

Sukcesja ekologiczna

Na zjawisko sukcesji ekologicznej można spojrzeć pod kątem strategii życiowej organizmów. W tak rozumianej sukcesji główną rolę odgrywają dwa mechanizmy: 1) zdolność do kolonizowania nowo powstających wolnych przestrzeni oraz 2) zdolność do rozwoju w warunkach imigracji (pojawiania się) nowych gatunków, zdolność do wygrywania w konkurencji z innymi gatunkami. W konsekwencji w przebiegu sukcesji następuje wymiana gatunków przystosowanych do siedlisk niestabilnych, nieprzewidywalnych, na gatunki typowe dla siedlisk stabilnych.

We wczesnych etapach sukcesji dominują gatunki, których strategia życiowa polega na dużej dyspersyjności (duża liczba nasion lub składanych jaj łatwo i szybko rozprzestrzeniających się i pozbawionych substancji zapasowych), cechujące się zazwyczaj małymi rozmiarami, szybkim wzrostem i zakończeniem całego cyklu rozwojowego zanim zostaną wyparte przez konkurentów.

W dalszych etapach sukcesji zaczynają dominować gatunki przystosowane do niskiego poziomu stresów (brak lub mało zaburzeń, katastrof), do środowiska stabilnego i przewidywalnego. Rośliny z tej grupy odznaczają się znacznie mniejszą dyspersyjnością i wolniej (później) pojawiają się na powstających wolnych przestrzeniach. Charakteryzują się małą liczbą nasion, są one duże i zaopatrzone w materiał zapasowy, rozsiewane na niewielkie odległości. Charakteryzują się one wolnym wzrostem w młodości oraz długowiecznością i dużymi rozmiarami. W konsekwencji osiągają dominację w biocenozach o stabilniejszych warunkach.

Niezależnie od wyżej przedstawionego

poglądu, sukcesja może być rozpatrywana pod kątem tworzenia przez organizmy żywe nowych warunków siedliskowych i troficznych, które umożliwiają imigrację i osiedlanie się innych gatunków. Zmiany te mogą wynikać także z wyczerpywania się zasobów i pogarszania się warunków życia. W tym kontekście same organizmy żywe wprowadzają pewien element niestabilności – kierunkowo zmieniających się cech środowiska.

Dwa powyższe punkty widzenia sprowadzają się do rozpatrywania sukcesji jako

Tabela 1

Zestawienie cech towarzyszących siedliskom stabilnym (przewidywalne środowisko) i niestabilnym (środowisko nieprzewidywalne) (wg Brutona 1989)

Cechy organizmów	Środowisko	
	nieprzewidywalne	przewidywalne
różnorodność gatunkowa	niska	wysoka
zróżnicowanie form życiowych	? wysokie	? niskie
dziedziczne cechy	dużo	niewiele
zależność międzygatunkowa	niska	wysoka
mutualizm	rzadki	częsty
gatunki rzadkie	sporadyczne	powszechne
gatunki migrujące	liczne	nieliczne
gatunki osiadłe	nieliczne	częste
tempo specjacji	niskie	wysokie
tempo wymierania	niskie	wysokie
obrona zasobów	rzadka	powszechna
zachodzenie niszy	? szerokie	? wąskie
nasylenie gatunków	niskie	wysokie
Cechy środowiska		
bezwładność	niska	wysoka
elastyczność	wysoka	niska
amplitudy	duże	niskie
dynamika posiadania	silna	delikatna
dojrzałość	niska	wysoka

zmian gatunkowych w gradiencie zmian środowiskowych (zmiany w przestrzeni lub czasie). W takim znaczeniu można założyć niezmienną preferencję ekologicznych gatunków.

