

ZAGADNIENIE HOMEOSTAZY EKOSYSTEMÓW

Przemysław Trojan

Instytut Zoologii PAN, Warszawa

MIEJSCE PROBLEMU W NAUKACH EKOLOGICZNYCH

Pojęcie homeostazy leży u podstaw najstarszych koncepcji ekologicznych, szczególnie odnoszących się do biocenoz. Idea równowagi opartej na współzależnościach i „wzajemnym obsłudzywaniu się” biologicznych komponentów ekosystemu, nazywanych wtedy zespołami życia, stanowi integralną część pojęcia biocenoza [13], w jego pierwszym sformułowaniu.

Dyskusje na temat autarchii i samoregulacji w biocenozach prowadzone w okresie międzywojennym, głównie na gruncie nauki niemieckiej i amerykańskiej, dotyczyły istotnych zagadnień związanych z homeostazą ekosystemów. Podstawę teoretyczną rozważań Clementsa i Shelforda [3], Thienemanna [24] i Friedrichsa [6] stanowiła koncepcja holizmu. Biocenozy były rozpatrywane jako organizmy wyższego rzędu, a zasada porównywania struktur i funkcji komórki, organizmu i biocenozy przetrwała jeszcze do końca lat czterdziestych [1]. W tym samym czasie na ustach krytyków ujęcia organizmalnego i nadorganizmalnego układów ekologicznych pojawiło się po raz pierwszy pojęcie „ekosystem” [23]. W dyskusji z holistami zwrócono uwagę, że wyodrębnianie układów stanowi podstawową zasadę metodologiczną badań ekologicznych. Każdy bowiem z analizowanych systemów stanowi z reguły integralną część układu wyższego, a jednocześnie obejmuje systemy niższego rzędu. W przyrodzie nie istnieją układy w pełni izolowane, całkowicie autarchiczne. Istotną kwestią metodologiczną jest jednakże, aby układy, wyodrębnione w celach poznawczych, posiadały określony stopień autonomii oraz sobie właściwe zjawiska i mechanizmy nimi kierujące.

Zarzucenie holistycznego sposobu wyjaśniania zjawisk biocenotycznych spowodowało w ekologii odwrót od rozważań teoretycznych i położenie nacisku na badania empiryczne. Zahamowanie badań teoretycznych z zakresu biocenologii spowodowało poważne ograniczenie rozwoju poznania tych najbardziej złożonych układów biologicznych. Powrót do zainteresowań teoretycznych sygnalizuje wprowadzenie do słownika ekologicznego pojęcia „ekosystem” [14], równo ćwierć wieku po jego utworzeniu. Osiągnięte w tym okresie postępy w zakresie rozpoznawania układów homeostatycznych w innych dziedzinach biologii: fizjologii, cytologii i genetyce oraz silna penetracja cybernetyki, szczególnie na obszary

nauk biologicznych, a w końcu silne upowszechnienie pojęć ekosystem i homeostaza w słownictwie codziennym, spowodowały nawrót do problematyki teoretycznej. Trzeba przy tym przyznać, że zarówno treści jak i zakres stosowania pojęcia ekosystem oraz rozumienie homeostazy są tak różnorodne i wymagają dalszego precyzowania.

POJĘCIE EKOSYSTEMU

Pojęcie ekosystemu zostało sprecyzowane [23] jako układ ekologiczny posiadający autonomię względem innych. W oparciu o tę definicję pod pojęciem ekosystemu można rozumieć układy bardzo różnorodne pod względem wielkości, składu i funkcji. Zastosowania pojęcia ekosystemu z reguły ograniczają jego zakres do jednego z typów układów jakie są w nim zawarte. Odum [14] wprowadzając pojęcie ekosystem do swego podręcznika ekologii ogólnej, oparł się na przykładowej interpretacji układu Tansleya [23] i ograniczył zakres pojęcia ekosystem do układu znanego w ekologii pod nazwą holocen lub biogeocenoza. W piśmiennictwie spotyka się również zastosowania pojęcia ekosystemu dla określenia układów wyższego rzędu niż biocenoza, np. układów krajobrazowych.

Analizę krytyczną treści pojęcia ekosystem przeprowadził Schwerdtfeger [20], proponując określanie tym pojęciem wszystkich układów ekologicznych oraz klasyfikację różnych typów ekosystemów.

1. Monocen [7] obejmuje dwa komponenty, organizm i jego środowisko: monotop. Układ ten z ekologicznego punktu widzenia analizowany jest w oparciu o koncepcję tolerancji ekologicznej. Określa ona szanse organizmu do przeżycia, rozrodu oraz warunki realizacji procesów rozwojowych i tempo wzrostu w odniesieniu do konkretnych warunków środowiskowych. Przedmiotem badania w obrębie monocenu są interakcje: akcje i reakcje organizmów znane w ekologii pod nazwą cyklu pierwotnego [3].

