

Prądnik. Prace Muz. Szafera	7-8	309-316	1993
-----------------------------	-----	---------	------

STANISŁAW CZACHOROWSKI

Institut Biologii WSP
Zakład Ekologii i Ochrony Środowiska
ul. Żołnierska 14, 10-561 Olsztyn

**EKOLOGICZNE I EWOLUCYJNE REAKCJE GATUNKÓW
PRZYSTOSOWANYCH DO SIEDLISK STABILNYCH I NIESTABILNYCH
ZACHODZĄCE W UKŁADACH IZOLOWANYCH**

**Isolated system: ecological and evolutionary reactions of species adopted to stable
and unstable habitats**

ABSTRACT. The species of unstable isolated habitats taken under protection are a biocenotic landscape refuge, while species of stable habitats are more liable to extinction and constitute the genetic bank of the biosphere. In these two distinguished groups of species evolutionary processes work in a different manner.

KEY WORDS: habitatual islets, life-history style, lanscape.

KRAJOBRAZ EKOLOGICZNY

W odniesieniu do parków narodowych i rezerwatów przyrody właściwą jednostką odniesienia organizacji ekologicznej jest krajobraz ekologiczny. Krajobraz ekologiczny rozumiany jest jako jednostka terytorialna i funkcjonalna (Matuszkiewicz 1978; Armand 1980; Andrzejewski 1983; Chmielewski 1988).

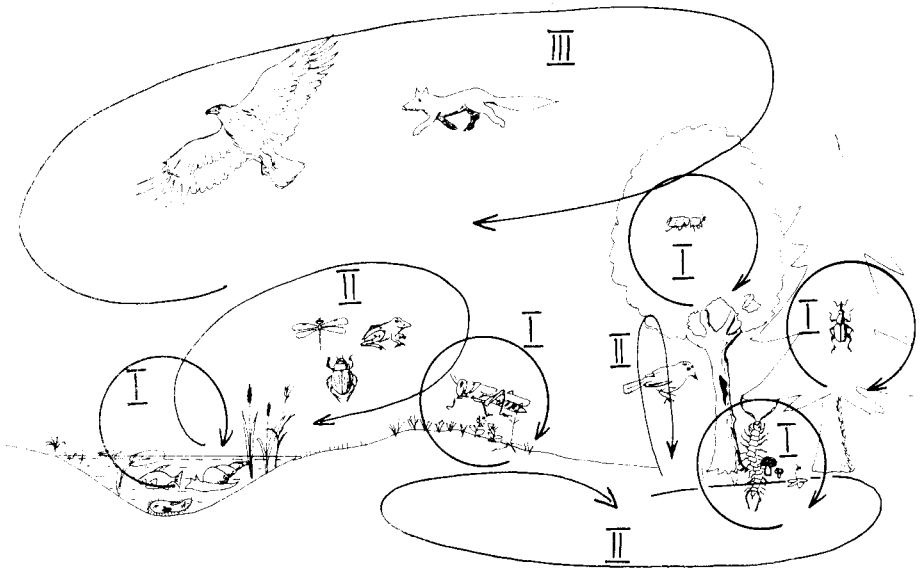
Krajobraz nie jest układem jednorodnym. Można w nim wyróżnić wyodrębniające się elementy, różnie definiowane i nazywane (Czachorowski 1993a). Krajobraz ekologiczny jest także systemem hierarchicznym, tworzonym przez składające się nań układy wyodrębnione (Matuszkiewicz 1978; Chmielewski 1988; Czachorowski 1993a).

Zatem krajobraz ekologiczny można traktować jako zintegrowany układ hierarchicznie zależnych układów wyodrębnionych. W odniesieniu do każdego poziomu organizacji można wskazać gatunki wyodrębniające, to jest takie, które decydują o strukturalnej i funkcjonalnej odrębności i indywidualności w porównaniu do otoczenia. Natomiast gatunki integrujące to takie, które integrują strukturalnie i funkcjonalnie dany układ w jednostkę wyższego rzędu. Na przykład siedliska w ekosystem, ekosystemy w krajobraz (ryc. 1).

