

**Jerzy Szwagrzyk**

Katedra Botaniki Leśnej  
i Ochrony Przyrody  
Akademii Rolniczej  
Al. 29 Listopada 46  
31-425 Kraków  
e-mail: rlszwagr@cyf-kr.edu.pl

**Rola rozprzestrzeniania diaspor  
w dynamice ekosystemów leśnych**

The role of seed dispersal  
in dynamics of forest ecosystems

**1. Wstęp**

Analiza związków między rośliną a warunkami środowiska skupia od dawna uwagę ekologów. Próby tłumaczenia, dlaczego dany gatunek nie występuje w danym miejscu, rozpoczynają się zwykle od analizy czynników siedliskowych. Stwierdzamy, że dany gatunek nie rośnie tutaj ze względu na nieodpowiedni klimat, brak lub nadmiar wilgoci, niewłaściwą glebę, niedobór azotu, wapnia czy fosforu. Rozmaitość czynników siedliskowych stwarza wiele możliwości interpretacji. Jeżeli nawet po analizie wszystkich mierzalnych parametrów środowiska nie uda się znaleźć takiego, który by uniemożliwiał wzrost danego gatunku w danym miejscu, można się odwołać do oddziaływań biotycznych. Stwierdzamy więc, że dany gatunek mógłby wprowadzić tutaj rosnać, ale nie rośnie, bo został wyparty przez inny, silniejszy konkurencyjnie w danych warunkach siedliskowych. Albo może został wyeliminowany wskutek presji roślinożerców lub patogenów grzybowych? Może też być na odwrót – gatunek nie występuje w danym miejscu ze względu na brak w nim innego gatunku – na przykład grzyba, z którym tworzy mikoryzy.

Dopiero bliższe przyjrzenie się zupełnie innej kategorii zjawisk, na przykład inwazjom biologicznym będącym skutkiem introdukcji gatunków w zupełnie nowe dla nich środowiska (Pyšek i in. 1995), wskazuje, że istnieje możliwość alternatywnego wyjaśnienia. Wiele gatunków nie występuje w wielu miejscach, gdzie teoretycznie mogłyby występować, bo po prostu nie zdołały jeszcze tam dotrzeć. Z chwilą, kiedy przestrzenna bariera zostanie przełamana, zaczynają się dziać rzeczy na pozór dziwne. Gatunek obcy wypiera gatunki rodzime, rosnące we właściwym dla siebie klimacie i na właściwej glebie. Roślina, której nigdy w danym miejscu nie było, okazuje się być do tego miejsca znacznie lepiej przystosowana niż gatunki obecne tam od wielu tysięcy lat.

Nie trzeba koniecznie śledzić licznych i dobrze udokumentowanych przypadków inwazji biologicznych; wystarczy zajrzeć do któregoś z nowszych podręczników ekologii (Krebs 1996), aby odnaleźć podobny sposób



rozumowania. Pierwsze pytanie o brak danego gatunku w danym miejscu powinno brzmieć: czy gatunek ten miał szansę, aby się tutaj znaleźć? Dopiero później należy pytać o warunki środowiskowe. Czyżby więc wszystkie nasze wcześniejsze dociekania o klimacie, glebie, roślinożercach i patogenach traciły na znaczeniu? Dlaczego pytanie o szansę dotarcia konkretnego gatunku w dane miejsce ma być ważniejsze od wielu innych stawianych w ekologii pytań?

## 2. Rozprzestrzenianie diaspor a modele dynamiki lasu

Przekonanie, że ograniczenia związane z przemieszczaniem diaspor są w gruncie rzeczy mało istotne, jest wyraźnie obecne w klasycznej teorii sukcesji (Clements 1916). Jeżeli każde zbiorowisko roślinne w danych warunkach ma zdążać do tego samego zbiorowiska klimaksowego, to wynika z tego, że ograniczenia związane z przemieszczaniem nie mogą być zbyt ważne, przynajmniej w dłuższych okresach. Jeśliby były ważne, to w tych samych warunkach mogłyby powstawać różne kombinacje gatunków i różne zbiorowiska – zależnie od tego, które gatunki dotarły w dane miejsce, a którym się to nie udało. Różnice w podejściu do ograniczeń związanych z przemieszczaniem diaspor były jednymi z zasadniczych różnic między klasyczną teorią sukcesji Clementsa (1916) a indywidualistyczną koncepcją zbiorowisk roślinnych Gleasona (1926).

Również późniejsze modele dynamiki lasu, a wśród nich przede wszystkim tzw. modele płatowe (Shugart 1984, Botkin 1993) podzielały, mniej lub bardziej świadomie, założenia zawarte w teorii Clementsa. Pula gatunków była w nich zdefiniowana regionalnie i siedliskowo, ale każdy gatunek z puli miał taką samą szansę, aby się pojawić na danej powierzchni. Różne były tylko liczebności, w jakich się pojawiał (zależne od liczby diaspor produkowanych przez jedno drzewo macierzyste o danych rozmiarach), oraz jego późniejsze losy (zależne od relacji między wymaganiami danego gatunku a aktualnym stanem środowiska). Pochodne tych modeli – opracowane w liczbie co najmniej kilkudziesięciu dla różnych zbiorowisk leśnych kuli ziemskiej (Brzeziecki 1999) – służyły przez dłuższy czas jako podstawa do prognozowania wpływu globalnych zmian klimatu na ekosystemy leśne (Solomon i Shugart 1993). Brak uwzględnienia ograniczeń związanych z przemieszczaniem diaspor był jednym z pierwszych zarzutów, jakie z czasem sformułowano pod adresem tej grupy modeli (Sirois i Payette 1991).

Pierwszym modelem dynamiki lasu, który w znacznej mierze odszedł od tych założeń, był model SORTIE (Pacala i in. 1993, 1996). W modelu tym gatunki drzew miały ograniczone możliwości przemieszczania się w obrębie modelowanej powierzchni; u jednych gatunków ograniczenia te były zupełnie znikome, u innych były znaczne. Symulacje przy użyciu modelu SORTIE



wyraźnie wskazywały, że duża zdolność konkurencyjna danego gatunku może nie wystarczyć do opanowania nawet stosunkowo niewielkiej powierzchni, jeżeli możliwości przemieszczania się w jej obrębie są bardzo ograniczone, a pojawianie się naturalnych zaburzeń stwarza co pewien czas szansę dla gatunków słabszych konkurencyjnie. Było tak w przypadku buka wielkolistnego *Fagus grandifolia*, który według założeń modelu mógł rozprzestrzeniać się tylko wegetatywnie, a rozmnażanie generatywne nie odgrywało u niego żadnej roli. Ograniczenia te dotyczyły także w znacznym stopniu choiny kanadyjskiej *Tsuga canadensis*, która wprawdzie produkuje drobne nasiona i może być rozsiewana na znaczne odległości, ale której skuteczne odnawianie w lasach Nowej Anglii ograniczało się zwykle do bezpośredniego sąsiedztwa drzew macierzystych (Ribbens i in. 1994). Interpretacja tego zjawiska jest zresztą dość niejednoznaczna; niektórzy autorzy (Mladenoff i Stearns 1993, Davis i in. 1996, Cornett i in. 1997) wskazują na ograniczenia związane z dostępnością sprzyjających kiełkowaniu nasion mikrosiedlisk jako na właściwą przyczynę ograniczenia odnawiania choiny kanadyjskiej do miejsc, gdzie gatunek ten dominuje w drzewostanie.

W sposób bezpośredni, a zarazem bardziej ogólny zajął się problemem ograniczeń w rozprzestrzenianiu diaspor Pacala (1997). Jego zdaniem, ograniczenia przestrzenne dotyczące możliwości pojawiania się nowej generacji roślin stanowią – wraz z lokalnym charakterem oddziaływań konkurencyjnych – podstawowe mechanizmy przeciwdziałające eliminacji słabszych konkurencyjnie gatunków, a przez to są jednym z czynników warunkujących koegzystencję wielu gatunków roślin na ograniczonym obszarze. Brak ograniczeń przestrzennych w obu wspomnianych wyżej procesach (rekrutacja młodych osobników i konkurencja) prowadziłyby bowiem do sytuacji, jaką opisuje klasyczny model konkurencji Lotki–Volterry (Krebs 1996); któryś z gatunków musiałby się okazać silniejszy konkurencyjnie i wyeliminować pozostałe. W takim przypadku współwystępowanie wielu gatunków musiałoby być związane albo z występowaniem naturalnych zaburzeń (likwidujących na pewien czas przewagę silniejszych konkurencyjnie gatunków), albo z silnym zróżnicowaniem wymagań i warunków siedliskowych (tak, że żaden z gatunków nie miałby konkurencyjnej przewagi w szerszym zakresie siedlisk). Pacala (1997) wprawdzie nie neguje takiej możliwości, ale jego argumentacja zdążyła w kierunku uwypuklenia roli ograniczeń przestrzennych w procesach rekrutacji i konkurencji. Według jego opinii, ograniczenia te kształtują również strukturę przestrzenną zbiorowisk roślinnych w taki sposób, że w skali lokalnej mamy do czynienia ze zgrupowaniami osobników tego samego gatunku nawet wówczas, kiedy zbiorowisko jest bardzo zróżnicowane gatunkowo. Oczywiście argumentacja ta nie odnosi się do tropikalnych lasów deszczowych, w których znaczną (lub dominującą) rolę odgrywa mechanizm segregacji przestrzennej



osobników tego samego gatunku opisywany przez model Janzena–Connell (Condit i in. 1992, Krebs 1996, Pacala 1997).