2. Democen [20] obejmuje zbiorowy komponent biologiczny — populację oraz jej środowisko: demotop. W obrębie democenu realizuje się cykl interakcji pierwotny, a ponadto cykl wtórny obejmujący koakcje wynikające ze stosunków między osobnikami tego samego gatunku. Na czoło wysuwają się tu związki propagacyjne, tolerancyjne i kooperacyjne. Ich sens zawiera się w wyrównywaniu strat liczebności jakie ponosi populacja; ponadto pozwalają na wytwarzanie nadwyżek liczebności, umożliwiających ekspansję terytorialną gatunku. Współdziałanie osobników zwiększa szanse ich przetrwania. Dysoperacje obserwowane w obrębie populacji mają charakter wyjątkowy, związany z unikalnością sytuacji ekologicznych. W przypadku dysoperacji występujących w warunkach normalnych, upośledzenie pod względem ekologicznym grupy osobników z reguły zapewnia korzystniejsze warunki przetrwania dla całej populacji. W przypadkach bardziej zaawansowanych ewolucyjnie stosunków dysoperacyjnych obserwuje się w obrębie populacji adaptacje typu kongruencyjnego, zabezpieczające osobniki przed szkodliwymi skutkami kontaktów dysoperacyjnych wewnątrzgatunkowych.

3. Pleocen [25] stanowi pełny układ ekologiczny, obejmujący wszystkie po-

populacje gatunków, zamieszkujące wspólny obszar i charakteryzujący się specyficznym układem stosunków środowiskowych. Na szczeblu organizacji typu pleocenu dominują związki ekologiczne typu dysoperacyjnego. Najbardziej charakterystyczne są koakcje eksploatacyjne, tj. takie, w wyniku których jedna populacja rozwija się kosztem drugiej. Każdy gatunek wchodzący w skład pleocenu, z wyjątkiem autotrofów, eksploatuje ogniwo poprzednie w łańcuchu pokarmowym, wszystkie gatunki oddają energię i materiały do następnych ogniw łańcucha. Podobny typ zależności ekologicznych zapewnia obieg materii w przyrodzie i dzięki temu trwałość istnienia życia. W obrębie pleocenów występują również związki typu kooperacyjnego, np. szeroko pojęte związki symbiotyczne: komensalizm i mutualizm, jak również związki tolerancyjne, szczególnie między gatunkami, których potrzeby życiowe nie zazębiają się zbyt mocno.

Zbiory pleocenów tworzą układy ekosystemowe o charakterze krajobrazowym, w których zależności między poszczególnymi komponentami, pleocenami — jeśli przyjąć punkt widzenia ekologii, czy uroczyskami — jeśli patrzeć na kwestię od strony geografii, realizują się głównie na drodze importu i eksportu materii i energii. Układy takie stanowią dziś przedmiot badania chemii i fizyki krajobrazu. Od strony ekologicznej problematyka nie doczekała się jeszcze podstawowych opracowań.

Rozważania dotyczące homeostazy ekologicznej wiążą się w pierwszym rzędzie z jednym tylko typem ekosystemu: pleocenem. Tu bowiem załamania mechanizmów homeostatycznych prowadzą do katastrof ekologicznych o poważnych skutkach gospodarczych i przyrodniczych. Właściwości pleocenu jako układu ekologicznego najwyższego rzędu winny być rozpatrzone osobno. Można je przedstawić w postaci sześciu zasad biocenotycznych określających charakter tego układu.

1. **Z a s a d a j e d n o ś c i b i o t o p u i b i o c e n o z y.** Wszystkie komponenty biotyczne i abiotyczne pleocenu są ze sobą powiązane funkcjonalnie. Zasada ta, określana niekiedy jako kanon monizmu biocenotycznego $\boxed{\text{—}}$ oznacza, że poszczególne elementy pleocenu nie mogą istnieć ani być prawidłowo interpretowane w oderwaniu od siebie. Każde pobieranie i oddawanie materiałów do środowiska przez organizmy oznacza wprowadzenie zmian do układu stosunków i wzajemne uwarunkowanie się przez komponenty składowe pleocenu.

2. **Z a s a d a t r w a ł o ś c i.** Pleoceny wśród różnych kategorii układów biologicznych posiadają najwyższy stopień trwałości. Czas życia osobników mierzymy w minutach, dniach, latach i tylko w przypadku niektórych drzew w stuleciach. Życie biocenozy rozciąga się na tysiąclecia, przy czym biocenozy stare zachowują wysoką stabilność w porównaniu z młodymi.

3. **Z a s a d a o r g a n i z a c j i.** Populacje gatunków wchodzących w skład pleocenów powiązane są ze sobą zależnościami biotycznymi, w wyniku których wytwarza się specyficzna struktura organizacyjna, oparta szczególnie na koakcjach pokarmowych i konkurencyjnych. Zależności te decydują o powiązaniu układów ekologicznych w jednostki zintegrowane, dysponujące możliwością trwania w zmieniających się warunkach zewnętrznych. Integracja i stabilność układu jest wprost proporcjonalna do złożoności jego struktury [15]. Im więcej komponentów wcho-

dzi w skład biocenozy, tym większa jest jej równowaga. Zjawiska takie uderzają szczególnie przy porównaniu starych biocenoz lądowych położonych w tropikach, z młodymi biocenozami, jakie rozwinęły się na obszarach holarktyki.

