zwarciem, co wynika z niekorzystnych warunków siedliskowych (silnego stresu w sensie Grime'a), bądź też jest wynikiem często powtarzających się zaburzeń.

### **Strategia tolerowania stresu (typ S)**

Strategię tolerowania stresu w największym stopniu wydają się reprezentować trzy spośród uwzględnionych tu gatunków drzew: *Taxus baccata*, *Pinus cembra* i *Juniperus communis*. Mimo, że gatunki te różnią się bardzo pod względem zasięgu geograficznego i pionowego rozmieszczenia w górach, to jednak zachodzi między nimi, jak się wydaje, duże podobieństwo morfologiczno-funkcjonalne. Limba (*Pinus cembra*) występuje w reglu górnym, dla którego m.in. charakterystyczny jest krótki okres wegetacyjny i niskie wartości temperatury zimą. Cis (*Taxus baccata*), będąc jednym z naszych najbardziej cienioznośnych gatunków drzew leśnych, potrafi się rozwijać pod okapem zwartych drzewostanów bukowych i nawet w zaawansowanym wieku zadowala się niewielką ilością światła. Jałowiec (*Juniperus communis*) to z kolei gatunek charakterystyczny dla bardzo ubogich i suchych siedlisk i nawet jest uważany za gatunek pionierski dla takich bardzo nieprodukcyjnych siedlisk. We wszystkich tych przypadkach, gdy środowisko jest trwale niekorzystne i wrogie, podstawowe znaczenie ma oszczędna gospodarka skąpymi zasobami i tylko takie gatunki są w stanie przeżyć, które w tych warunkach są w stanie przechwycić i jak najdłużej utrzymać deficytowe zasoby. Dlatego w przypadku gatunków o strategii tolerowania stresu do najbardziej charakterystycznych cech należy niskie potencjalne tempo wzrostu, a także bardzo późne osiągnięcie dojrzałości rozrodczej. Tempo wzrostu gatunków o strategii tolerowania stresu jest niskie, nawet w warunkach optymalnych i po wyeliminowaniu potencjalnych konkurentów. W rezultacie nawet bardzo stare osobniki tych gatunków z reguły nie osiągają dużych rozmiarów. Osiąganiu znacznego wieku i utrzymaniu raz zdobytych zasobów służy m.in. inwestowanie dużych ilości energii w mechanizmy obronne, które zwiększają odporność drewna na ataki ze strony grzybów i owadów.

### **Mieszana strategia tolerowania stresu i konkurencji (C-S)**

Do grupy o mieszanej strategii tolerowania stresu i konkurencji zakwalifikowano następujące gatunki: *Abies alba*, *Picea abies*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Q. petraea*. Cechy strategii tolerowania stresu w przypadku tych gatunków widoczne są zwłaszcza w fazie młodocianej. I tak, na przykład, buk i jodła należą do najbardziej cienioznośnych gatunków występujących w naszych lasach. Podobnie siewki dębu są tolerancyjne względem małej dostępności wody i składników mineralnych. Wysoka przeżywalność siewek wszystkich tych gatunków w początkowym etapie wzrostu związana jest niewątpliwie z faktem posiadania przez te gatunki dużych nasion, obficie zaopatrzonych w substancji pokarmowe. Stanowiąc początkowo źródło energii i materiałów budulcowych, nasiona w jakimś sensie osłabiają stres, jaki siewki doświadczają w pierwszych etapach rozwoju pod okapem innych drzew i w obecności gatunków zielnych. Początkowo gatunki o mieszanej strategii tolero-

wania stresu i konkurencji rosną wolno, podobnie jak gatunki o typowej strategii tolerowania stresu, ale jednocześnie inwestują dużo energii w rozwój systemów korzeniowych i zabezpieczenie tkanek. W odróżnieniu od gatunków o strategii tolerowania stresu, gatunki o mieszanej strategii konkurencji i tolerowania stresu, mają zdolność do przyspieszania tempa wzrostu w późniejszych etapach swego życia, i tym samym osiągnięcia dużych rozmiarów końcowych. Fakt ten, w połączeniu z dużą odpornością na działanie szkodliwych czynników biotycznych i abiotycznych, umożliwia tym gatunkom na zajmowanie przez długie okresy czasu pozycji dominującej w dachu koron i odgrywanie roli gatunków "klimaksowych".