Wspomniana powyżej koncepcja wymaga oczywiście rzetelnego przetestowania w oparciu o obszerniejsze materiały empiryczne; zjawisko skupiskowego występowania osobników należących do jednego gatunku w obrębie wielogatunkowych zbiorowisk jest powszechnie stwierdzane w przypadku wielu roślin zielnych (Szwagrzyk 1990, Falińska 1996), ale tam głównym mechanizmem kształtującym ten typ rozmieszczenia jest wegetatywne rozmnażanie większości gatunków z tej grupy. W przypadku drzew leśnych tendencja do tworzenia jednogatunkowych skupisk w obrębie wielogatunkowych drzewostanów jest wprawdzie stwierdzana (Parshall 1995, Davis i in. 1996), ale nie wydaje się być dominująca (Szwagrzyk i Czerwczak 1993, Bolibok 2001).

### **3. Empiryczne badania rozprzestrzeniania diaspor drzew leśnych**

Na temat rozprzestrzeniania diaspor drzew napisano już wiele tomów – i w dużej mierze są to fascynujące historie, zwłaszcza w odniesieniu do gatunków z lasów tropikalnych i subtropikalnych, rozprzestrzenianych w głównej mierze przez zwierzęta (Howe i Smallwood 1982, Richards 1996). Problemy zaczynają się wtedy, kiedy oprócz pytania: „w jaki sposób rozprzestrzeniane są diaspory danego gatunku?” próbujemy zadać pytanie: „w jakiej ilości i na jaką odległość są one rozprzestrzeniane?”. Ilościowe badania nad rozprzestrzenianiem nasion i owoców są bowiem metodycznie trudne i ogromnie pracochłonne (Wilson 1993). Stosunkowo najłatwiejsze jest śledzenie rozprzestrzeniania na bliskie odległości, i tego typu badania do tej pory przeważały (Masaki i in. 1994, Nakashizuka i in. 1995, Akashi 1997, Clark i in. 1998b, Houle 1998, Iida i Nakashizuka 1998). W przypadku drzew realizowano je zwykle za pomocą różnego rodzaju chwytaków (zwanych też „łapaczami” nasion), rozmieszczonych w sposób regularny w różnych odległościach od drzew, z których mogły pochodzić zbierane diaspory (Masaki i in. 1994, Nakashizuka i in. 1995). Duża część badań tego typu była skoncentrowana raczej na zmienności czasowej produkcji diaspor, co jest osobnym, także bardzo interesującym i nie do końca poznany zagadnieniem (Kelly 1994, Herrera i in. 1998). Jednak sposób zbierania informacji dopasowany do analizy zmienności czasowej niekoniecznie musi być odpowiedni do zbierania informacji na temat zmienności przestrzennej (Clark i in. 1998b), dlatego też ilość pełnowartościowych danych jest bardzo ograniczona.



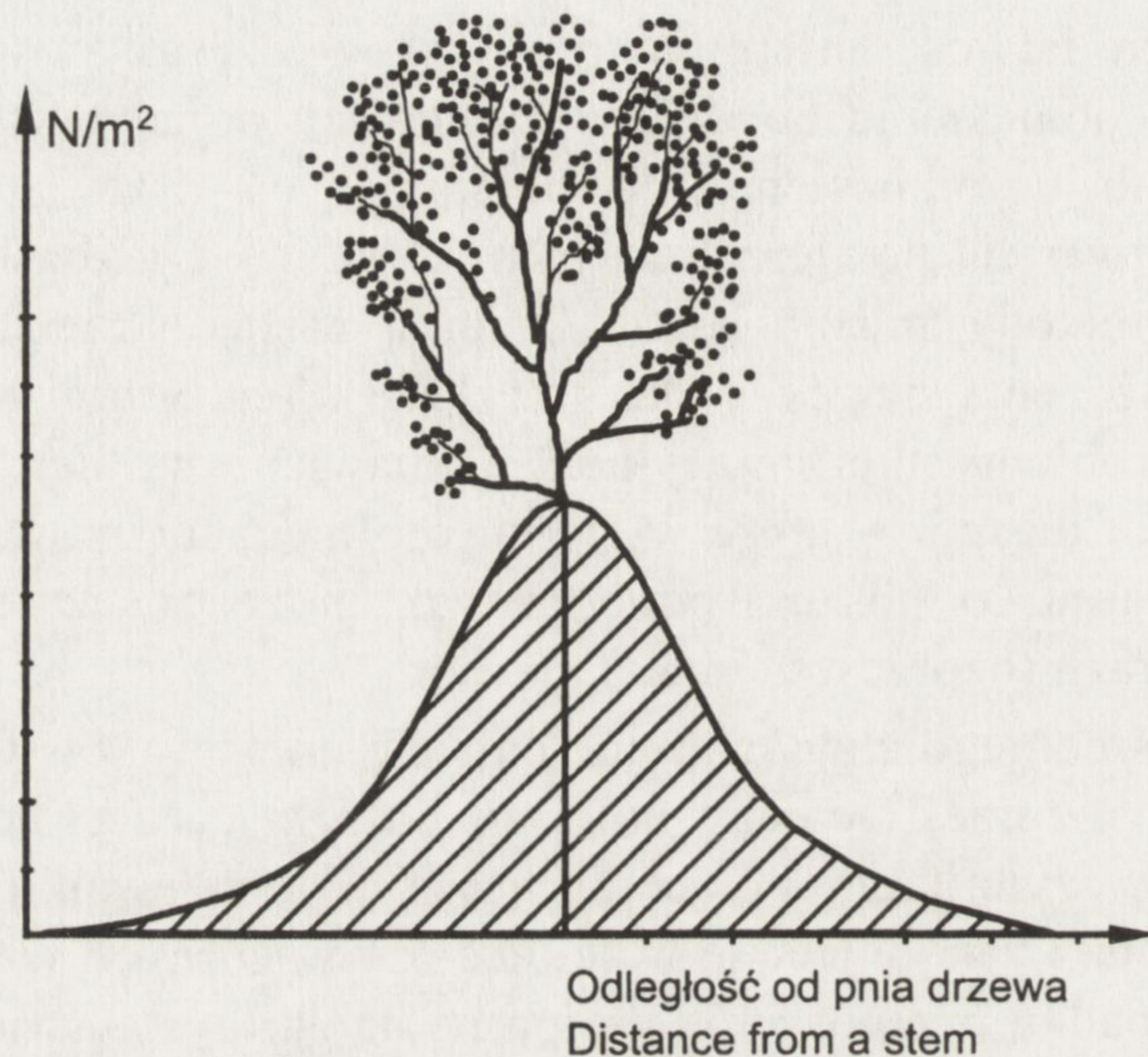
Ze względu na łatwość interpretacji wyników często stosowano metodę łapania nasion w odniesieniu do drzew tworzących pojedynczą domieszkę w drzewostanach lub w odniesieniu do pojedynczych drzew (lub ich grup) rosnących na otwartej powierzchni (Guevara i Laborde 1993). Za modyfikację tej metody można uznać badania rozprzestrzeniania nasion w oparciu o rozmieszczenia siewek (Johnson 1988). Ten ostatni wariant pociąga za sobą znaczne problemy interpretacyjne. Na pojawianie się siewek oddziałuje – oprócz dostępności diaspor – także wiele innych mechanizmów, dlatego obraz otrzymany w oparciu o poszukiwanie siewek może znacznie odbiegać od rzeczywistego obrazu rozprzestrzeniania diaspor.