4. **Z a s a d a a u t o n o m i i.** Odrębność terytorialna i organizacja wewnętrzna pleocenów decydują o tym, że procesy przebiegające w ich obrębie znajdują się pod przemożnym wpływem stosunków wewnętrznych. Autonomia jest pochodną odrębności i struktury układu. Twierdzenie takie wiąże się z koncepcją biocenozy jako układu zamkniętego [18]. Kryterium zamknięcia układu było przyjęte dawniej jako miara jego autarchii. Dziś wiemy z całą pewnością, że gospodarka materiałowa i energetyczna pleocenów nie zamyka się w pełni w ich granicach. Łańcuchy pokarmowe z reguły przekraczają granice biocenoz, szczególnie często realizują to duże ptaki i ssaki.

5. **Z a s a d a r ó w n o w a g i.** Pleocen znajduje się w stanie równowagi dynamicznej. Zarówno układ stosunków między komponentami, jak i przebieg poszczególnych procesów, oscylują wokół wartości przeciętnej, której podstawą jest wzajemne dopasowanie się komponentów biologicznych układu oraz ich dostosowanie do przeciętnych warunków środowiska i występujących w jego obrębie zakresów zmienności. Oscylacje obserwowane w obrębie pleocenu mogą z jednej strony stanowić o braku zrównoważenia układu jako całości, z drugiej zaś o cyklicznej zmienności środowiska. Zachowanie równowagi układu wynika z właściwości regulacyjnych i kompensacyjnych jego struktury.

6. **Z a s a d a s u k c e s j i.** Pleoceny rozwijają się stopniowo w czasie, przechodząc szereg zmian sukcesyjnych. Sens procesów zachodzących w toku sukcesji leży we wzbogaceniu składu jakościowego pleocenu, stopniu integracji jego struktury oraz rozbudowaniu struktur kompensacyjnych, dostosowanych do zmieniających się fluktuacyjnie i sekularnie warunków środowiskowych. Proces sukcesji biocenoz prowadzi z reguły do zwiększenia stopnia stabilizacji układu.

HOMEOSTAZA EKOLOGICZNA

Pojęcie homeostazy znalazło swe pierwotne rozwinięcie w badaniach fizjologicznych, gdzie rozpatrywano je jako wynik działania mechanizmów, który prowadzi do zachowania i stabilizacji warunków środowiska wewnętrznego organizmu. Temperatura ciała u homoiotermów, oddychanie, ciśnienie i skład krwi stanowią przykłady takich stabilnych środowisk, utrzymywanych w wąskich granicach zmienności w wyniku działania mechanizmów homeostatycznych. Pojęcie homeostazy rozciągnięto następnie na inne układy przyrodnicze. Wykazano przy tym, że w konkretnych warunkach realizują się i utrwalają spontanicznie takie układy, które w danych warunkach zachowują największą trwałość i stabilność.

W przypadku ekosystemów środowisko wewnętrzne nie jest w żadnej mierze izolowane od zewnętrznego, jak to ma miejsce w przypadku organizmu lub komórki. Jego stabilizacja przez funkcjonujący nawet sprawnie pleocen jest więc

bardzo ograniczona. Homeostaza ekologiczna powinna być rozpatrywana w odniesieniu do innych zjawisk i rozważana w odmiennych kategoriach. O ile homeostaza na poziomie monocenu realizowana jest w zasadzie na drodze fizjologicznej, to w układach zbiorczych democenie i pleocenie rozważania nad homeostazą ekologiczną mogą być odniesione zarówno do podmiotu: mechanizmów, które decydują o homeostazie, jak i do przedmiotu: zjawisk, które są regulowane.

Na szczeblu democenu homeostaza realizuje się poprzez układy wewnątrzpopulacyjne regulujące liczebność oraz przez dążność do zachowania właściwej danej populacji struktury genetycznej i ekologicznej. Obydwa typy struktur decydują ze swej strony zarówno o stopniu stabilizacji układu jako całości, jego plastyczności i zdolności do kontynuowania istnienia w zmiennych warunkach środowiska.

Na szczeblu pleocenu homeostazie podlegają cztery elementy główne:

1. Struktura układu, która jest nośnikiem mechanizmów homeostatycznych. Zasada zachowania struktury jest więc podstawowa, bowiem struktura decyduje o trwaniu układu jako całości w czasie.

2. Obrót materią stanowi podstawową cechę pleocenów. Energia i materiały krążą w układzie i są przekazywane między komponentami biologicznymi ekosystemu i środowiskiem. Zasada zachowania obiegu materii stanowi kamień węgielny funkcjonowania pleocenu. Zahamowanie obiegu materii, choćby w jednym punkcie systemu, oznaczać może jego zniszczenie i rozpad. Mechanizmy homeostatyczne w pleocenie winny być przystosowane do zabezpieczenia obiegu materii.