Gatunkami wyodrębniającymi ze względu na cykl życiowy będą wszystkie te organizmy, które prowadzą w miarę osiadły lub mało ruchliwy tryb życia. Z jednej strony wiąże się to z wielkością organizmu w stosunku do wielkości terytorialnej danego układu (np. bezkręgowce w stosunku do jeziora, kępy leśnej itp.) oraz specjalizacji ekologicznej. Im większa specjalizacja i węższe preferencje ekologiczne, tym większa rola wyodrębniająca.

Drugą przyczyną wyodrębniającej roli jest mała dyspersyjność. Nawet rośliny poprzez lekkie i liczne nasiona mogą charakteryzować się dużą dyspersyjnością.

Gatunkami integrującymi układy w wyższy poziom organizacji będą wszystkie te organizmy, które ze względu na swą wielkość, ruchliwość w cyklu życiowym oraz dużą dyspersyjność wpływają na wzajemne podobieństwa między różnymi układami danego poziomu. W tej grupie znajdują się liczne kręgowce wędrujące w celach troficznych lub paratroficznych między różnymi ekosystemami w ramach krajobrazu (lub siedlisk w ramach ekosystemu) oraz gatunki eurytopowe o szerokich preferencjach ekologicznych (ryc. 1).



Ryc. 1. Hierarchiczny model krajobrazu ekologicznego. I – układy wyodrębnione pierwszego rzędu, II – układy wyodrębnione drugiego rzędu, III – układy trzeciego rzędu (komentarz w tekście).

Fig. 1. Hierarchical model of ecological landscape. I – distinguished systems of 1st order, II – distinguished systems of 2nd order, III – system of 3rd order (comments in the text).

Warto jeszcze podkreślić relatywność wyodrębniającej i integrującej roli gatunków. Ten sam gatunek (organizm) może być integrującym układy jednego poziomu (np. siedliska w jeziorze) i jednocześnie wyodrębniającym w stosunku do hierarchicznie wyższego poziomu (krajobraz: jezioro, łąki, las, pola uprawne, rzeki).