Metody bezpośredniego chwytania nie dają się, niestety, zastosować do tych diaspor, które są rozprzestrzeniane na duże odległości. Jest to oczywiste w przypadku, kiedy czynnikiem pośredniczącym w rozsiewaniu są np. ptaki, przenoszące nasiona i zakopujące je w ściółce czy w górnych warstwach gleby. Ale także w przypadku przenoszenia nasion na daleki dystans (rzędu setek czy tysięcy metrów) przez wiatr sprawa jest prawie beznadziejna; liczba chwytaków, którą należałoby rozmieścić, jest bowiem zbyt duża, aby wykonanie tego zadania było realne. Oczywiście, jeżeli dysponujemy mniejszą liczbą chwytaków, to też złapiemy w nie jakieś nasiona wędrujące na duże odległości, ale to nie wystarczy dla uzyskania wiarygodnego obrazu rozprzestrzeniania diaspor badanego gatunku.

#### **4. Próby modelowania rozprzestrzeniania diaspor drzew**

Rozprzestrzenianie diaspor na bliskie odległości nie tylko badano empirycznie, ale i próbowano analizować od strony fizycznych mechanizmów rozsiewania (zwłaszcza w przypadku dużych nasion opatrzonych aparatem lotnym), a na podstawie tych analiz konstruowano modele rozprzestrzeniania (Green 1980, Greene i Johnson 1989, Okubo i Levin 1989, Andersen 1991). Problem tkwi w tym, że stosunkowo łatwo jest badać i modelować rozprzestrzenianie większości nasion – tych, które rozprzestrzeniane są stosunkowo blisko drzewa macierzystego. Natomiast stosunkowo niewielka frakcja nasion, które rozprzestrzeniane są na duże odległości, jest trudna zarówno do empirycznego badania, jak i do modelowania (Clark i in. 1999b). Przez długi czas uważano, że w modelach dynamiki populacji tę niewielką frakcję można po prostu zignorować; do modelowania lokalnego rozprzestrzeniania diaspor stosowano więc rozkłady takie jak: rozkład normalny, lognormalny, wykładniczy czy rozkład Weibulla. Krzywe przedstawiające te rozkłady są wypukłe w pobliżu źródła diaspor, ale wielkość obsiewu osiąga wartość zerową przy stosunkowo niedużej (kilkanaście–kilkadziesiąt metrów) odległości od podstawy pnia (rys. 1). Z kolei do modelowania rozprzestrzeniania



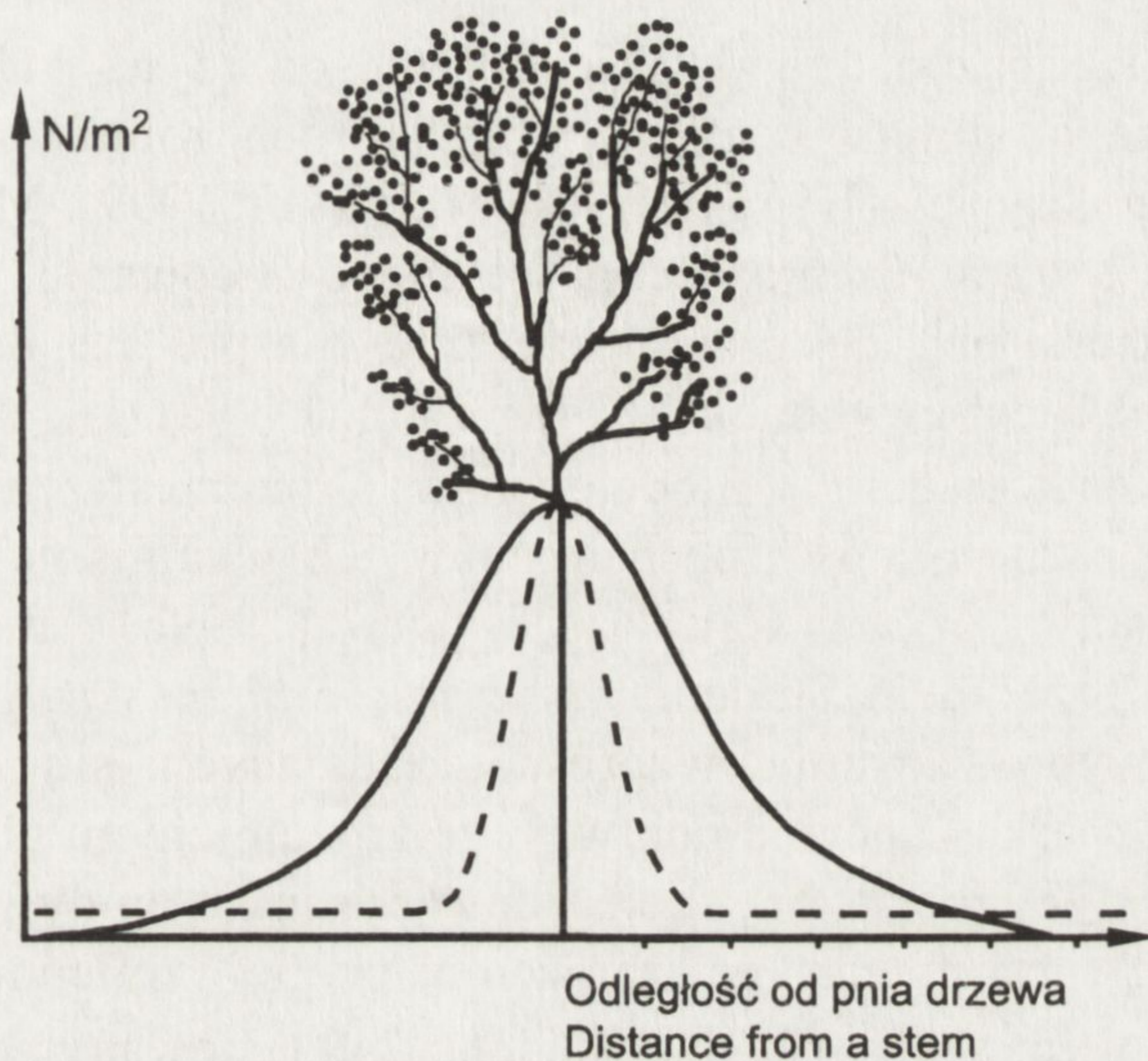


**Rys. 1.** „Strefa opadu nasion” wokół pnia macierzystego drzewa  
 “Seed shadow” around a stem of a parent tree

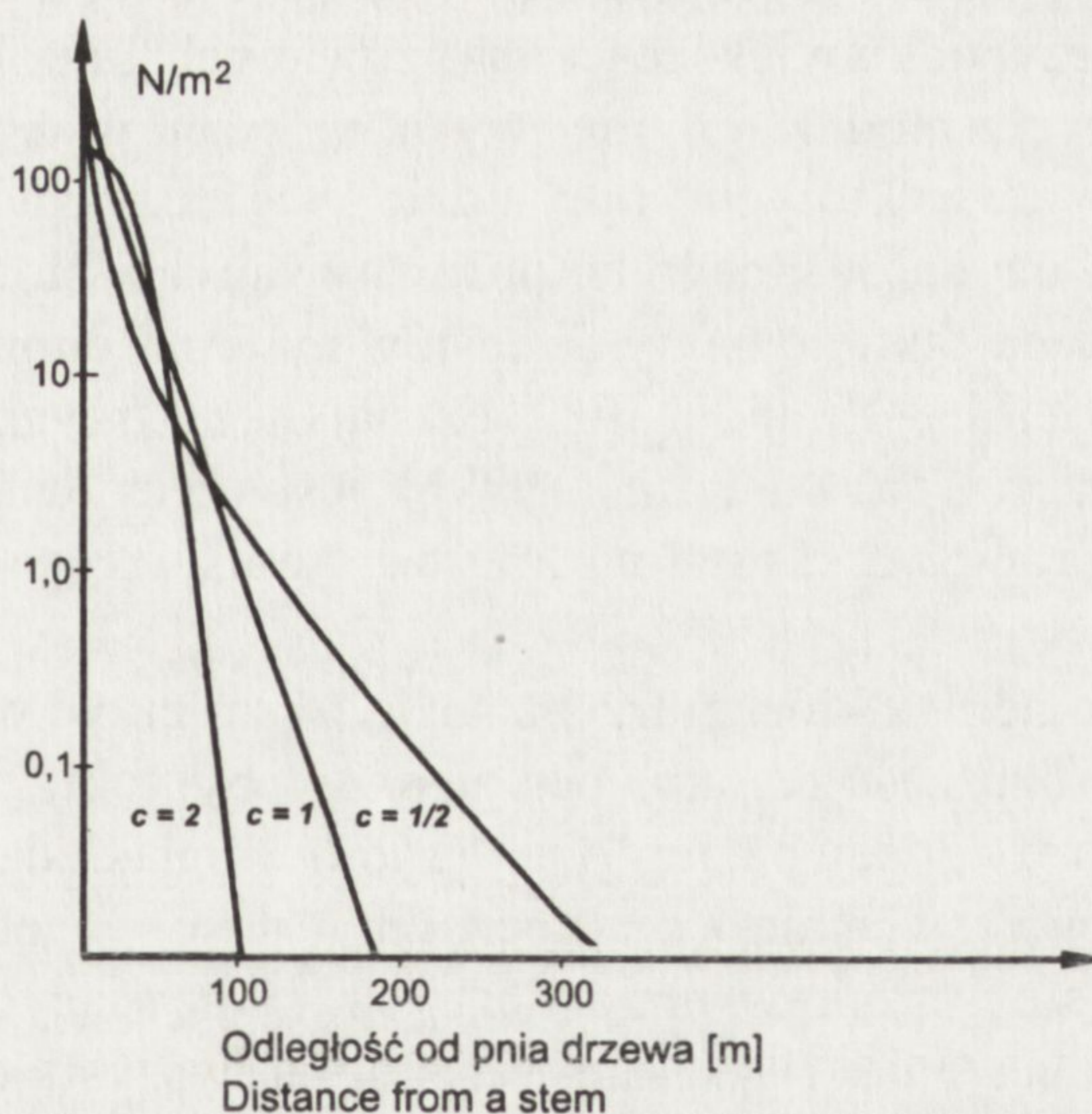
gatunków używano zwykle rozkładów (rys. 2), których krzywa w pobliżu źródła diaspor miała kształt wklęsły (Clark i in. 1999b). Rozkłady te, określane w języku angielskim jako „*fat-tailed distributions*”, charakteryzują się tym, że nawet w dużej odległości od pnia drzewa liczba nasion przypadających na jednostkę powierzchni nie spada do zera, chociaż może osiągać bardzo małe wartości (rys. 3). Problem polega na tym, że zarówno założenie o „zerowaniu” wielkości obsiewu w stosunkowo niewielkiej odległości od źródła diaspor, jak i założenie o „wklęsłości” kształtu rozkładu gęstości diaspor w pobliżu pnia drzewa, są zasadniczo dalekie od realizmu.