3. Produktywność układu wyraża się w pierwszym rzędzie w optymalnej, tzn. bliskiej maksymalnej produkcji pierwotnej układu. Mechanizmy homeostatyczne w ekosystemie tak regulują skład i strukturę komponentów na poziomie zespołu autotrofów, aby w zmiennych warunkach środowiskowych produkcja była blisko maksymalnej. Przykładem może być tu układ agrocenotyczny, w którym w przypadku słabszego rozwoju rośliny uprawnej i obniżenia całkowitej produkcji ze strony głównego producenta rozwija się silnie zespół chwastów dający produkcję uzupełniającą. Dzięki niej całkowita wydajność produkcji pierwotnej netto pozostaje na tym samym poziomie. Kwestia przydatności tej produkcji dla człowieka z punktu widzenia adaptacji, jakie zakodowane są w mechanizmach homeostatycznych ekosystemów, wydaje się być bez znaczenia.

4. Stabilizacja procesów przebiegających w obrębie pleocenów stanowi przedmiot działania homeostatycznego. Obserwacje szeregów sukcesyjnych prowadzą do wniosku, że kontrola nad procesami w toku ewolucji biocenoz wzrasta, zmniejsza się również skala wahań, np. fluktuacji liczebności, wraz z dojrzałością i wiekiem historycznym biocenoz. Kwestie odnoszące się do działania mechanizmów stabilizujących procesy ekologiczne rozpatrywane są w dwóch płaszczyznach. Stabilizacja układu rozwija się w obrębie ekosystemu przy względnie stałych warunkach środowiskowych, w jakich znajduje się układ [10]. Drugi przypadek procesów stabilizacyjnych odnosi się do funkcjonowania pleocenu przy obecności zmian zachodzących poza układem, docierających do niego i wpływających na

warunki funkcjonowania ekosystemu. Stabilizacja pleocenu w takich warunkach [11] może być określona jako zdolność do przeciwstawiania się pleocenu na zmiany egzogeniczne. Pierwszy typ stabilizacji odpowiada warunkom „nauczenia się” przez pleocen istniejącego stanu i dopasowania do niego układów sterujących procesami w celu zmniejszenia fluktuacji. W drugim typie stabilizacja może być uzyskana przez rozwinięcie strukturalnych układów ochronnych i zastępczych, uruchamianych w sytuacji zaistnienia zmian w środowisku.

STRUKTURA BIOCENOZY JAKO MECHANIZM HOMEOSTATYCZNY

Znaczenie i typy struktur biocenotycznych

Mechanizmy homeostatyczne ekosystemów zakodowane są w ich strukturze. Każda biocenoza posiada określoną strukturę jakościową i ilościową, opartą na specjalizacji ekologicznej komponentów wchodzących w jej skład, oraz na powiązaniach biotycznych, jakie między nimi zachodzą. W obrębie biocenozy można wyróżnić kilka typów sieci strukturalnych nakładających się na siebie [15]. Działanie tych struktur decyduje o przebiegu procesów w obrębie biocenozy.

W przypadkach zniszczenia lub powstawania układu od nowa struktura jest odbudowywana i przywracana do poprzedniego stanu. Rozpoznanie struktur homeostatycznych w biocenozach znajduje się dopiero we wstępnej fazie badań. Przyczyną tego jest przede wszystkim to, że badania nad strukturą służą różnym aspektom poznania ekologicznego, a często stanowią podstawę opisu i wyróżnienia biocenoz.

Aktualnie można wskazać na trzy typy struktur ekologicznych jakie mają znaczenie dla utrzymywania homeostazy ekosystemów. Struktura pierwszego rzędu oparta jest na związkach troficznych w obrębie biocenozy. Struktury troficzne w biocenozie rozwinięte są bardzo rozmaicie i z wykorzystaniem różnych elementów. Można wśród nich wyróżnić struktury pierwotne, nie posiadające układów kompensacyjnych oraz wtórne, tj. takie, w obrębie których znajdują się zespoły kompensujące. Struktury drugorzędowe biocenozy oparte są na zespołach konkurencyjnych. Zasygnalizować można jedynie istnienie struktur paratroficznych, opartych na związkach pokarmowych nie będących podstawą produkcji biologicznej i eksploatacji ekologicznej oraz struktur atroficznych, realizowanych np. poprzez oddziaływanie metabolitami jakie wykazano dla licznych gatunków roślinnych i zwierzęcych.

Struktura troficzna biocenozy

Struktura troficzna biocenozy oparta jest na związkach międzygatunkowych o charakterze eksploatacyjnym. Charakterystykę ekologiczną tego rodzaju stosunków pod względem wydajności oraz stymulowania odbudowy potencjałów populacji eksploatowanych dali Slobodkin [22], Philipson [16] oraz Walkowa [26]. Od strony strukturalnej ten typ organizacji realizowany jest przez łańcuchy

oraz sieci pokarmowe. Miejsce w łańcuchu pokarmowym, odpowiadające jednemu ogniwu, określane jako nisza ekologiczna [4], w przypadkach struktur prymitywnych zajmowane jest przez populację jednego gatunku lub niewielu gatunków nie powiązanych ze sobą pozatroficznymi więzami ekologicznymi. Układy bardziej złożone realizowane są w zaawansowanych ewolucyjnie układach strukturalnych.