19
ast
sta

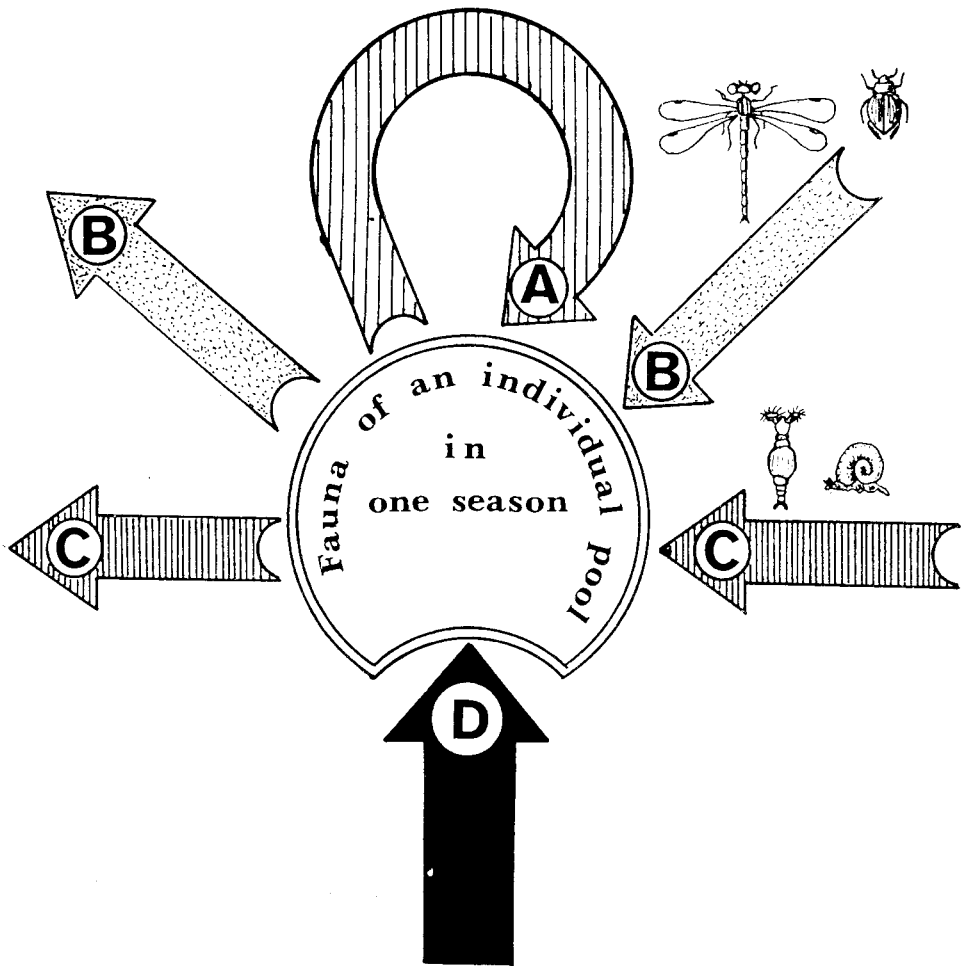
▲

Ry
poprz
melior

Fig
previo
etc.), I

STRATEGIE ŻYCIA

Można wyróżnić dwie przeciwstawne strategie życiowe organizmów żywych (Bruton 1989; Brzeziecki 1990). Jedna wiąże się z przystosowaniem do warunków niestabilnych, astatycznych, nieprzewidywalnych, natomiast druga z przystosowaniami do warunków stabilnych, przewidywalnych.



Ryc. 2. Model wyspy siedliskowej na przykładzie zbiornika okresowego. A – zaaklimatyzowani migranci poprzednich sezonów, B – migracje drogą powietrzną, C – migracje drogą wodną (przepływające ciekły, rowy melioracyjne, okresowe powodzie, itp.), D – giniecie fauny w niesprzyjających warunkach środowiskowych.

Fig. 2. Model of insular habitat exemplified by a periodical water reservoir. A – acclimatized migrants from previous seasons, B – migrations via air, C – migrations via water (streams, draining ditches, periodical floods, etc.), D – dying out of the fauna under unfavourable environmental conditions.

Gatunki o strategii dostosowanej do układów niestabilnych to gatunki o opóźnionym rozwoju osobniczym, w którym ontogeneza nie jest ściśle sterowana, w rozwoju występują stadia larwalne odżywiające się, występuje metamorfoza. Są to gatunki składające małe jaja bez żółtka jako materiału zapasowego, natomiast liczba jaj jest bardzo duża. Obserwuje się dużą śmiertelność stadiów młodocianych. W rozwoju osobniczym obserwuje się wczesne pobieranie pokarmu przez larwy (zmuszone brakiem materiałów zapasowych). Pierwsza płodność jest raczej niska, dopiero w następnych etapach prokreacji liczba jaj jest bardzo duża. Są to gatunki o bardzo dużej rozrodzności i dużej liczbie chromosomów.

W stosunkach ekologicznych gatunki z tej grupy charakteryzują się szeroką niszą troficzną i niską specjalizacją, wysoką zdolnością przystosowawczą. Są typowe dla środowiska niestabilnego, w którym zmiany środowiska są nieprzewidywalne. Odnaczają się dużą nadwyżką reprodukcyjną, śmiertelność nie jest zależna od zagęszczenia, często występują stadia spoczynkowe (diapauza, stadium poczwarki, anabioza, estywacja, itp.). W biocenozach są gatunkami pionierskimi.

Gatunki o strategii dostosowanej do układów stabilnych to gatunki o przyspieszonym rozwoju osobniczym, zazwyczaj brak jest stadiów larwalnych, a osobniki młodociane podobne są do dorosłych, może występować wtórna metamorfoza po okresie rozrodczym, ontogeneza jest wyraźnie regulowana. Gatunki te charakteryzują się małą liczbą chromosomów, małą liczbą składanych jaj. Jaja natomiast są duże i zaopatrzone w żółtko, larwy zwykle nie występują. Obserwuje się niską śmiertelność osobników młodocianych i późne przyjęcie pierwszego pokarmu w rozwoju osobniczym. Pierwsza płodność jest już stosunkowo duża. Wśród tych gatunków obserwuje się duży wpływ rodziców na młodzież (różne formy opieki nad potomstwem) i wysokie dostosowanie młodocianych do środowiska. Gatunki z tej grupy odznaczają się niskim stopniem reprodukcji. Rekompensowane jest to małą śmiertelnością osobników młodocianych.