Bardziej realistyczne modele rozprzestrzeniania diaspor na duże odległości można uzyskać przez zastosowanie modeli mieszanych. W tym przypadku jeden typ funkcji przedstawia rozprzestrzenianie na bliskie odległości, a inny na daleki dystans (rys. 2). To zróżnicowanie funkcji może odzwierciedlać zarówno różnorodność czynników pośredniczących przy rozsiewaniu (część nasion spada w zasięgu korony drzew pod wpływem grawitacji, a część jest przenoszona przez zwierzęta na dalsze odległości), jak również odzwierciedlać zupełnie inne sposoby rozsiewania przez ten sam czynnik. Na przykład w przypadku sosen część nasion jest uwalniana z szyszek przy wietrze zbyt słabym na to, aby nadać nasionom odpowiednią rotację; te nasiona spadają praktycznie w zasięgu korony drzewa. Część nasion jest uwalniana przy wietrze na tyle mocnym, że nabierają one rotacji, ale zbyt słabym na to, aby w trakcie rotacji zadziałały siły wznoszące; w efekcie te nasiona są przenoszone na średnie odległości. Wreszcie





**Rys. 2.** Rozkład zagęszczeń nasion wokół pnia macierzystego drzewa modelowany za pomocą funkcji wykładniczej (linia ciągła) i rozkładu typu „fat tail” (linia przerywana)  
 Distribution of seed densities around a stem of the parent tree modelled using an exponential (solid line) and fat-tailed (broken line) functions



**Rys. 3.** Rozkład zagęszczeń nasion wokół pnia macierzystego drzewa modelowany za pomocą funkcji o różnych wartościach parametru kształtu „c”: rozkład Gaussa,  $c = 2$ ; rozkład wykładniczy,  $c = 1$ ; rozkład typu „fat tail”,  $c = 1/2$   
 Distribution of seed densities around a stem of the parent tree modelled using functions with various values of shape parameter “c”: Gaussian distribution,  $c = 2$ ; exponential distribution,  $c = 1$ ; fat-tailed distribution,  $c = 1/2$



trzecia frakcja, przenoszona na dalekie odległości, to te, które wypadają z szyszek przy bardzo silnym wietrze, który oprócz rotacji zapewnia także zadziałanie sił wznoszących (Higgins i Richardson 1999). Modele mieszane mają jednak swoje ograniczenia: bezpośrednie oszacowanie parametrów tej części modelu, która opisuje przemieszczanie diaspor na duże odległości, okazuje się praktycznie niewykonalne (Clark i in. 1999a).

Odmiennym przykładem modelowania rozprzestrzeniania diaspor uwzględniającego różnorodność mechanizmów ich uwalniania i przenoszenia jest zaproponowany przez Clarka i in. (1999b) model nazwany dwuwymiarowym rozkładem Studenta (*bivariate Student's t*). Nie wnikając w zawile metody wyprowadzania wzorów składających się na ten model (czytelnicy prac J. Carca zapewne pokiwiają ze zrozumieniem głowami), można krótko stwierdzić, że został on skonstruowany jako modyfikacja rozkładu Gaussa, a jego istota polega na założeniu ciągłej zmienności parametru odległości  $\alpha$ . Dwuwymiarowy rozkład Studenta był testowany w oparciu o dane empiryczne dotyczące rozprzestrzeniania diaspor kilkudziesięciu gatunków drzew z kilku bardzo różnych zbiorowisk leśnych (las liściasty strefy umiarkowanej; las iglasty strefy umiarkowanej; las tropikalny na terasach zalewowych). W porównaniu z innymi modelami (rozkład Gaussa, rozkład wykładniczy) dwuwymiarowy rozkład Studenta odznaczał się znacznie lepszym dopasowaniem w przypadku większości analizowanych gatunków drzew. Jedyne przypadki, w których model ten nie wykazał swej wyższości nad innymi dotyczyły sytuacji, w których nie udało się uzyskać zadowalającego dopasowania przy użyciu żadnego z porównywanych modeli (Clark i in. 1999a). Ze względu na fakt, że użyty do testów materiał empiryczny był jednak stosunkowo niewielki, trudno już dzisiaj rozstrzygnąć, czy model zaproponowany przez Clarka i in. (1999b) jest rzeczywiście uniwersalnym rozwiązaniem zagadnienia kształtu krzywej opisującej rozprzestrzenianie diaspor.

Kolejnym problemem, z którym trzeba się było zmierzyć w trakcie analiz czy prób modelowania rozprzestrzeniania nasion drzew był fakt, że źródła diaspor są na ogół liczne, a „strefy opadu nasion” (*seed shadows*) nakładają się wielokrotnie na siebie. Dlatego właśnie z początku dość chętnie analizowano rozprzestrzenianie się gatunków mało licznych, stanowiących tylko niewielką domieszkę w drzewostanie (w takim przypadku wszystkie diaspory należą zwykle do „strefy opadu nasion” jednego osobnika), lub rozsiewanie diaspor przez pojedyncze drzewa w otwartym krajobrazie. Obie te sytuacje są jednak dość specyficzne i trudno wyniki takich badań rozciągać na inne warunki; mało liczne gatunki to zwykle nie te same, które budują większość drzewostanów, a rozprzestrzenianie diaspor drzew leśnych na otwartej powierzchni różni się znacznie od rozprzestrzeniania tych samych diaspor w zwartym lesie (Greene



i Johnson 1996). Znaczący postęp w badaniach nad rozprzestrzenianiem diaspor dokonał się dopiero po sięgnięciu przez badaczy po metody statystyczne, pozwalające na dopasowanie zróżnicowanego przestrzennie obrazu rozmieszczenia nasion do wielości źródeł, z których te nasiona mogą pochodzić. Dokonuje się tego poprzez zastosowanie funkcji maksymalnego podobieństwa (*maximum likelihood function*). Pierwsze próby tego typu odnosiły się do rozmieszczenia siewek (Ribbens i in. 1994, Wada i Ribbens 1997). Z czasem ta sama metoda została użyta do dopasowania rozmieszczenia nasion (określanego punktowo na podstawie wielu regularnie rozmieszczonych na dnie lasu chwytaków) do rozmieszczenia źródeł tych nasion, czyli drzew o pniach grubszych niż pewna wielkość minimalna (Clark i in. 1998b). Jako źródło nasion traktuje się w tym ujęciu punkt będący rzutem pionowym środka korony drzewa (lub po prostu środkiem podstawy pnia), a liczebność produkowanych przez konkretne drzewo nasion (*source strength*) określa się jako funkcję grubości jego pnia (LePage i in. 2000).