Struktura troficzna pierwotna. Przykładem struktur pierwotnych dysponujących pojedynczym komponentem w ogniwie łańcucha troficznego są agrocenozy, jak również układy spontaniczne powstające w oparciu o gatunek introdukowany. W naszych warunkach układy takie realizowane są przez monokultury uprawne czy np. zarośla *Robinia pseudoaccacia* rozwijające się spontanicznie na nieużytkach w Wielkopolsce. Podobne układy spontaniczne powstały w Australii w oparciu o importowany gatunek *Opuntia inermis*. Układy takie charakteryzuje niewielka liczba gatunków roślinożernych, ich mały udział w przerobie wyprodukowanej masy organicznej. Pleoceny takie pod względem ekologicznym stanowią układy nienasycone i z dużą łatwością przyjmują nowe komponenty introdukowane, które wzbogacają strukturę troficzną układu. Struktury troficzne pierwotne charakteryzuje niski stopień stabilizacji procesów, tu najczęściej rozwijają się powroty masowe rujnujące niekiedy cały ekosystem. Nowy element włączany w strukturę troficzną układu stanowi o jego wzbogaceniu, wzmacnia i stabilizuje strukturę troficzną biocenozy. Dzięki temu jego likwidacja i powrót do stanu poprzedniego są na ogół niemożliwe bez względu na ostrość działania gospodarczego. Stonka *Leptinotarsa decemlineata* Say. stanowi dobry przykład takiego zjawiska, jakie po wojnie nastąpiło na polach ziemniaczanych Europy. Działanie zachowania struktury oraz zasady sukcesji polega na tym, że układ lepiej zorganizowany nie może ustąpić na rzecz gorzej zorganizowanego. Biocenozy o strukturze troficznej pierwotnej nie są układami trwałymi i zwykle przechodzą szybką ewolucję strukturalną polegającą na wzbogaceniu i rozbudowie składu gatunkowego.

Struktura troficzna wtórna złożona jest z zespołów pierwotnych i zastępczych. Charakteryzuje ona układy bardziej zaawansowane w rozwoju ewolucyjnym. W ekosystemach takich rozwinięte są w wysokim stopniu zdolności kompensacyjne, ponieważ układ strukturalny umożliwia zależnie od sytuacji środowiskowej uruchomienie przepływu energii tym lub innym kanałem, odpowiadającym łańcuchowi pokarmowemu. Zdolności przerobowe takich łańcuchów mogą, zależnie od układu stosunków, zwiększać się lub zmniejszać. W warunkach normalnych przerób materii realizowany jest przez zespół pierwotny, który dominuje w danej biocenozie zarówno pod względem ilościowym, jak też udziału w przerobie materii. Zespół zastępczy, o funkcjach kompensacyjnych, w warunkach normalnych reprezentowany jest przez niewielką liczbę osobników, a jego udział w przerobie materii jest bliski zeru. W przypadkach uszkodzenia zespołu pierwotnego lub katastrof jakie spadają na ekosystem, zespół zastępczy natychmiast zajmuje miejsce pierwotnego, szybko wzrasta pod względem ilościowym i zajmuje miejsce zespołu pierwotnego w procesie przerobu materii. Podobny

układ stosunków ujawnia się często w sadach, w przypadkach pojawów masowych szkodników leśnych oraz w przypadku uszkodzeń industriogennych ekosystemu. Przypadki takie opisał Sierpiński [21] dla lasów uszkodzonych przez imisje przemysłowe w rejonie Puław. Uszkodzenia igieł sosny na drodze chemicznej spowodowały zakłócenia w działaniu zespołu szkodników pierwotnych, głównie fizjologicznych. Rozbicie układu fitofagów pierwotnych spowodowało rozwój zespołu zastępczego, szkodników wtórnych, który przejął na siebie eksploatację fitomasy. Wynikiem tego działania kompensacyjnego w obrębie biocenozy było w opisanym przypadku całkowite zniszczenie drzewostanu. W warunkach normalnych zaś zespół zastępczy przyspiesza obumieranie drzew chorych i zabezpiecza uwolnienie zawartej w nich materii i powrót jej do obiegu przyrodniczego ekosystemu.

Struktura konkurencyjna biocenozy

Struktura oparta na związkach konkurencyjnych w obrębie pleocenu stanowi wysoce plastyczny układ kompensacyjny, realizujący się w obrębie struktury troficznej. Występuje ona głównie w obrębie struktury troficznej wtórnej i stanowi wyraz postępu ewolucyjnego struktury biocenozy. Struktura konkurencyjna rozwinięta jest w postaci zespołu konkurencyjnego, zlokalizowanego w obrębie poszczególnych członów struktury pierwszego rzędu. Przerób materii przez każdy człon struktury troficznej wtórnej realizowany jest więc przez zespół gatunków powiązanych ze sobą zależnościami konkurencyjnymi, powiązanych ze sobą w obrębie tej samej niszy ekologicznej. Pojęcie zespołu konkurencyjnego sformułowane zostało przez Lityńskiego [8], a następnie rozwinięte przez warszawską szkołę ekologiczną, stanowi ono oryginalny polski wkład do poznania powiązań strukturalnych w obrębie biocenozy.