Sukcesja może być rozpatrywana również jako zjawisko koewolucyjnego integrowania układu ekologicznego (filocenogeneza), w wyniku którego następuje zmniejszenie

Hierarchiczny model przyczyn (sił napędowych) sukcesji (wg Picketta i in. 1987, uproszczone za Brzezińskim 1990)

Ogólne przyczyny sukcesji	Procesy lub warunki wspierające	Czynniki modyfikujące
Powstanie otwartej przestrzeni i udostępnienie zasobów	Zaburzenie (zmiana warunków)	Zasięg zaburzenia Intensywność zaburzenia Sezonowość i periodyczność zaburzenia Rozkład przestrzenny zaburzenia
Zróżnicowane tempo pojawiania się gatunków	Rozmieszczenie w przestrzeni	Ukształtowanie krajobrazu (bariery dyspersyjne) Sposób użytkowania terenu
	(Glebowy) bank diaspor	Okres od poprzedniego zaburzenia Sposób użytkowania terenu
	Dostępność zasobów	Warunki glebowe Topografia Mikroklimat Historia terenu
Różne cykle i strategie życiowe gatunków	Ekofizjologia	Warunki kielkowania Intensywność asymilacji Tempo wzrostu Zróżnicowanie (genetyczne) populacji
	Strategie życiowe	Dystrybucja asymilantów Wiek dojrzały (reprodukcyjny) Sposoby reprodukcji
	Stres środowiskowy	Warunki klimatyczne Historia terenu Poprzedni użytkownicy biotopu
	Konkurencja	Hierarchia konkurencyjna Występowanie konkurentów Tożsamość konkurentów Zaburzenia wewnątrzbiocenotyczne Drapieżcy i roślinożercy Baza zasobów
	Allelopatia	Chemizm gleby Struktura gleby Mikroorganizmy glebowe Gatunki sąsiadujące
	Roślinożercy, drapieżcy i choroby	Cykle klimatyczne Cykle populacyjne drapieżników Żywotność roślin Mechanizmy obronne roślin Skład gatunkowy biocenozy Struktura przestrzenna biocenozy

Tabela 2

Porównanie cech ekosystemów (siedlisk) wczesnych (niestabilne) i późnych (stabilne) stadiów sukcesyjnych (wg Oduma 1982)

Cechy ekosystemu	Stadia rozwojowe	Stadia dojrzałe
1. Produkcja brutto (P/R)	>1 lub <1	= 1
2. Stosunek produkcji pierwotnej do biomasy	wysoki	niski
3. Stosunek biomasy zakumulowanej do przepływu energii	niski	wysoki
4. Produkcja pierwotna netto	wysoka	niska
5. Łańcuchy pokarmowe	linearne przez spasanie	sieciowe przez detrytus
6. Całkowita materia organiczna	mała	duża
7. Mineralne składniki pokarmowe	ekstrabiotyczne	intra-biotyczne
8. Różnorodność gatunkowa	mała	wielka
9. Różnorodność biochemiczna	mała	wielka
10. Warstwowość	slabo uorganizowana	wysoko uorganizowana
11. Specjalizacja nisz	szeroka	wąska
12. Wielkość organizmów	mała	duża
13. Cykle życiowe	krótkie, proste	długie, złożone
14. Cykle mineralne	otwarte	zamknięte
15. Tempo wymiany składników pomiędzy środowiskiem a organizmami	szybkie	wolne
16. Rola detrytusu	mało istotna	ważna
17. Selekcja	typu „r”	typu „K”
18. Produkcja	ilościowa	jakościowa
19. Współżycie komponentów	nie rozwinięte	rozwinięte
20. Utrzymywanie składników pokarmowych	slabe	dobre
21. Stabilność	slaba	wysoka
22. Entropia	wysoka	niska
23. Pojemność informacyjna	mała	duża

liczby i intensywności stosunków antagonizacyjnych, a zwiększenie się liczby związków mutualistycznych. Ten proces możliwy jest jedynie w układach stabilnych (przewidywalne warunki środowiskowe) w dłuższym czasie niż trwanie jednego pokolenia. Na tym etapie możliwe jest także powstawanie nowych gatunków poprzez tworzenie się izolowanych populacji (mała dyspersyjność i przystosowanie się do wąskich nisz ekologicznych). Omawiany proces można nazwać ewolucją biocenozy, jako zjawisko nieco odmienne od sukcesji ekologicznej.