### **Strategia konkurencyjna (C)**

Do grupy o strategii konkurencyjnej zaliczono gatunki, które z reguły unikają terenów o ekstremalnych warunkach klimatycznych i glebowych i które odgrywają największą rolę na siedliskach bardzo produkcyjnych (*Ulmus glabra*, *U. laevis*, *U. minor*, *Tilia cordata*, *T. platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *A. platanoides*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*). W warunkach obfitości zasobów, takie gatunki jak np. *Fraxinus excelsior* i *Acer pseudoplatanus*, są w stanie wygrać walkę konkurencyjną nawet z bukiem, który uważany jest za wyjątkowo silnego konkurenta. Dominującą cechą strategii konkurencyjnej jest dążenie do monopolizacji dostępu do zasobów środowiska. Cel ten jest osiągnięty dzięki stosunkowo wysokiemu potencjalnemu tempu wzrostu, osiągnięciu dużych rozmiarów końcowych, oraz silnemu rozrastaniu się na boki. Inne istotne cechy strategii konkurencyjnej to opóźniona reprodukcja i wydłużony okres wzrostu wegetatywnego, wyprzedzający etap intensywnej reprodukcji. Duże rozmiary końcowe osiągnięte przez gatunki o strategii konkurencyjnej sprzyjają zwiększeniu odległości wysiewu nasion. Zalety takiego wzorca rozwoju nie budzą wątpliwości w przypadku siedlisk produkcyjnych i odznaczających się niewielką częstotliwością i intensywnością zaburzeń. W przypadku powtarzających się zaburzeń, fakt opóźnionej reprodukcji jest jednym z głównych czynników limitujących ponowne odnowienie gatunków o strategii konkurencyjnej. Podobnie, koszty związane z "aktywnym poszukiwaniem" dostępu do zasobów środowiska (światła, składników mineralnych i wody), a także brak zabezpieczeń przed presją roślinożerców, znacząco ograniczają sukces strategii konkurencyjnej w środowiskach chronicznie nieprodukcyjnych.

### **Mieszana strategia tolerowania stresu, ruderalna i konkurencyjna (typ C-S-R)**

Ostatnie dwa gatunki (*Pinus sylvestris* i *Larix decidua*) zaliczono do oddzielnej grupy, wykazującej cechy wszystkich trzech rozważanych tu głównych typów strategii: tolerowania stresu, konkurencyjnej i ruderalnej. Takie cechy jak wielkość osiągnięta w wieku dojrzałym, długowieczność i właściwości drewna zbliżają te dwa gatunki do grupy o mieszanej strategii tolerowania stresu i konkurencyjnej. Jednocześnie jednak, niektóre inne cechy, takie jak odporność na przymrozki późne, brak zdolności do znoszenia ocienienia, łączą te dwa gatunki raczej z grupą gatunków o strategii ruderalnej. Często zresztą określa się te dwa gatunki mianem pionierskich, co podkreśla znaczenie zaburzeń i katastrof dla ich odnowienia i przeżycia.