Zespół konkurencyjny stanowi grupa gatunków posiadających podobną specjalizację pokarmową i wybiórczość środowiskową. Z reguły źródła pokarmu są te same dla wszystkich komponentów zespołu a redukcja liczebności, czyli eksploatacja ekologiczna zespołu konkurencyjnego dokonywana jest przez jeden zespół drapieżców tworzący następne ogniwo struktury troficznej pierwszego rzędu. Przykładów zespołów konkurencyjnych w zespołach wodnych dostarczają takie zgrupowania jak zooplankton [8], w lasach sosnowych pająki [9] czy komary z rodzaju *Aedes* występujące w wilgotnych kompleksach leśnych.

Istnienie zespołów konkurencyjnych jako elementów składowych struktur troficznych powoduje, że przerób materii zostaje zabezpieczony przez odpowiednio dużą i zróżnicowaną pulę genową zawartą w kompleksie gatunków, często blisko spokrewnionych. Zróżnicowaniu genetycznemu w obrębie pojedynczej populacji odpowiada krzywa tolerancji ekologicznej, która stanowi wyraz dostosowania danej populacji do określonego zakresu zmienności warunków środowiskowych. Pulę genetyczną zespołu konkurencyjnego reprezentuje odpowiedni zestaw krzywych tolerancji, pokrywający z reguły większy zakres zmienności czynników środowiskowych. Układ taki realizuje w normalnych warunkach

środowiskowych strukturę typu dominacyjnego, którą można obliczyć przy znanych strefach tolerancji oraz zakresach zmienności środowiskowej. Wystarczy w tym celu określić pole zawarte między osią x a krzywą tolerancji dla poszczególnych gatunków uwzględniając przy tym tylko te odcinki krzywych, które są objęte strefą zmienności środowiskowej danej biocenozy. Otrzymujemy w ten sposób strukturę dominacji, wyrażaną najczęściej w badaniach ekologicznych diagramem słupkowym.

Układ strukturalny zespołu konkurencyjnego może być również analizowany jako układ cybernetyczny. Margalef [11] zakłada, że sprzężenie zwrotne negatywne, realizowane np. przez zasadę zależności od zagęszczenia, jaka odgrywa rolę w cybernetycznym sterowaniu przepływem energii między dwoma ogniwami łańcucha pokarmowego, powoduje, że między komponentami zespołu konkurencyjnego mogą występować tylko sprzężenia zwrotne pozytywne. W rozważaniach dotyczących konkurencji pominięto świadomie rozważania dotyczące koakcji między komponentami zespołu konkurencyjnego. Znane są zespoły konkurencyjne oparte na związkach tolerancyjnych, jak również takie, gdzie przeważa dysoperacja. Istotną funkcją zespołu konkurencyjnego jest szerokość jego zakresu tolerancji i zdolność adaptacji do zmieniających się warunków środowiska, poprzez zmianę struktury dominacji.

Przesunięcie strefy zmienności środowiska powoduje zmianę zależności w obrębie zespołu konkurencyjnego i wytworzenie się nowej struktury dominacji. W nowych warunkach inne gatunki znajdują teraz optymalne warunki rozwoju. Zmiana struktury dominacji obserwowana jest jako normalna reakcja niektórych zespołów agrocenotycznych na działanie pestycydów [19], stwierdza się ją również wśród organizmów wodnych w przypadkach zmian w chemizmie wód [17]. Zmiana struktury dominacji zespołu konkurencyjnego stanowi reakcję kompensacyjną struktury biocenozy na zmiany zachodzące w środowisku. Zmieniając strukturę dominacji zespół nie przestaje istnieć, na miejscu jednego gatunku rozwija się inny, a zachowany stan ilościowy całego zespołu zabezpiecza proces przerobu materii bez zahamowań. Zadania, jakie dane ogniwo struktury pierwotnej pleocenu ma założone do realizacji zostają w ten sposób wykonane.

Zespoły konkurencyjne jako elementy struktury ekologicznej drugiego rzędu zapewniają homeostazę struktury ekologicznej pierwszego rzędu i jednocześnie są najbardziej plastycznymi elementami w całej biocenozie, umożliwiającymi sprawne funkcjonowanie całego układu w różnych warunkach środowiskowych. Struktura dominacji stanowi adaptatywny, bardzo zmienny element struktury biocenozy, dzięki któremu utrzymywany jest na odpowiednim poziomie obieg materii w przyrodzie.

Struktura paratroficzna i inne aspekty struktury ekologicznej biocenozy

Na dwie omówione sieci strukturalne stanowiące zrąb struktury homeostaticznej biocenoz mogą się nakładać inne układy strukturalne. Ich szczegółowa analiza jest obecnie trudna ze względu na słaby stopień ich zbadania, szczególnie

pod względem powiązań całej sieci strukturalnej oraz jej oddziaływania na strukturę pierwszorzędową, czyli troficzną.