Gatunki o tej strategii życiowej charakteryzują się dużym zróżnicowaniem (łatwo je odróżnić od siebie), wąskimi niszami troficznymi i dużą specjalizacją. Odnaczają się dużym stopniem przystosowania (specjalizacji), lecz niską zdolnością adaptacyjną. Są typowe dla siedlisk stabilnych, w których zmiany środowiska są przewidywane (cykliczność i powtarzalność rytmów przyrodniczych). W biocenozach występują w stadium ustabilizowanym. Śmiertelność jest zależna od zagęszczenia. W cyklu życiowym nie występują stadia spoczynkowe.

MODEL WYSPY SIEDLISKOWEJ

Układy izolowane, a takimi jawią się zazwyczaj rezerваты przyrody i parki narodowe znajdujące się w przekształconym krajobrazie, można porównać do wysp ekologicznych. Ich ekologiczne i ewolucyjne cechy można porównać do wysp oceanicznych.

Niżej przedstawiony model wyspy siedliskowej opracowano na podstawie badań drobnych zbiorników wodnych (Czachorowski i Szczepańska 1991), źródeł (Czachorowski 1993c) oraz siedlisk jeziornych (Czachorowski 1992).

Na skład gatunkowy danego zbiornika wodnego (lub szerzej wyspy siedliskowej) w jednym sezonie wpływ mają niesprzyjające warunki środowiskowe, eliminujące część fauny (rys. 2 c, d). Niestabilność warunków środowiskowych, a zwłaszcza ich nieprzewidywalność

w dużym stopniu eliminuje zamieszkujące „wyspę” gatunki. Na odbudowę gatunkową takiego niestabilnego układu wpływ ma imigracja gatunków z innych podobnych wysp siedliskowych oraz z otoczenia. W przypadku zbiorników wodnych istotna jest imigracja drogą powietrzną (na znaczne odległości, zazwyczaj z innych i podobnych wysp siedliskowych (c). Istotne znaczenie mają także zaaklimatyzowani migranci z poprzednich sezonów (A).

Tak więc na skład gatunkowy danej izolowanej wyspy-układu wpływ ma stopień jej izolacji, sąsiedztwo otoczenia (możliwości migracyjnego odnawiania fauny) oraz stopień niestabilności (wyniszczanie fauny).

W przypadku układów izolowanych stabilnych, większe znaczenie mają zaaklimatyzowani migranci poprzednich sezonów, odznaczający się co prawda mniejszą dyspersyjnością lecz większą konkurencyjnością.