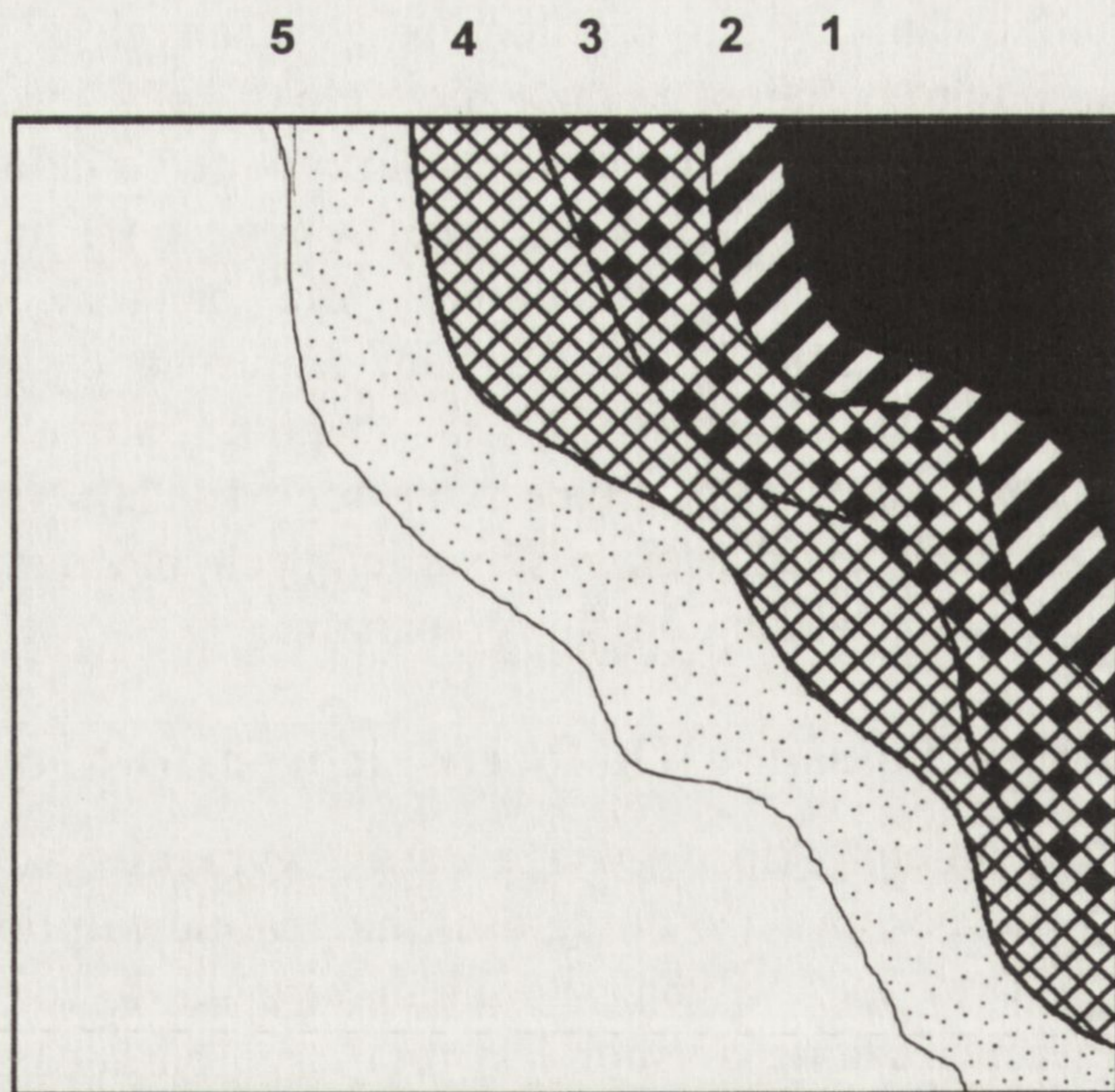
Połączenie tych dwóch aspektów, czyli modelowania rozprzestrzeniania diaspor za pomocą modeli mieszanych (lub dwuwymiarowego rozkładu Studenta) oraz dopasowywania rzeczywistego rozmieszczenia diaspor na dnie lasu do rozmieszczenia i grubości drzew za pomocą funkcji maksymalnego podobieństwa (*maximum likelihood function*) daje w rezultacie nowe narzędzie badawcze do analizowania wielu problemów związanych z dynamiką lasu. Publikowanych prób tego typu jest na razie niewiele (Clark i in. 1998b), ale ich wyniki są bardzo obiecujące. Na niekorzyść tej grupy metod działają jednak dwa ograniczenia. Po pierwsze, statystyka używana w tego typu modelowaniu jest skomplikowana i niełatwa do przyswojenia dla badaczy bez rzetelnego matematycznego wykształcenia. Po drugie, dane empiryczne potrzebne do tego typu modelowania uzyskuje się dopiero w wyniku bardzo drobiazgowych i pracochłonnych pomiarów. W praktyce dane tego rodzaju trzeba będzie po prostu dopiero zebrać, ponieważ większość istniejących baz danych nie zawiera kompletu informacji potrzebnych do tego typu analiz.

## 5. Rozprzestrzenianie diaspor a holocenijskie wędrówki drzew

Do grupy zagadnień, które wiążą się wyraźnie z problematyką rozprzestrzeniania diaspor na duże odległości, należą niewątpliwie holocenijskie wędrówki drzew (Clark i in. 1998a). Punktem wyjścia do rozważań nad rolą mechanizmów przemieszczania diaspor jest tutaj tzw. paradoks Reida (Clark i in. 1998a). Polega on na tym, że jeżeli przyjąć przeciętne oszacowania odległości, na jaką rozprzestrzeniane są diaspory, to większość gatunków drzew w północnej i środkowej Europie nie byłaby w stanie skolonizować swoich rzeczywistych areałów występowania w czasie, który upłynął od ustąpienia



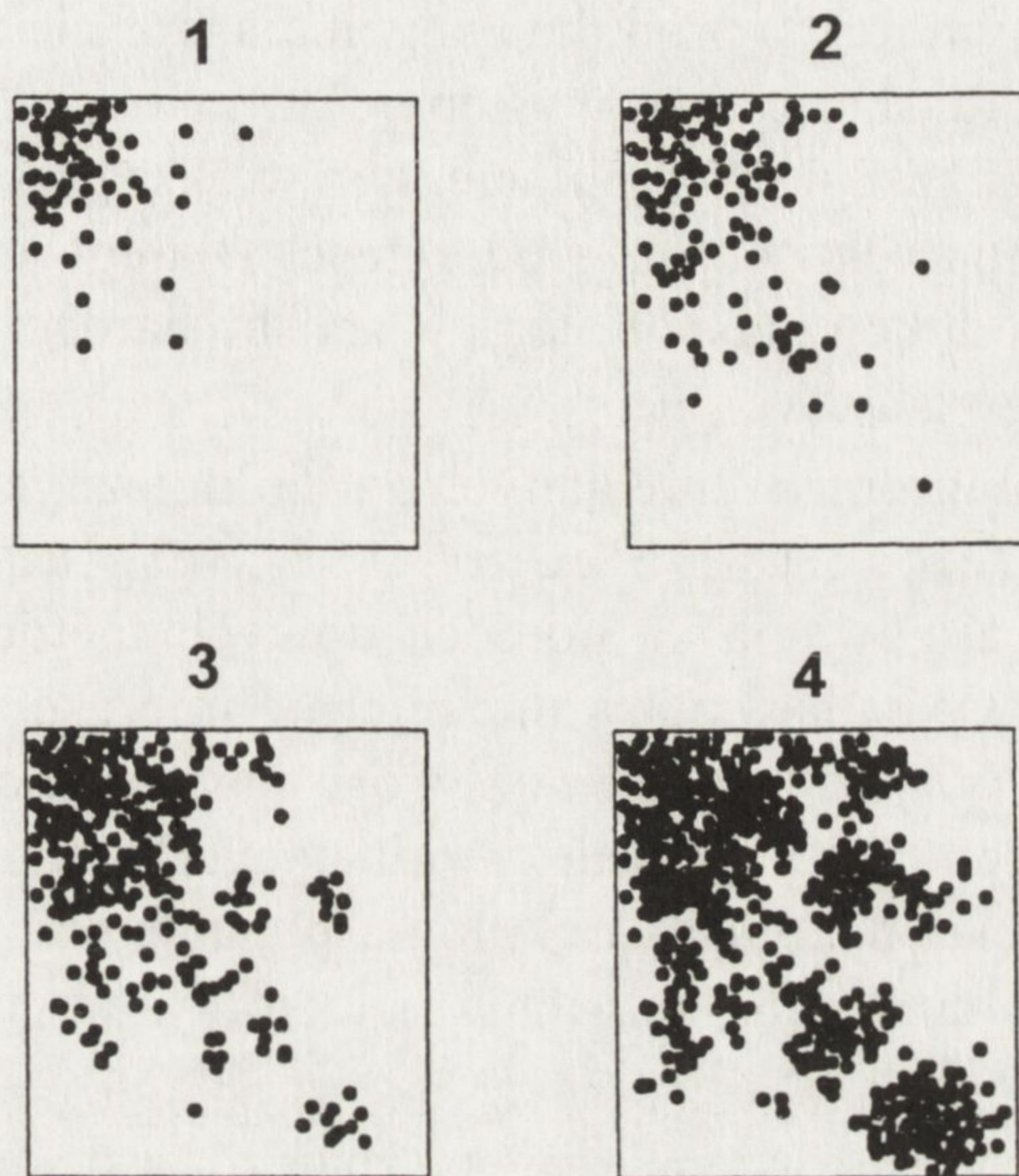
lodowca. C. Reid już pod koniec XIX wieku stwierdził, że gdyby wyeliminować możliwość dalekiego transportu przez zwierzęta, to dąb na osiągnięcie swej obecnej północnej granicy zasięgu w Wielkiej Brytanii potrzebowałby co najmniej miliona lat (Clark i in. 1998a). Tak zwany „krok biologiczny”, zakładany w większości wcześniejszych modeli rozprzestrzeniania diaspor (Higgins i Richardson 1999), oparty na oszacowaniach średniej odległości rozprzestrzeniania nasion czy owoców, oceniany był w przypadku drzew leśnych na ok. 1–50 m/rok; tymczasem rzeczywiste tempo migracji niektórych gatunków drzew w holocenie przekraczało czasem nawet 1000 m/rok (Clark i in. 1998a). Podobne są wyniki porównań „kroku biologicznego” z wynikami analiz palinologicznych w przypadku wielu gatunków drzew we wschodniej części Ameryki Północnej (Delcourt i Delcourt 1991). Co więcej, analiza wpływu różnego rodzaju geograficznych przeszkód w rozprzestrzenianiu drzew (jak np. Wielkie Jeziora w Ameryce Północnej) wskazuje na to, że bariery te były pokonywane dosyć szybko, mimo że ze względu na swój charakter musiały być pokonywane jednym skokiem. Nowsze prace na temat migracji drzew (Wilson 1993, Clark i in. 1998a) odrzucają więc założenie o stopniowym poszerzaniu się zasięgów drzew w formie zwartego frontu (rys. 4); zamiast tego proponują model „skokowego” rozprzestrzeniania się gatunków (rys. 5). W modelu tym znacznie ważniejszą rolę niż „średni krok” przemieszczania diaspor w czasie