Zależności typu paratroficznego występują pospolicie w biocenozach lądowych. Polegają one na tym, że związki pokarmowe między komponentami struktury paratroficznej nie mają charakteru eksploatacyjnego. Ilość energii wyjmowanej z ogniwa sieci jest tak niewielka, że nie odgrywa ona poważnej roli w procesach produkcyjnych zachodzących w populacjach. Przykładem tego typu stosunków mogą być powiązania paratroficzne obserwowane między kwiatami i owadami melitofagicznymi. Pobieranie nektaru i pyłku z kwiatów przez błonoskrzydłe i dwuskrzydłe, szczególnie zaś gatunki pasożytnicze, nie magazynujące tych substancji jako źródła pokarmu, nie służy do budowy tkanek organizmu. Ma ono główne znaczenie jako dawka substancji stymulujących rozwój układu rozrodczego [12]. W niektórych przypadkach, np. przy wykorzystywaniu jako źródła pokarmu stymulującego rozwój gonad spadzi, odbieranie energii z ogniwa poprzedniego w ogóle nie ma miejsca, ponieważ jest to materiał wydalony. Można przy tym podejrzewać, że zakłócenia w produkcji substancji stymulujących lub ich intoksykacja, jaka może mieć miejsce pod wpływem chemizacji pleocenów mogą powodować zatrucia całych zespołów konsumentów wyższego rzędu. W biocenozach leśnych są to błonkówki i muchówki pasożytnicze. W takich przypadkach następuje przecież zniszczenie lub poważne uszkodzenie jednego z istotnych ogniw struktury pierwszorzędowej, co w konsekwencji może powodować zburzenie układu stosunków i dezintegrację układu powodowaną przez niekontrolowany rozwój innych komponentów biocenozy.

W biocenozach wodnych istnieje silna sieć zależności poszczególnych komponentów oparta na wydzielinach organizmów oddziałujących na inne komponenty biocenozy nawet przy bardzo niskich stężeniach. Znaczenie podobnego układu rozwinął Chajłow [2] pod nazwą teorii egzohormonów. Szczegółowego wyjaśnienia wymaga również rola wydalin korzeniowych roślin. Chodzi tu nie tylko o fitonocydy, ale również o inne substancje organiczne wydalane przez rośliny i poprzez wodę zawartą w glebie bardzo szybko absorbowane przez korzenie innych roślin. Badania prowadzone na związkach znakowanych izotopami pozwoliły stwierdzić nie tylko istnienie ale nawet szybkość transmisji substancji między organizmami. Również inne aspekty struktur tworzących odrębne sieci zależności ekologicznych wymagają dalszej analizy.

PODSUMOWANIE

1. Mechanizmy homeostatyczne działające w pleocenach są zlokalizowane w strukturze ekologicznej biocenozy. Decydująca o istnieniu homeostazy ekologicznej jest struktura pierwszego rzędu: troficzna. Można wykazać istnienie prymitywnych i zaawansowanych ewolucyjnie form tej struktury, w której zawarte są układy zastępcze i kompensacyjne. Podstawowym celem ich istnienia jest zachowanie obiegu materii w obrębie ekosystemu. Poza strukturą troficzną w układach zaawansowanych ewolucyjnie, rozwinęły się struktury drugiego

rzędu realizowane przez zespoły konkurencyjne. Ich celem jest zabezpieczenie struktur pierwszego rzędu oraz plastyczne przystosowanie się do zmieniających się warunków egzystencji biocenoz.

2. Zmiany strukturalne zachodzące w obrębie biocenozy mogą stanowić wyraz jej adaptacji do zmieniających się warunków środowiskowych, jeśli dotyczą struktur drugorzędowych, nie zaś dowód załamania się homeostazy układu.

3. Załamanie się homeostazy ekosystemu ma miejsce w takich przypadkach, kiedy zakres zmienności czynników środowiskowych przesunie się poza strefę tolerancji zespołu, może to spowodować wypadnięcie jednego ogniwa struktury troficznej pierwszego rzędu. Uszkodzenie struktury troficznej, jakie nie może ze względów strukturalnych być uzupełnione zespołem zastępczym, prowadzi do katastrofy ekologicznej, powoduje bowiem załamanie się układu homeostatycznego ekosystemu i w konsekwencji dezintegrację całego układu.