Rozwiązania dydaktyczne

Sukcesję jako zjawisko zmiany biocenozy w czasie można pokazać na modelu laboratoryjnym, (np. butelka z mlekiem, szkiełka mikroskopowa), w akwarium lub podczas wycieczek przyrodniczych pokazując różne fazy sukcesyjne (np. różne fazy zarastania jeziora, powstawania lasu itd.).

Sukcesja w butelce mleka

Pozostawiamy mleko w butelce, słoiku lub innym naczyniu. Obserwujemy wygląd mleka, zapach itp. Zmiany chemiczne i fizyczne mleka wynikają z działalności bakterii. W różnych etapach rozkładu mleka dominują inne grupy bakterii, które poprzez zmianę warunków środowiskowych (pH, rozkład substratu) umożliwiają rozwój innym grupom bakterii.

Obserwacja sukcesji na szkiełkach mikroskopowych

Do akwarium szkolnego lub naczynia z wodą ze stawu wkładamy po kilka szkiełek mikroskopowych. Co kilka dni wyjmujemy jedno szkiełko i pod mikroskopem obserwujemy, jakie glony, orzęski kolonijne i bezkręgowce (wrotki) osiedliły się na powierzchni. Szacujemy ich liczebność (masowo, bardzo dużo, dużo, średnio, mało, rzadko itp.). Obserwacje prowadzimy przez 3–4 tygodnie. Następnie porównujemy skład gatunkowy i liczebność gatunków (lub taksonów wyższych rangą) w różnych okresach zasiedlania szkiełek. Na tej podstawie rysujemy wykres zmiany liczebności poszczególnych grup organizmów

w zależności od czasu.

Powyższe rozwiązania dydaktyczne nie pokazują przyczyn sukcesji ani jej mechanizmów. Nie sugerują odpowiedzi na pytanie „dlaczego?”. Często przyczyniają się także do błędnego rozumienia sukcesji jako procesu „altruistycznego”, w którym jedne organizmy zmieniają środowisko (same przy tym ginąc), aby mogły osiedlić się inne. Uzupełnieniem doświadczeń mogą być gry dydaktyczne.

Gry dydaktyczne

Gry przeznaczone są głównie dla uczniów szkoły średniej lub kół zainteresowań w szkołach podstawowych i średnich. Moim zdaniem przed rozpoczęciem rozgrywek należy zapoznać uczniów z pytaniami i wątpliwościami, jakie nasuwa zjawisko sukcesji. Przede wszystkim trzeba postawić pytanie (bez jasnej odpowiedzi), dlaczego sukcesja zachodzi i jakie są jej mechanizmy. Można to zrobić poprzez wycieczkę przyrodniczą lub przeprowadzenie obserwacji sukcesji, lub krótki wykład.

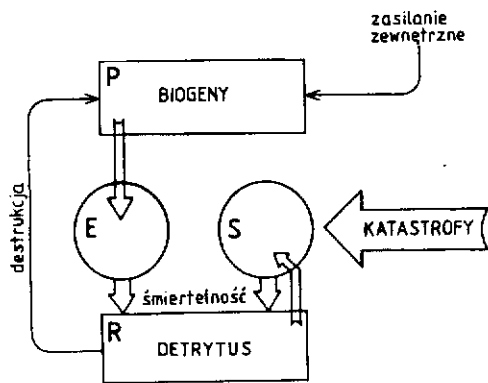
Drugim etapem będzie przeprowadzenie rozgrywek. Dla zwiększenia samodyscypliny i zaangażowania emocjonalnego konieczne jest nagradzanie zwycięzców oceną albo innymi nagrodami.

SUKCESJA I

Pierwsza proponowana gra oparta jest na prostym modelu sukcesji, składającym się z dwu gatunków oraz puli zasobów w postaci łatwo dostępnej (dla roślin będą to proste związki mineralne) i trudno dostępnej (zmagazynowanej np. w detrytusie), (ryc. 1).

Do gry potrzebne będą koraliki lub nasiona grochu, fasoli, pestki wiśni itp. w dużej ilości. Zamiast koralików można posłużyć się długopisem i kartką, zapisując punkty w rubrykach tabeli. Ten sposób jest jednak trudniejszy ze względu na większą abstrakcję i znacznie tu łatwiej o pomyłki arytmetyczne.