**Rys. 4.** Rozszerzanie zasięgu populacji w postaci jednolitego frontu; 1–5 – kolejne stadia rozszerzania zasięgu

Expansion of the population in a form of a uniform front; 1–5 – successive stages of expansion





Rys. 5. Rozszerzanie zasięgu populacji w formie skokowej; 1–4 – kolejne stadia rozszerzania zasięgu  
Expansion of a population in a form of rapid “jumps”; 1–4 – successive stages of expansion

trwania jednej generacji odgrywają rzadkie przypadki dalekiego transportu diaspor, dające początek wyspowym stanowiskom wysuniętym daleko poza granice wcześniejszego zasięgu. Część z tych „wysp” staje się później ośrodkami dalszych „skokowych” inwazji. W rezultacie otrzymujemy obraz populacji zwiększającej swój zasięg znacznie szybciej niż w modelach wcześniejszych, ale zasięg ten nie jest zwarty (rys. 5); pomiędzy obszarami już skolonizowanymi pozostają luki, które wypełniane są stopniowo dopiero po dłuższym czasie (Higgins i Richardson 1999). Model skokowy posługuje się także wspomnianymi wcześniej rozkładami typu „*fat tail*”, używanymi do modelowania rozprzestrzeniania diaspor czy do modelowania procesu pojawiania się siewek na dnie lasu.

Model skokowego rozszerzania zasięgu jest niezmiernie interesujący; za jego pomocą można by zapewne na nowo zinterpretować wiele problemów związanych z wędrówkami drzew w holocenie oraz z ekologicznymi uwarunkowaniami tego procesu. Jedną z istotnych cech skokowego rozprzestrzeniania jest to, że w odróżnieniu od prostych modeli dyfuzyjnych, charakteryzujących się w stałych warunkach stałym tempem zwiększania zasięgu (czyli przesuwania się „frontu zasięgowego”), w modelach skokowych przy stałych warunkach zewnętrznych dochodzi z czasem do przyspieszenia tempa ekspansji (Clark i in. 1998a). Druga różnica jest także bardzo istotna; o



ile w modelu klasycznym liczba produkowanych diaspor nie wpływała na tempo ekspansji, to w modelu skokowym występuje wyraźna zależność: im więcej diaspor produkowanych jest przez populację, tym większa jest szansa, że któreś z nich dokonają udanego skoku na dużą odległość. Dlatego też czynniki mające wpływ na wielkość produkcji diaspor mogą w sposób bardzo istotny kształtować tempo ekspansji danego gatunku.

Biorąc pod uwagę nagromadzenie danych palinologicznych w ciągu ostatnich kilku dziesięcioleci (Delcourt i Delcourt 1991, Berglund i in. 1996), ilość materiałów do przeanalizowania za pomocą nowych metod jest rzeczywiście ogromna, a perspektywy badawcze są niezmiernie interesujące. Warto zwrócić uwagę na fakt, że ze względu na niemożliwość pogodzenia ze sobą wyników badań palinologicznych i oszacowań wynikających z modeli dyfuzyjnego rozszerzania zasięgu, paleoekologia i ekologia populacyjna przez dłuższy czas rozwijały się zupełnie niezależnie od siebie i nie korzystały nawzajem ze swego dorobku (Delcourt i Delcourt 1991, Clark i in. 1998a).

Przedstawione powyżej koncepcje mogą znaleźć zastosowanie nie tylko w odniesieniu do rekonstrukcji historii szaty roślinnej, ale także do prognozowania zmian na przyszłość. O jednym z aspektów – prognozowaniu zmian w zbiorowiskach roślinnych w związku z ocieplaniem się klimatu – już wspomniano. Drugi interesujący aspekt to inwazje biologiczne (Pyšek i in. 1995), jeden z najważniejszych problemów stojących dzisiaj przed ekologią i ochroną przyrody. Stwierdzono, że wśród drzew i krzewów większość tzw. gatunków inwazyjnych ujawnia swoje możliwości dopiero po dłuższym czasie – od paru dziesięcioleci do paru stuleci (Kovarík 1995). Zjawisko tego „opóźnienia” w rozpoczęciu ekspansji nie doczekało się dotychczas jednoznacznych wyjaśnień. Jedną z przyczyn braku postępu w tej dziedzinie mógł być fakt, że przy analizie rozprzestrzeniania się gatunków inwazyjnych automatycznie przyjmowano model rozszerzania zasięgu w formie jednostajnego przesuwania zwartego frontu. Być może zastosowanie modelu rozprzestrzeniania skokowego także i do tej klasy zjawisk pozwoliłoby wyjaśnić wiele problemów, które nie mają dotąd zadowalającego rozwiązania (Higgins i Richardson 1999).

## **6. Ograniczenia w rozprzestrzenianiu diaspor roślin zielnych związanych z lasem**

Ponieważ niniejszy tekst skoncentrowany jest na drzewach, może sprawiać wrażenie, że rośliny leśne nie będące drzewami nie mają tak dużych problemów z przemieszczaniem diaspor. Byłoby to wrażenie całkowicie błędne; większość roślin zielnych związanych ze środowiskiem leśnym ma bardzo ograniczone możliwości rozprzestrzeniania (Dzwonko i Loster 1992). Powszechne u tych



gatunków rozmnażanie wegetatywne jest bardzo skuteczne jako sposób wypełniania przestrzeni w miejscu, w którym gatunek jest już obecny. Jednak rozszerzanie zasięgu oraz kolonizacja nowych obszarów dokonują się prawie wyłącznie poprzez rozprzestrzenianie diaspor. Do wyjątków wśród roślin leśnych należą rośliny zarodnikowe, których zarodniki są przemieszczane przez wiatr w dużej ilości i na duże odległości; jest to zresztą jeden z powodów tego, że gatunki zarodnikowe mają na ogół bardzo rozległe zasięgi geograficzne. Stosunkowo łatwo rozprzestrzeniają się też gatunki leśne o owocach chętnie zjadanych przez ptaki, jak maliny, jeżyny czy borówki. Natomiast większość gatunków roślin dna lasu ma bardzo ograniczone zdolności rozprzestrzeniania. Ilustracją tego jest skład florystyczny nowo powstających „wysp” leśnych w krajobrazie rolniczym. W sytuacji braku lokalnych źródeł diaspor (na przykład grup drzew lub zarośli, w których mogły przetrwać elementy flory leśnej) skład gatunkowy roślinności dna lasu w takich „wyspach leśnych” bywa skrajnie ubogi, a ich rekolonizacja przez wiele gatunków typowo leśnych odbywa się bardzo powoli, tak że może trwać nawet przez wiele stuleci (Dzwonko 1993, Peterken 1996). Dość często uderzający jest w takich wyspach leśnych kontrast między względnym bogactwem dendroflory (drzew i krzewów) a ogromnym ubóstwem gatunkowym roślin zielnych rosnących na dnie lasu. W gruncie rzeczy ograniczenia w rozprzestrzenianiu diaspor są w przypadku drzew i krzewów leśnych na ogół znacznie łatwiejsze do przełamania niż w przypadku większości roślin dna lasu.