LITERATURA

1. Allee W. C., Emerson A. E., Park O., Park T., Schmidt K. P.: Zasady ekologii zwierząt, Warszawa, 1147 p, 1958.
2. Chajlov K. M.: Ekologičeskij metabolizm v morje, Kijev, 252 p, 1971.
3. Clements F. E., Shelford V. E.: Bio-ecology. New York, London, 925 p, 1939.
4. Elton Ch.: Animal ecology — London, 207 p, 1927.
5. Friederichs K.: Ökologie — Bios, Leipzig, 7, 1937.
6. Friederichs K.: Grundsätzliches über die Lebenseinheiten höherer Ordnung den ökologischen Einheitsfaktor — Die Naturwiss., 15, :153-157, 182-186; 1927.
7. Friederichs K.: Der Gegenstand der Ökologie — Stud. gen., 10, 112-144, 1957.
8. Lityński A.: Biocenoza i biosocjacja, przyczynek do ekologii zespołów fauny wodnej — Arch. Hydrob. Ryb., 9, 167-208, 1938.
9. Łuczak J.: Differences in the structure of communities of web spiders in one type environment (young pine forest) — Ekol. Pol., A, 11, 159-221, 1963.
10. MacArthur R. H.: Fluctuations of animal populations, and measure of community stability — Ecology, 36, 533-536, 1955.
11. Margalef R.: Perspectives in ecological theory — Chicago, 111 p, 1968.
12. Masner P.: The structure and function and imaginal development of the female inner reproductive organs of *Adelphocoris lineolatus* (Goeze) (*Heteroptera*, *Miridae*) — Acta Entom. Bohemoslov., 63, 177-199, 1966.
13. Möbius K.: Die Auster und die Austernwirtschaft — Berlin, 126 p, 1877.
14. Odum E. P.: Podstawy ekologii — Warszawa, 560 p, 1963.
15. Odum E. P.: Ecosystem theory in relation to man — w „Ecosystem structure and function” 11-23, 1972.
16. Philipson J.: Energetyka ekologiczna — Warszawa, 83 p, 1969.
17. Piliński M.: 1972 — Wpływ zwiększonej ilości fosforanów w wodach Zalewu Szczecińskiego na zmiany dominacji gatunków w fitoplanktonie — I Ogólnop. Symp. Ekol. Aspekty Chemizacji, Łódź, 1972.
18. Renkonen O.: Statistisch-ökologische Untersuchungen Über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore — Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn., 6, 1-226, 1938.
19. Sandner H.: Wpływ zabiegów chemicznych na agrocenozy — I Ogólnop. Symp. Ekol. Aspekty Chemizacji (w druku).
20. Schwerdtfeger F.: Ökologie der Tiere I. — Hamburg, Berlin, 461 p, 1963.
21. Sierpiński Z.: Znaczenie gospodarcze szkodników wtórnych w drzewostanach sosnowych znajdujących się w zasięgu chronicznego działania przemysłu — Prace IBL, 1972.

22. Slobodkin L. B.: Predation and efficiency in laboratory populations — in „Exploit. Natur. Anim. Pol”, Oxford, 223-241, 1962.
23. Tansley A. G.: The use and abuse of vegetational concepts and terms — Ecology, 16, 284-307, 1935.
24. Thienemann A. F.: Leben und Umwelt — Bios, 12, 1-122, 1942.
25. Trojan P.: Zadania i możliwości ekologii w zakresie problematyki „Człowiek i środowisko”. Wiad. Ekol., 18, 282-293, 1972.
26. Walkowa W.: Operation of compensation mechanisms in exploited population of white mice — in „Energy flow Small Mamm. Pop.,” 247-254, 1970.

Пршемыслав Троян

ПРОБЛЕМА ГОМЕОСТАЗА ЭКОСИСТЕМ

Резюме

Автор указывает на связь между концепцией экологического гомеостаза и холистическими биоценотическими теориями. Экологический гомеостаз может охватывать три главных типа экосистем: моноцена, демоцена и илеоцена, а его преломление в последней стадии ведет чаще всего к природным катастрофам. Свойства плеоцена обусловлены шестью биоценотическими принципами: 1) единством биотопа и биоценоза, 2) постоянством, 3) организацией, 4) автономией, 5) равновесием, 6) сукцессией. Экологический гомеостаз может касаться регулирующих механизмов и внутробиоценотических процессов, а в меньшей степени внутренней среды данной системы. В плеоценах гомеостазу подвергаются: 1) структура, 2) оборот материи, 3) продуктивность, 4) стабилизация процессов. Гомеостатический механизм включен в структуру биоценоза, причем структура первой ступени основывается на эксплуатационных связях, структура второй ступени — на конкурренционных сообществах, а структура третьей ступени — на паратрофических связях. Можно различать примитивные и продвинутое типы структур. Преломление гомеостаза бывает лишь в тех случаях, когда диапазон изменчивости факторов среды передвигается за пределы толерантности сообщества, а возникающие таким образом повреждения трофической структуры приводят к распаду всей системы.

Przemyslaw Trojan

PROBLEM OF HOMEOSTASIS IN ECOSYSTEMS

Summary

The author proves the relationship between concept of ecological homeostasis and holistic biocenotic theories. By ecological homeostasis three main ecosystem types can be affected: monocene, democene and pleocene, a breakdown of the latter leading most often to natural and economic disasters. Six biocenotic principles determine the pleocene properties: 1) unity of biotope and biocenosis, 2) stability, 3) organization, 4) autonomy, 5) equilibrium, 6) succession. Ecological homeostasis can be related to regulation mechanisms and intrabiocenotic processes and to a less degree to internal environment of the system. In pleocenes there undergo homeostasis: 1) structure, 2) circulation of matter 3) productivity, 4) stabilization of processes. Homeostatic mechanism is incorporated into the community structure, at which the first-order structure is based on exploitation relations, the second-order structure — on competing communities and the

third-order one — on paratrophic connections. One can distinguish primitive and advanced structure types.

The homeostasis breakdown occurs in such cases only, in which the variability range of environmental factors would shift beyond the tolerance zone of the given community and the trophic structure injuries arising then would lead to a disintegration of the whole system.