W grze biorą udział zespoły dwuosobowe. Każdy z uczniów reprezentuje inny gatunek. Jeden jest gatunkiem eurybiotycznym (E), charakteryzującym się dużą śmiertelnością, dużą rozrodczością i szybkim tempem wzrostu. Drugi uczeń z pary jest gatunkiem



Ryc. 1. Model sukcesji wykorzystany do gry (objaśnienia w tekście)

stenobiotycznym (S). Rozrodczość, śmiertelność, zasilanie w związki mineralne osobników swego gatunku każdy z graczy oblicza zgodnie z poniższym schematem:

E: zasilanie – tylko z puli P (wolne związki mineralne), rozrodczość – 10-krotna liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus dziesięć oczek w każdej kolejce.

S: zasilanie – tylko z puli R (związki zdeponowane w detrytusie), rozrodczość – 2-krotna liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus jedno oczko w każdej kolejce.

Przebieg gry

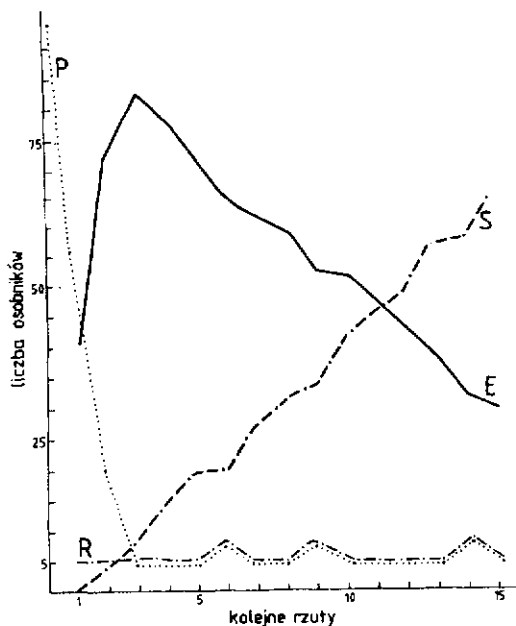
A. Warunki stabilne

Ta wersja gry odnosi się do warunków stabilnych, w których biocenoza nie podlega żadnym zakłóceniom. Każda para otrzymuje cztery pudełka. Jedno oznacza P (wolne związki mineralne), drugie R (detrytus), trzecie S (stenobiont) i ostatnie E (eurybiont). Potrzebna też będzie kostka do gry, 100 nasion grochu (koralików itp.) oraz kartka i ołówek.

Na początku wszystkie oczka (koraliki) znajdują się w pudełku P. Gracze po kolei rzucają kostką. Na podstawie wyrzuconych oczek oraz charakterystyk swego gatunku przekładają koraliki do swoich pudełek. Symbolizuje to wzrost biomasy (lub liczebności osobników). Każdy z graczy może pobierać koraliki tylko ze swego źródła zasilania. I tak, w pierwszej kolejce gracz S nie może nic wziąć, niezależnie od tego, ile oczek wyrzucił.

Następnie gracze obliczają śmiertelność, a obumierającą biomasę (odpowiednią liczbę koralików) przenoszą do puli R. Na końcu połowę koralików z puli R przenoszą do puli P (symbolizuje to proces mineralizacji przez reducentów). Aktualny stan (liczbę) koralików we wszystkich pudełkach (pulach) zapisują w tabeli. Gracze przystępują do następnej kolejki.

Po 15 kolejkach należy sprawdzić, kto jest zwycięzcą. Zwycięża gatunek o większej biomasy populacji (liczbie posiadanych koralików). Po zakończeniu gry uczniowie przedstawiają na wykresie kształtowanie się biomasy (liczebności) gatunków oraz zasobów (P,R). Kolejki symbolizują upływający czas, np. lata (ryc. 2).



Ryc. 2. Przykładowy przebieg gry, warunki stabilne

Cała klasa porównuje swoje wyniki, wspólnie je interpretuje i wyciąga wnioski. Odpowiada na pytanie, co wpływa na liczebność każdego gatunku.