## 7. Podsumowanie

Ograniczenia związane z produkcją diaspor i ich rozprzestrzenianiem stanowią jeden z najważniejszych czynników kształtujących dynamikę zbiorowisk leśnych. Oprócz takich zjawisk jak: naturalne zaburzenia, wpływ roślinożerców i patogenów stanowią one jeden z podstawowych mechanizmów przeciwdziałających zdominowaniu zbiorowiska leśnego przez najsilniejszy konkurencyjnie gatunek. Wyrażane niekiedy przez leśników (zwłaszcza w Niemczech) przekonanie, że przy braku ingerencji człowieka znaczna część lasów środkowej Europy przekształciłaby się w lite buczyny (Remmert 1985) jest jednym z najbardziej jaskrawych przykładów ignorowania ograniczeń powodowanych przez naturalne zaburzenia i trudności w przemieszczaniu diaspor. Według obecnego stanu wiedzy żaden z gatunków drzew nie ma większych szans na to, aby zdominować wszystkie lasy środkowej Europy, a ograniczenia przestrzenne w rekrutacji nowych osobników są tutaj jedną z najważniejszych przeszkód.

Z przedstawionych powyżej argumentów można wysnuć wniosek, że ograniczenia związane z produkcją i przemieszczaniem diaspor stanowią zbyt



ważny element dynamiki zbiorowisk leśnych, aby można je było zignorować bez ryzyka drastycznego obniżenia realizmu modeli. Dotyczy to zwłaszcza symulacji długoterminowych, a takie właśnie przeważały w przypadku tzw. modeli płatowych (Shugart 1984). Wyniki tych symulacji można więc odłożyć do szuflady. Modele te odegrały w swoim czasie ważną rolę poznawczą (Brzeziecki 1999), ale teraz powinny zostać zastąpione przez nowszą generację modeli, w których ograniczenia związane z rozprzestrzenianiem diaspor są uwzględnione w sposób bardziej realistyczny (Pacala 1997, Higgins i Richardson 1999).

Oczywiście, będą się z tym wiązać ogromne trudności. Modelowanie zjawisk rzadkich (a do takich należy transport diaspor na duże odległości) nie jest łatwe, a jeszcze trudniejsze jest zbieranie danych empirycznych do testowania tego typu modeli. Wystarczy przeczytać parę artykułów poświęconych próbie modelowania mechanizmu rozsiewania nasion (Green 1980, Sharpe 1982, Greene i Johnson 1989, 1996), aby przekonać się, jak wraz z każdą próbą uwzględnienia kolejnego istotnego czynnika (siła wiatru, wysokość drzewa, rozmieszczenie nasion w obrębie korony) ogromnie wzrasta stopień skomplikowania modelu i wymagania dotyczące jego parametryzacji. Droga do rozwiązania problemu jest więc zapewne jeszcze bardzo daleka. Trzeba przynajmniej zdawać sobie z tego sprawę i nie ulegać zbyt łatwo urokowi barwnych map przedstawiających prognozy rozmieszczenia różnych typów lasu za 50, 100 czy 500 lat (Solomon i Shugart 1993). Z drugiej strony jednak trzeba zauważyć, że nawet najbardziej uproszczone i mało realne modele symulacyjne były i tak lepsze niż czysto werbalne fantazje na temat dynamiki lasu. W przypadku modeli wiadomo przynajmniej dokładnie, jakie były ich założenia i na ile zgadzają się one z obecnym stanem wiedzy na temat procesów, które próbujemy modelować.

W kontekście tego, co napisano wcześniej na temat modeli skokowego rozprzestrzeniania się gatunków, warto powrócić do kwestii postawionej we wstępie do niniejszego artykułu. Dawniej zakładano, że jeżeli rozpatrujemy jakieś stanowisko znajdujące się wewnątrz „granic zasięgowych” danego gatunku, to znaczy, że gatunek ten na pewno już tutaj wcześniej dotarł; a jeżeli w danym miejscu nie rośnie, decydują o tym względy siedliskowe lub oddziaływania biotyczne. Jeżeli przyjmiemy model skokowego rozprzestrzeniania, to gatunek mógł w to miejsce jeszcze nie dotrzeć, nawet jeżeli znajduje się ono wewnątrz obszaru ograniczonego liniami granic zasięgu. W przypadku miejsc położonych w pobliżu granic zasięgu takie rozwiązanie jest nawet dość prawdopodobne.

Trzeba też pamiętać o tym, że ograniczenia w rozprzestrzenianiu diaspor na pewno nie są kluczem do wszystkich zjawisk związanych z dynamiką lasu; wiadomo, że w wielu przypadkach czynnikiem ograniczającym może być na



przykład brak sprzyjających kiełkowaniu mikrosiedlisk (Cornett i in. 1997, Gray i Spies 1997) lub działalność grzybów patogenicznych unicestwiających nasiona jeszcze przed wykiełkowaniem lub w trakcie trwania tego procesu. Zdarzają się więc i takie sytuacje, gdy diaspor danego gatunku jest pod dostatkiem i nadal nic z tego nie wynika (Houle 1998). Na ogół jednak większa liczba diaspor w danym miejscu zwiększa szansę pojawienia się siewek (Hughes i Fahey 1988, Akashi 1997, Szwagrzyk i in. 2001), a skuteczne odnowienie w dużej mierze zależy od liczego dopływu nasion, z których tylko nieliczne zdołają przeżyć, wykiełkować i zasilić szeregi młodocianych osobników swego gatunku.

## Piśmiennictwo

- Akashi N. 1997 – Dispersion pattern and mortality of seeds and seedlings of *Fagus crenata* Blume in a cool temperate forest in western Japan – *Ecol. Res.* 12: 159–165.
- Andersen M. 1991 – Mechanistic models for the seed shadows of wind-dispersed seeds – *Am. Nat.* 137: 477–497.
- Berglund B. E., Birks H. J. B., Ralska-Jasiewiczowa M., Wright H. E. 1996 – *Paleoecological events during the last 15000 years* – John Wiley and Sons, Chichester, New York.
- Bolibok L. 2001 – *Analiza prawidłowości przestrzennego rozmieszczenia drzew w drzewostanach naturalnych Białowieskiego Parku Narodowego* – Praca doktorska, SGGW–AR, Warszawa.
- Botkin D. B. 1993 – *Forest dynamics. An ecological model* – Oxford University Press, Oxford, New York.
- Brzeziecki B. 1999 – *Ekologiczny model drzewostanu. Zasady konstrukcji, parametryzacja, przykłady zastosowań* – Fundacja „Rozwój SGGW”, Warszawa.
- Clark J. S., Beckage P., Camill P., Cleveland B., Hille-Riss-Lambers J., Lichter J., McLachlan J., Mohan J., Wyckoff P. 1999a - Interpreting recruitment limitations in forests - *Am. J. Bot.* 86: 1–16.
- Clark J. S., Fastie C., Hurtt G., Jackson S. T., Johnson C., King G. A., Lewis M., Lynch J., Pacala S., Prentice C., Schupp E. W., Webb T., Wyckoff P. 1998a – Reid’s paradox of rapid plant migration – *BioScience*, 48: 13–24.
- Clark J. S., Macklin E., Wood L. 1998b – Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests – *Ecol. Monogr.* 68: 213–235.
- Clark J. S., Silman M., Kern R., Macklin E., Hille-Riss-Lambers J. 1999b – Seed dispersal near and far: patterns across temperate and tropical forests – *Ecology*, 80: 1575–1594.
- Clements F. 1916 – *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* – Carnegie Inst. Washington Publ. No. 242: 1–512.
- Condit R., Hubbell S. P., Foster R. B. 1992 – Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest – *Am. Nat.* 140: 261–286.