MODEL SUKCESJI

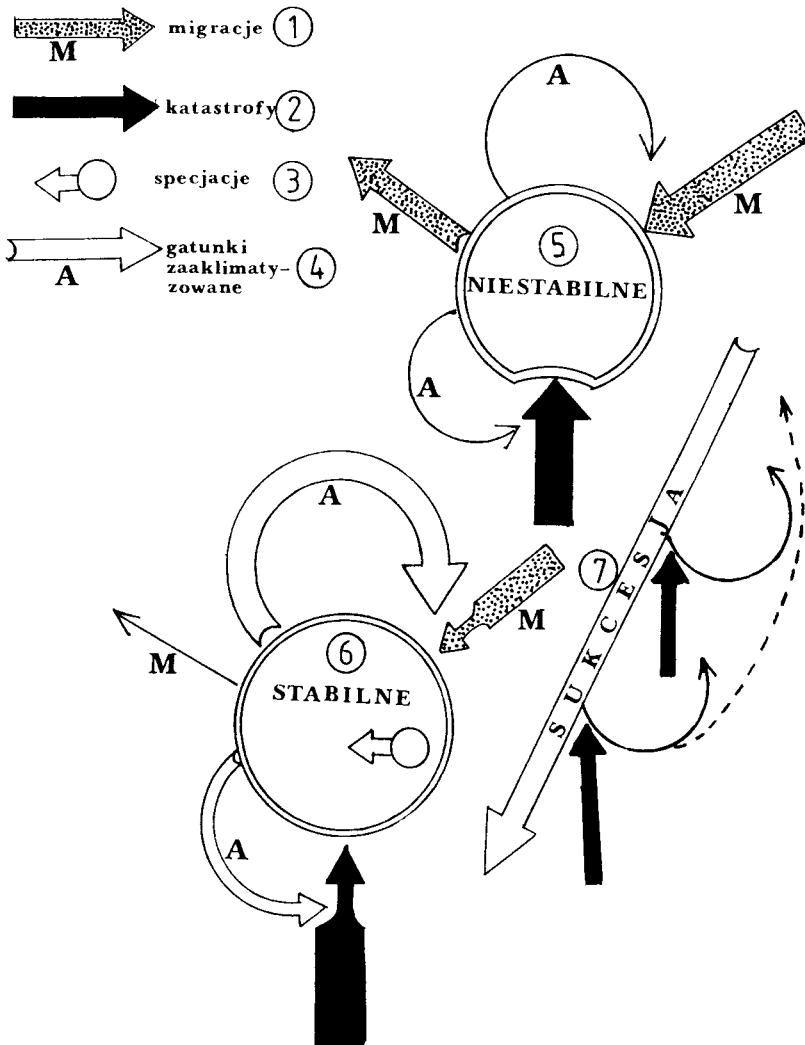
Na zjawisko sukcesji można spojrzeć także pod kątem zdolności do kolonizowania nowopowstałych siedlisk (przestrzeni), które również można traktować jako wyspy ekologiczne. W przebiegu tak rozumianej sukcesji główną rolę odgrywają dwa mechanizmy: mechanizm kolonizacji wolnych siedlisk, wolnych wysp ekologicznych, wolnej powierzchni gruntu oraz mechanizm pozwalający przetrwać gatunkom w warunkach imigracji innych gatunków i wzrastającej różnorodności biocenozy. W konsekwencji w przebiegu sukcesji następuje wymiana gatunków siedlisk niestabilnych na gatunki zaadaptowane do siedlisk stabilniejszych (Brzeziecki 1990).

We wczesnych etapach sukcesji dominują gatunki, których strategia życiowa polega na dużej dyspersyjności (duża liczba nasion, łatwo i szybko rozsiewających się, pozbawionych substancji zapasowych), cechujących się małymi rozmiarami, szybkim wzrostem i zakończeniem pełnego cyklu rozwojowego zanim zostaną wyparte przez konkurentów. Rośliny tej grupy inwestują energię w większości w produkcję diaspor.

W dalszych etapach sukcesji zaczynają dominować gatunki przystosowane do niskiego poziomu stresów, do środowiska stabilnego i przewidywalnego. Rośliny z tej grupy gatunków odznaczają się znacznie mniejszą dyspersyjnością i wolniej pojawiają się na wolnych wyspach siedliskowych (wytwarzają mało nasion, lecz dużych i z substancjami zapasowymi, rozsiewanych na niewielkie odległości) i charakteryzują się wolnym wzrostem w młodości oraz długowiecznością i dużymi rozmiarami. W konsekwencji osiągają dominację w biocenozie o stabilnych warunkach.

Sukcesja może być także rozpatrywana pod kątem tworzenia przez organizmy żywe nowych warunków siedliskowych i troficznych oraz umożliwianie migracji i zasiedlania innych gatunków (lub i pogarszania warunków dla istniejących – wyczerpywanie zasobów). Także i w tym przypadku homeostaza układu ekologicznego nie jest duża. Siedlisko (lub ekosystem) można rozpatrywać jako kierunkowo zmieniającą się (pod wpływem oddziaływań biotycznych) wyspę ekologiczną (ryc. 3).