B. Warunki niestabilne

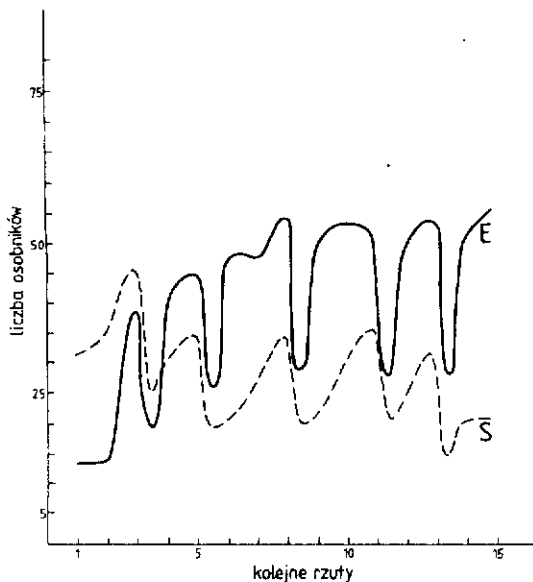
W następnej rozgrywce (może być ona kontynuacją poprzedniej rozgrywki) modyfikujemy zasady gry. Co trzecią kolejkę następować będzie katastrofa (czynnik zaburzający). Po obliczeniu śmiertelności tak jak w poprzedniej rozgrywce, dodatkowo każdy

gatunek traci w wyniku zaistniałej katastrofy po 50% swojej liczebności (biomasy). Wszystkie punkty (oczek) przenoszone są do puli R.

Po 15 kolejkach należy ustalić zwycięzcę i wykreślić przebieg gry z zaznaczeniem katastrof (ryc. 3), porównać uzyskane wyniki i wyciągnąć wnioski. Trzeba pamiętać, że w każdej grze na efekty wpływ mają procesy losowe (rzuty kostką).

C. Dopyływ związków mineralnych

W tym wariantcie należy zmodyfikować zasady gry następująco (w odniesieniu do

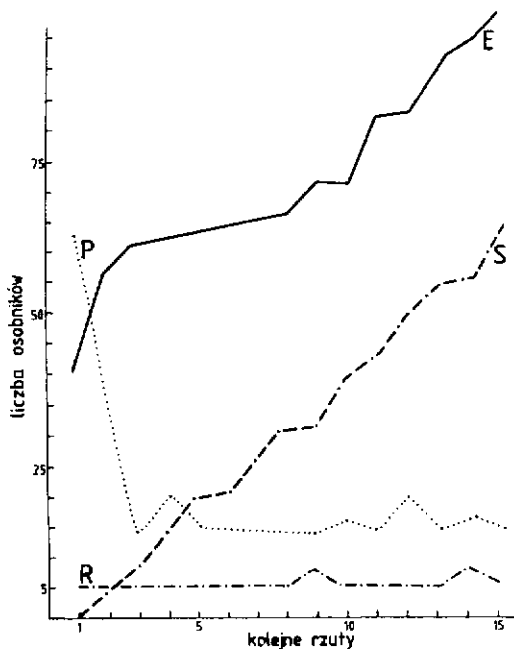


Ryc. 3. Przykładowa kontynuacja gry w warunkach cyklicznych katastrof

pierwszej wersji – warunki stabilne): W każdej kolejce dodawać do puli P po dziesięć nowych koralików (potrzebna będzie większa liczba koralików). Po 10–15 kolejkach należy ustalić zwycięzcę, wykreślić przebieg gry na wykresie (ryc. 4) i zinterpretować wyniki.