## Podsumowanie i wnioski

Zaproponowany podział gatunków drzew leśnych na grupy odpowiadające różnym typom strategii życiowych, przewidzianych w modelu Grime'a, ma charakter wstępnej propozycji. Niewykluczone, że bliższa analiza właściwości poszczególnych gatunków i ich roli w różnych zbiorowiskach może wykazać konieczność pewnych zmian w zaproponowanym schemacie. Na przykład, pewne cechy strategii tolerowania stresu widać z jednej strony w przypadku takich gatunków jak *Alnus glutinosa* czy nawet *Betula pendula* i *B. pubescens*, a z drugiej, w przypadku *Carpinus betulus* i *Tilia cordata*. Żadnego gatunku nie zaliczono do typu mieszanej strategii obejmującej elementy strategii ruderalnej i strategii konkurencyjnej. Niewykluczone jednak, że niektóre gatunki mogłyby się w tej kategorii znaleźć. Z jednej strony chodzi tu np. o *Acer pseudoplatanus* i *Fraxinus excelsior*, a z drugiej np. *Populus alba* i *P. nigra*. Przykłady te wskazują, że sprawa szczegółowego podziału i klasyfikacji gatunków jest nadal otwarta. Niewątpliwie należy liczyć się z tym, że jak zwykle w przyrodzie, mamy tu do czynienia z pewną ciągłością i osiągnięcie celu jakim jest jednoznaczne uporządkowanie gatunków na płaszczyźnie wyznaczonej przez główne typy strategii życiowych wymaga pewnych uproszczeń. Może być również tak, że ten sam gatunek, w zależności od ogólnych warunków klimatycznych i glebowych, może rozwinąć inny typ strategii. Poszukiwanie miejsca poszczególnych gatunków w schemacie strategii życia porównano kiedyś, mniej lub bardziej słusznie, z próbą zbudowania układu analogicznego do układu okresowego pierwiastków. Nie ulega wątpliwości, że jest to problem pasjonujący, tak z czysto teoretycznego, jak i z praktycznego punktu widzenia. Rozumiejac lepiej, na czym polegają strategie życia poszczególnych gatunków, będziemy w stanie skuteczniej wpływać na procesy zachodzące w zbiorowiskach drzewiastych i tym samym w większym stopniu zbliżyć się do modelu półnaturalnej hodowli lasu. Nie przesądzając, że model Grime'a stanowi rozwiązanie ostateczne, już dziś można stwierdzić, że w porównaniu z klasycznym podziałem na gatunki pionierskie i klimaksowe, stwarza on znacznie bogatsze możliwości analizy roli poszczególnych gatunków w dynamice zbiorowisk leśnych.

## Literatura

1. **Brzeziecki B., Kienast F.** 1994. Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*. 69: 167-187.
2. **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.
3. **Grime J.P.** 1979. *Plant Strategies and Vegetational Processes*. John Wiley. New York.
4. **Faliński J.B., Pawlaczyk P.** 1993. Zarys ekologii. W: Bugała W. (red.). *Grab *Carpinus betulus**. Nasze drzewa leśne 9: 157-263. Sorus. Poznań-Kórnik.
5. **Faliński J.B., Pawlaczyk P.** 1995. Zarys ekologii. W: Bugała W. (red.). *Jesion wyniosły *Fraxinus excelsior**. Nasze drzewa leśne 17: 217-305. Sorus. Poznań-Kórnik.
6. **Huston M., Smith T.** 1987. Plant succession: life history and competition. *Am. Nat.* 130: 168-198.

7. **Loehle C.** 1988. Tree life history strategies: the role of defences. *Can. J. For. Res.* 18: 209-222.
8. **Smith T., Huston M.** 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Vegetatio* 83: 49-69.

### Summary

In forest succession studies, two major groups of tree species are usually recognized: pioneer and non-pioneer (climax) species. It is assumed that each group has its own set of adaptive traits that impart advantages or disadvantages to trees in early- and late-successional stages. In the present paper, the pioneer/climax concept is critically reviewed. Instead, a new ecological classification of tree species is proposed and interpreted in terms of the theoretical, triangular model of life-history strategies developed by Grime [2]. For each type of life-history strategy (ruderal, stress-tolerant, competitive and intermediate), specific adaptations determining the functional roles of tree species in the dynamics of forest communities are identified and described.