W końcu sukcesja może być rozpatrywana jako zjawisko koewolucyjnego integrowania układu (filocenogezena), w wyniku którego następuje zmniejszenie liczby i intensywności stosunków antagonistycznych, a zwiększenie liczby związków mutualistycznych. Ten



Ryc. 3. Model sukcesyjnych i ewolucyjnych zmian zachodzących w układach izolowanych (wyspach ekologicznych). 1 – migracje, 2 – katastrofy, 3 – specjacje (powstawanie gatunków), 4 – gatunki zaaklimatyzowane, 5 – układy niestabilne, 6 – układy stabilne, 7 – sukcesja ekologiczna.

Fig. 3. Model of successional and evolutionary changes occurring in isolated systems (ecological island). 1 – migrations, 2 – catastrophes, 3 – speciation (origination of species), 4 – acclimatized species, 5 – unstable habitats, 6 – stable habitats, 7 – ecological succession.

proces możliwy jest jedynie w układach stabilnych w dłuższym czasie niż trwanie jednego pokolenia. Na tym etapie możliwe jest także powstawanie nowych gatunków poprzez tworzenie się izolowanych populacji (mała dyspersyjność) i przystosowywania się do wąskich nisze. W przypadku układów silnie izolowanych na tej drodze pojawiają się nowe gatunki zamiast imigrantów.

Wobec powyższego można zaproponować model sukcesji w oparciu o model wyspy siedliskowej (ryc. 3). Stabilizowanie się wysp siedliskowych uniemożliwiają cykliczne lub przypadkowe katastrofy (czynniki niesprzyjające, czynniki stresujące), utrzymujące wyspy siedliskowe we wczesnych etapach sukcesji lub przywracające ten stan.

W miarę pojawiania się nowych gatunków charakterystycznych dla siedlisk stabilnych (poprzez migracje lub specjacje) wzrasta presja biocenozy na pojawiających się imigrantów, w znacznej mierze uniemożliwiając im osiedlenie się, zwłaszcza gatunkom o dużej dyspersyjności lecz małej konkurencyjności. Niezależnie od tego procesu biocenoza w coraz większym stopniu łagodzi oddziaływania środowiska zewnętrznego, poprzez wytwarzanie chociażby specyficznego mikroklimatu. W wyniku tego procesu zwiększa się jeszcze bardziej stabilność danej wyspy ekologicznej. W przypadku sukcesji wtórnej substratów takich jak martwe drewno lub detrytus gatunki pionierskie przekształcają siedlisko tak, że staje się ono dostępne dla innych gatunków. Następuje nie tylko zmiana warunków siedliskowych lecz także i troficznych (Richards 1979; Szujewski 1980).

EWOLUCYJNE REAKCJE GATUNKÓW

W procesach ewolucyjnych duży wpływ na selekcję oraz szybkość rozprzestrzeniania się nowej cechy ma śmiertelność oraz rozrodczość, a ściślej — nadwyżka reprodukcyjna.

Dla gatunków siedlisk stabilnych o stosunkowo niskiej rozrodczości i niskiej śmiertelności potomstwa, małej nadwyżce reprodukcyjnej, nawet dość silna i kierunkowa selekcja potrzebuje wiele pokoleń, aby nowa cecha utrwaliła się w populacji i uzyskała przewagę genetyczną. Biorąc pod uwagę fakt, iż większość mutacji genetycznych jest bądź neutralna, bądź szkodliwa, trzeba podkreślić, że rola doboru naturalnego raczej nie sprzyja rozprzestrzenianiu się nowych mutacji genetycznych i nowych cech. Gatunki takie są zazwyczaj morfologicznie stabilne, a rozprzestrzenianie się mutacji neutralnych bardzo powolne.

Zupełnie inna jest sytuacja w przypadku gatunków siedlisk niestabilnych. Bardzo duża rozrodczość i śmiertelność potomstwa (duża nadwyżka reprodukcyjna) powoduje, że z przyczyn czysto losowych możliwe jest bardzo szybko (nawet w czasie jednego-dwu pokoleń) rozprzestrzenianie się nowych mutacji (cechy). Jeżeli dodatkowo dobór naturalny działa preferująco, to wtedy potomstwo „szczęśliwych mutantów” bardzo szybko dominuje całą populację. W tym czasie procesy ewolucyjne w tej grupie gatunków mogą przebiegać bardzo szybko, zwłaszcza w małych i izolowanych wyspach siedliskowych, układach wyodrębnionych w krajobrazie ekologicznym, a takimi zazwyczaj są rezerваты i parki narodowe w otoczeniu przekształconego i antropogenicznego krajobrazu.