Na zakończenie uczniowie powinni porównać sytuację z trzech proponowanych rozgrywek i odpowiedzieć na pytania: W jakich warunkach gatunek E i gatunek S mają szansę sukcesu i zwycięstwa? Jakimi cechami powinny odznaczać się gatunki wczesnych stadiów sukcesyjnych a jakimi gatunki późnych stadiów sukcesyjnych (uwzględniając fizjologiczne mechanizmy fotosyntezy, wielkość roślin, liczbę potomstwa, konkurencyj-

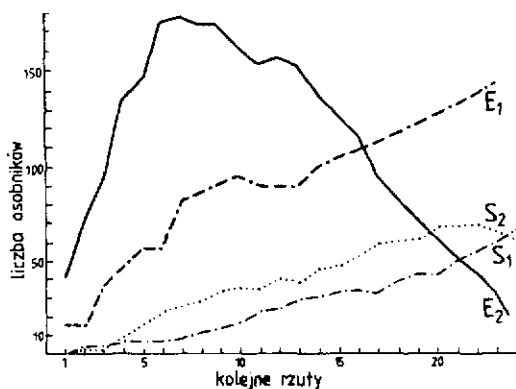
ność itd.)? Czym charakteryzuje się sukcesja w warunkach niestabilnych? Jak wpływa stałe zasilanie zewnętrzne biocenozy?



Ryc. 4. Przykładowy przebieg gry przy zasilaniu zewnętrznym (sukcesja allogeniczna)

SUKCESJA II

Proponowaną grę możemy przystosować do większej liczby graczy. Będzie to sytuacja bardziej zbliżona do warunków naturalnych, gdyż w biocenozach występuje zazwyczaj wiele różnych gatunków. W grze może uczestniczyć 4 graczy (ryc. 5):



Ryc. 5. Przykładowy przebieg gry dla czterech gatunków **83**

Gra dydaktyczna: właściwości roślin wczesno- i późnosukcesyjnych

Efektywność fotosyntezy: wysoki poziom wysycenia światelnego W	Efektywność fotosyntezy: niski poziom wysycenia światelnego P	Efektywność fotosyntezy: wysoki świetlny punkt kompensacyjny W
Efektywność fotosyntezy: niski świetlny punkt kompensacyjny P	Efektywność fotosyntezy: niska wydajność fotosyntezy przy słabym świetle W	Efektywność fotosyntezy: wysoka wydajność fotosyntezy przy słabym świetle P
Efektywność fotosyntezy: wysoka intensywność asymilacji W	Efektywność fotosyntezy: niska intensywność asymilacji P	Efektywność fotosyntezy: wysoka intensywność oddychania W
Efektywność fotosyntezy: niska intensywność oddychania P	Efektywność gospodarki wodnej: wysoka intensywność transpiracji W	Efektywność fotosyntezy: niska intensywność transpiracji P
Opór (dyfuzyjny) mezofilu: niski W	Opór (dyfuzyjny) mezofilu: wysoki P	Duża liczba nasion W
Mala liczba nasion P	Nasiona male W	Nasiona duże P
Duża odległość wysiewu W	Mala odległość wysiewu P	Mechanizmy dyspersyjne: wiatr, ptaki, nietoperze W
Mechanizmy dyspersyjne: siła ciężenia, ssaki P	Długa żywotność nasion W	Krótką żywotność nasion P
Powszechny spoczynek indukowany nasion W	Rzadki (?) spoczynek indukowany nasion P	Współczynnik wykorzystania zasobów: niski W
Współczynnik wykorzystania zasobów: wysoki P	Szybka reakcja na wzrost obfitości związków pokarmowych W	Powolna reakcja na wzrost obfitości związków pokarmowych P
Niski stosunek wielkości korzenia do pędu W	Wysoki stosunek wielkości korzenia do pędu P	Wielkość w wieku dojrzałym: mala W
Wielkość w wieku dojrzałym: duża P	Wytrzymałość (stabilność) strukturalna niska W	Wytrzymałość (stabilność) strukturalna wysoka P
Wysokie tempo wzrostu W	Niskie tempo wzrostu P	Maksymalna długość życia: niska W
Maksymalna długość życia: wysoka P	GATUNKI WCZESNO- SUKCESYJNE W	GATUNKI PÓŹNOSUKCESYJNE P

S_1 – zasilanie z puli R, rozrodczość – liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus jedno oczko w każdej kolejce.

S_2 – zasilanie z puli R, rozrodczość – 2-

krotna liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus dwa w każdej kolejce.