- Cornett M. W., Reich P. B., Puettmann K. J. 1997 – Canopy feedbacks and microtopography regulate conifer seedling distribution in two Minnesota conifer-deciduous forests – *Ecoscience*, 4: 353–364.
- Davis M. B., Parshall T. E., Ferrari J. B. 1996 – Landscape heterogeneity of hemlock-hardwood forest in northern Michigan (W: Eastern old-growth forests. Ed. M. B. Davis) – Island Press, Washington, Covelo, 291–304.
- Delcourt H. R., Delcourt P. A. 1991 – Quaternary ecology. A paleoecological perspective – Chapman and Hall, London, New York.
- Dzwonko Z. 1993 – Relations between the floristic composition of isolated young woods and their proximity to ancient woodlands – *J. Veg. Sci.* 4: 693–698.
- Dzwonko Z., Loster S. 1992 – Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland – *J. Biogeogr.* 19: 195–204.
- Falińska K. 1996 – *Ekologia roślin* – PWN, Warszawa.
- Gleason H. A. 1926 – The individualistic concept of the plant association – *Bull. Torrey Bot. Club*, 53: 7–26.
- Gray A. N., Spies T. A. 1997 – Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps – *Ecology*, 78: 2458–2473.
- Green D. S. 1980 – The terminal velocity and dispersal of spinning samaras – *Am. J. Bot.* 67: 1218–1224.
- Greene D. F., Johnson E. A. 1989 – A model of wind dispersal of winged or plumed seeds – *Ecology*, 70: 339–347.
- Greene D. F., Johnson E. A. 1996 – Wind dispersal of seeds from a forest into a clearing – *Ecology*, 77: 595–609.
- Guevara S., Laborde J. 1993 – Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures; consequences for local species availability – *Vegetatio*, 107/108: 319–338.
- Herrera C. M., Jordano P., Guitian J., Traveset A. 1998 – Annual variability in seed production by woody plants and masting concept: Reassessment of principles and relationship to pollination and seed dispersal – *Am. Nat.* 152: 576–594.
- Higgins S. I., Richardson D. M. 1999 – Predicting plant migration rates in a changing world: The role of long-distance dispersal – *Am. Nat.* 153: 464–475.
- Houle G. 1998 – Seed dispersal and seedling recruitment of *Betula alleghaniensis*: Spatial inconsistency in time – *Ecology*, 79: 807–818.
- Howe H. F., Smallwood J. 1982 – Ecology of seed dispersal – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 201–228.
- Hughes J. W., Fahey T. J. 1988 – Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest – *Bull. Torrey Bot. Club*, 115: 89–99.
- Iida S., Nakashizuka T. 1998 – Spatial and temporal dispersal of *Kalopanax pictus* in a temperate deciduous forest, central Japan – *Plant Ecol.* 135: 243–248.
- Johnson W. C. 1988 – Estimating dispersibility of *Acer*, *Fraxinus* and *Tilia* in fragmented landscapes from patterns of seedling establishment – *Landsc. Ecol.* 1: 175–187.
- Kelly D. 1994 – The evolutionary ecology of mast seeding – *Trends Ecol. Evol.* 9: 465–470.



- Kovarik I. 1995 – Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species (W: Plant invasions. Red. P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmanek, M. Wade) – SPB Academic Publishing, Amsterdam, 15–38.
- Krebs C. D. 1996 – Ekologia – PWN, Warszawa.
- LePage P. T., Canham C. D., Coates K. D., Bartemucci P. 2000 – Seed abundance versus substrate limitation of seedling recruitment in northern temperate forests of British Columbia – Can. J. For. Res. 30: 415–427.
- Masaki T., Kominami M., Nakashizuka T. 1994 – Spatial and seasonal patterns of seed dissemination of *Cornus controversa* in a temperate forest – Ecology, 75: 1903–1910.
- Mladenoff D. J., Stearns F. 1993 – Eastern hemlock regeneration and deer browsing in the Northern Great Lakes region: A re-examination and model simulation – Conserv. Biol. 7: 889–900.
- Nakashizuka T., Iida S., Masaki T., Shibata M., Tanaka H. 1995 – Evaluating increased fitness through dispersal: A comparative study on tree populations in a temperate forest, Japan – Ecoscience, 2: 245–251.
- Okubo A., Levin S. A. 1989 – A theoretical framework for data analysis of wind dispersal of seeds and pollen – Ecology, 70: 329–338.
- Pacala S. 1997 – Dynamics of plant communities (W: Plant ecology. Red. M. J. Crawley) – Blackwell Science, Oxford, 532–555.
- Pacala S. W., Canham C. D., Saponara J., Silander J. A., Kobe R. K., Ribbens E. 1996 – Forest models defined by field measurements. II. Estimation, error analysis, and dynamics – Ecol. Monogr. 66: 1–44.
- Pacala S., Canham C. D., Silander J. A. 1993 – Forest models defined by field measurements. I. The design of northeastern forest simulator – Can. J. For. Res. 23: 1980–1988.
- Parshall T. 1995 – Canopy mortality and stand-scale change in a northern hardwood-hemlock forest – Can. J. For. Res. 25: 1466–1478.
- Peterken G. F. 1996 – Natural woodland – Cambridge University Press, Cambridge.
- Pyšek P., Prach K., Rejmanek M., Wade M. (red.) 1995 – Plant invasions – SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Remmert H. 1985 – Ekologia – PWRiL, Warszawa.
- Ribbens E., Silander J. A., Pacala S. W. 1994 – Seedling recruitment in forests: Calibrating models to predict patterns of tree seedling dispersion – Ecology, 75: 1794–1806.
- Richards P. W. 1996 – The tropical rain forest. Second edition – Cambridge University Press, Cambridge.
- Sharpe D. M. 1982 – Integrating the effects of climate and seed fall velocities on seed dispersal by wind: a model and application – Ecol. Model. 17: 297–310.
- Shugart H. H. 1984 – A theory of forest dynamics – Springer Verlag, New York.
- Sirois L., Payette S. 1991 – Reduced post-fire tree regeneration along a boreal forest–forest–tundra transect in northern Quebec – Ecology, 72: 619–627.
- Solomon A. M., Shugart H. H. (red.) 1993 – Vegetation dynamics and global change – Chapman and Hall, New York, London.



Szwagrzyk J. 1990 – A small-scale cartographic approach to forest community structure: Problems and preliminary results – *Phytocoenosis* N. S. 3: 47–50.

Szwagrzyk J., Czerwczak M. 1993 – Small-scale spatial patterns of trees in natural forests of East-Central Europe – *J. Veg. Sci.* 4: 469–476.

Szwagrzyk J., Szewczyk J., Bodziarczyk J. 2001 – Dynamics of seedling banks in beech forest: results of a 10-year study on germination, growth and survival – *For. Ecol. Manage.* 141: 237–250.

Wada N., Ribbens E. 1997 – Japanese maple (*Acer palmatum* var. *Matsumurae*, *Aceraceae*) recruitment patterns: seeds, seedlings, and saplings in relation to conspecific adult neighbors – *Am. J. Bot.* 84: 1294–1300.

Wilson M. F. 1993 – Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns – *Vegetatio*, 107/108: 261–280.

## Summary

A hidden assumption that plants in general, and trees in particular, are not significantly limited by their dispersal abilities persisted for a long time in ecological literature, and especially in papers concerning plant succession. The older models of forest dynamics (like JABOWA or FORET) usually assumed, that all species present in a regional species pool are also present in each simulated forest patch. However, in recent years there has been an increasing evidence which supports the opposite view – that dispersal abilities of trees strongly influence their population dynamics. A commonly observed trade-off between the competitive ability and mean dispersal distance can be considered one of the main mechanisms preventing exclusion of competitively weaker species and maintaining tree species diversity in forest stands. The more recent models of forest dynamics (like SORTIE) tend to include the dispersal limitations into their theoretical framework. However, quantitative analysis and modelling of spatial distribution of seeds is a complicated task. The spatial distribution of seed densities around the stem of a parent tree – so-called "seed shadows" – used to be modelled by employing several dispersal functions (like log-normal, exponential, etc.). However, these functions were unable to simulate the dispersal of a small fraction of seeds at very large distances. Recently, the so-called "fat-tailed" distributions are being used for a more realistic modelling of seed dispersal. They allow a small fraction of seeds to be transported at very large distances, despite the fact, that majority of seeds fall close to the stem of the parent tree. The "fat-tailed" distributions has been also employed in analyzing the patterns of tree migrations during the Holocene. Using the fat-tailed distributions allows to simulate tree migration in a more realistic way and to overcome the so-called Reid's paradox; that the actual rates of tree migration were several times higher than the estimates based upon the so-called "ecological step". The results of employing "fat-tailed" distributions for modelling tree migrations are intriguing: among them are the exponential increase of the rate of population spread, and the fact, that species distributions are in most cases not uniform, but consist of several larger or smaller patches, as well as "islands" located far beyond the limits of the main area of a given species.