Można zatem na koniec stwierdzić, że izolowane obszary chronione (rezerваты, parki narodowe) w przypadku gatunków charakterystycznych dla siedlisk stabilnych stanowią specyficzne banki genetyczne biosfery. Natomiast w stosunku do gatunków charakterystycznych dla siedlisk niestabilnych stanowią wyspy „donorowe”, z których migruje duża nadwyżka reprodukcyjna do otaczającego krajobrazu. Możliwe jest tą drogą samoistne odnawianie i reintrodukowanie tych gatunków w siedliskach zmienionych. W tym sensie, izolowane obszary chronione mogą być wygodnymi „narzędziami” inżynierii środowiskowej na poziomie krajobrazu.

PIŚMIENICTWO

- Andrzejewski R. 1983. *W poszukiwaniu teorii fizjocenozy*. Wiad. ekol., **29**: 93–125.
- Armand D.L. 1980. *Nauka o krajobrazie. Podstawy teorii i metody logiczno-matematyczne*. PWN, Warszawa, ss. 335.
- Bruton M.N. (ed.), 1989. *Alternative life-history styles of animal*. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht-Boston-London, ss. 616.
- Brzeziecki B. 1990. *Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu*. Wiad. ekol., **36**: 3–19.
- Chmielewski T.J. 1988. *O strefowo-pasmowo-węzłowej strukturze układów ponadekosystemowych*. Wiad. ekol., **34**: 165–185.
- Czachorowski S. 1992. *Rozmieszczenie larw chruścików (Trichoptera) w litoralu jezior o różnej trofii*. Pr. dok., UAM Poznań.
- Czachorowski S. 1993a. *Krajobraz ekologiczny czy tylko hierarchia niejednorodności?* [W]: J. Banaszak (red.) *Krajobraz ekologiczny*. WSP Bydgoszcz: 67–80.
- Czachorowski S. 1993b. *Rola siedlisk stabilnych i niestabilnych w krajobrazie ekologicznym* [W]: J. Banaszak (red.) *Krajobraz ekologiczny*. WSP Bydgoszcz: 81–98.
- Czachorowski S. 1993c. *Siedliskowe rozmieszczenie larw chruścików (Trichoptera) w Karkonoszach*. [W]: *Geoekologiczne problemy Karkonoszy, cz. II*. (red. J. Sarosiek) *Ekologia roślin i zwierząt*. Wyd. Uniw. Wrocław: 245–251.
- Czachorowski S., Szczepańska W. 1991. *Small astatic pools in the vicinity of Mikołajki and their caddis fly (Trichoptera) fauna*. Pol. Arch. Hydrobiol. **38**: 85–104.
- Matuszkiewicz J.M. 1978. *Fitokompleks krajobrazowy — specyficzny poziom organizacji roślinności*. Wiad. ekol., **24**: 1–13.
- Richards B.N. 1979. *Wstęp do ekologii gleby*. PWN, Warszawa, ss. 326.
- Szujecki A. 1980. *Ekologia owadów leśnych*. PWN, Warszawa, ss. 603.

SUMMARY

These considerations are rooted in the theory of ecological landscape, with regard to the concept of ecological islands. The proposed model of island was based on a survey of invertebrate fauna inhabiting periodical water bodies, springs (water-heads) and lakes.

The species of unstable habitats, due to their relatively great dispersibility and wide ecological preferences, contribute to the integration of a given level of landscape organization into the unit of a higher order. The species of stable habitats contribute to the functional distinction of these systems from their surroundings. These two groups of species dominate in biocenoses at different stages of ecological succession.

The species of unstable habitats, which occur in isolated sites taken under protection, constitute a biocenotic landscape refuge, while these representing stable habitats face a greater risk of extinction and they form the genetic bank of the biosphere. Evolutionary processes work in a different manner (different rates of genetic drift) in these two distinguished groups of species.