E_1 – zasilanie z puli P, rozrodczość –

ciąg dalszy na s. 85

5-krotna liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus 5 oczek w każdej kolejce.

E_2 – zasilanie z puli P, rozrodczość – 10-krotna liczba wyrzuconych oczek, śmiertelność – minus 10 oczek w każdej kolejce.

Grę zaczynamy z pulą 200–300 oczek.

W proponowanej wersji występuje już bezpośrednia konkurencja o zasoby pokarmowe (S_1 z S_2 i E_1 z E_2). Konkurencję symbolizuje kolejność rzutu kostką, wcześniejszy rzut kostką (S_1 i S_2) oznacza wyższą konkurencyjność. Zasady i warunki gry można modyfikować zgodnie z grą „Sukcesja I” (warunki stabilne, niestabilne, zasilanie z zewnątrz). Można zmienić charakterystyki gatunków, modyfikując ich rozrodczość i śmiertelność, a także zasilanie (np. z P lub R jednocześnie).

SUKCESJA III – Sprawdzian

W celu sprawdzenia stopnia zrozumienia omawianego zagadnienia przeprowadzamy grę sprawdzającą. Wcześniej przygotowujemy karty do gry (wg tabeli 4). Jeżeli zostawimy znaczniki (W, P) informujące o charakterze gatunku, to gra będzie miała charakter edukacyjny. Jeżeli zlikwidujemy znaczniki, wtedy będzie miała charakter kontrolny.

Wersja edukacyjna. Uczniowie grają parami (lub zespołami). Każdy wybiera jedną grupę roślin (wczesnosukcesyjne lub późnosukcesyjne). Karty kładziemy na jednym stosiku koszulkami do góry. Uczniowie po kolei wyciągają karty. Jeżeli cecha na karcie należy do roślin, które wybrał dany uczeń, to może ją wziąć, musi jednakże uzasadnić i wytłumaczyć, dlaczego ta właśnie cecha odnosi się do roślin wczesnosukcesyj-

nych (lub późnosukcesyjnych). Sędzią może być wcześniej wybrany inny uczeń lub nauczyciel. Nie wykorzystaną kartę odkłada się pod spód stosika kart. Grę należy prowadzić albo do wybrania wszystkich kart, albo przez z góry określony czas. W drugim przypadku zwycięzcą jest ten, który odłożył na swoją kupkę większą liczbę kart.

Wersja kontrolna. Uczniowie na przemian pobierają karty. Każdą kartę mogą odłożyć na swoją kupkę (wtedy, gdy ich zdaniem odpowiada to gatunkom roślin, które wybrali) lub włożyć pod spód stosika kart. Grę kontynuujemy przez z góry określony czas. Nie wszystkie karty muszą być przez uczniów odłożone na swoje kupki. Za każdą poprawnie wybraną kartę (cechę) przyznajemy jeden punkt. Za każdą błędnie wybraną odejmujemy jeden punkt. Ustalamy zwycięzcę w parach oraz w klasie.

Poszczególne rozgrywki można przeprowadzić na kilku kolejnych lekcjach, traktując je jako przerywniki. Przy takim wariacie grę należy rozpocząć znacznie wcześniej, niż planujemy zrealizować na lekcji temat sukcesji ekologicznej. Na zakończenie można przewidzieć sprawdzian.

Dla potrzeb zajęć w kole zainteresowań możemy zaproponować uczniom samodzielne modelowanie sukcesji: zmienianie charakterystyk i liczby gatunków, zmienianie warunków przebiegu sukcesji (regul gry).

PIŚMIENNICTWO

Brzeziński B. – *Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu*. „Wiadomości Ekologiczne” 36/1990

Collier B.D., Cox G.W., Jonson A.W., Miller P.C. – *Ekologia dynamiczna*. Rozdział 7: *Zmiany zachodzące w biocenozach*. Warszawa 1978, PWRiL

Odum E.P. – *Podstawy ekologii*. Rozdział 9: *Rozwój i ewolucja ekosystemu*. Warszawa 1982, PWRiL