

# KRAJOBRAZ EKOLOGICZNY

Materiały z II Konferencji zorganizowanej  
przez Katedrę Ochrony Środowiska WSP  
w Bydgoszczy. Sucha koło Klonowa,  
28 – 30 listopada 1991r.

Redaktor

JÓZEF BANASZAK



BYDGOSZCZ 1993

Dr Stanisław Czachorowski  
KATEDRA PEDAGOGIKI  
UL. KAMIONOWA 10  
85-795 BYDGOSZCZ

16, 17

# Rola siedlisk stabilnych i niestabilnych w krajobrazie ekologicznym

Stanisław Czachorowski  
Wstęp

Nie wnikając głębiej w istotę krajobrazu ekologicznego (terytorialny kompleks przyrodniczy czy poziom organizacji) można zauważyć jego niejednorodność. Na krajobraz składają się różne komponenty, różne ekosystemy sensu lato. Jedną z cech tych komponentów jest ich różna trwałość w czasie i stabilność oddziaływania czynników zewnętrznych (stresujących, wyniszczających, ograniczających).

Tę stabilność i niestabilność można rozpatrywać w różnej skali czasowej: dobowej, sezonowej, rocznej, wieloletniej i geologicznej. Dla potrzeb niniejszego wywodu stabilność i niestabilność środowiska i siedliska rozpatrywana będzie w kontekście zdolności adaptacyjnych organizmów, zarówno w ontogenezie jak i fitogenezie.

Jako przykład siedlisk (ekosystemów) niestabilnych można wymienić drobne zbiorniki astatyczne, drobne zbiorniki wodne, litoral jeziora, siedliska rozproszone (np. koprolity), a także jeziora (w skali geologicznej i możliwości powstawania gatunków). Do siedlisk bardziej stabilnych można zaliczyć profundal jeziora, strefę rhytronu, długowieczne jeziora, zbiorowiska klimaksowe.

Wydaje się, że istotną rolę stanowi także powtarzalność

zmian, ich cykliczność. Jeżeli dany ekosystem lub siedlisko podlega pewnym sezonowym zmianom, lecz zmiany te są stale podobne i są "przewidywane", to należałoby mówić o siedlisku stabilnym. Niestabilność, astatyzm w dużym stopniu odnosi się do nieprzewidywalności zmian i ich acykliczności.

#### Drobne zbiorniki wodne

Siedliska niestabilne zostaną omówione na przykładzie drobnych zbiorników wodnych, wśród których można wyróżnić zbiorniki bardziej niestabilne (zbiorniki okresowe) i mniej niestabilne (trwale zbiorniki).

Drobne zbiorniki wodne można porównać do wysp na "oceanie" łądu. Niektóre są całkowicie izolowane od innych zbiorników wodnych, inne łączą się z wodami rzeczными lub jeziornymi w okresie wyjątkowo dużych stanów wód (powódzie) zdarzających się co kilka, kilkanaście lub kilkadziesiąt lat. Niektóre zbiorniki rokrocznie łączą się z wodami rzeczными (zbiorniki dolinne, znajdujące się w terasie zalewowej) lub łączą się z innymi wodami poprzez rowy i strumyki.

W badaniach nad makrobentosem drobnych zbiorników okazało się, że liczba gatunków zwierząt migrujących wyłącznie drogą wodną spada wraz ze wzrostem stopnia izolowania zbiornika i jego odległością od innych wód. Takiej prawidłowości nie stwierdzono dla owadów aktywnie migrujących drogą powietrzną w stadium imago. Stwierdzono także, że liczba gatunków uzależniona jest od wielkości zbiorników i ich wewnętrznego zróżnicowania. Sporadycznie zdarzające

się niesprzyjające warunki (lata bardziej wilgotne i bardziej suche, mroźniejsze zimy itp.) powodowały giniecie gatunków już zasiedlających pojedyncze zbiorniki (Czachorowski i Szczepańska, w druku).

Dla wyjaśnienia stwierdzonych zależności zaproponowano model wyspy ekologicznej (Rys. 1). Na skład gatunkowy danego zbiornika w jednym sezonie eliminacyjny wpływ mają niesprzyjające warunki środowiskowe (D) wyniszczające część fauny (imigranci, zaaklimatyzowani imigranci poprzednich sezonów). Na odbudowę gatunkową takiego niestabilnego układu wpływ mają gatunki, które przetrwały z poprzedniego sezonu (A) oraz gatunki migrujące drogą powietrzną (B) lub wodną (C).

Obok stopnia izolowania istotny dla funkcjonowania drobnych zbiorników jest czas trwania w ciągu roku. Niektóre zbiorniki można uznać za trwałe, inne za okresowo wysychające, inne zaś za okresowe (faza wodna jedynie przez niewielki okres czasu). Zbiorniki takie zasiedlają gatunki zaadaptowane do okresowego wysychania (krótki i szybki cykl rozwoju oraz okresowa diapauza w stadium jaja, larwy bądź imago). Stwierdzono, że w zbiornikach najbardziej krótkotrwałych występuje więcej gatunków obligatoryjnie przystosowanych do wód astatycznych, natomiast w zbiornikach trwalszych znacznie więcej jest gatunków wymagających do rozwoju trwałości fazy wodnej (Williams 1987).

Drobne zbiorniki ze względu na niewielkie rozmiary i dużą podatność na wpływy zewnętrzne, w tym także na okresowe wahania klimatyczne i mikroklimatyczne, mogą zmieniać sto-

pień swojej rocznej astatyczności. W latach wilgotniejszych zmieniając się w okresowo zanikające lub trwałe, w latach suchszych zbiorniki trwałe stają się bardziej okresowe (Czachorowski i Szczepańska, w druku). Taki astatyzm i następowanie po sobie różnych katastrof wyniszczających za każdym razem inne grupy gatunków powoduje, że drobne zbiorniki są corocznie kolonizowane przez nowe gatunki a ich skład gatunkowy corocznie jest nieco inny. Mogą być więc traktowane jako wyspy ekologiczne w wymiarze przestrzeni i czasu (Williams 1987).

Wszystkie drobne zbiorniki wodne, niezależnie od ich trwałości w skali jednego roku, w większości zasiedla fauna eurotypowa o szerokich zasięgach geograficznych i stosunkowo dużej migracyjności. Wynika to przede wszystkim z faktu ich krótkotrwałości w stosunku do trwania gatunków i możliwości specjacji. Odnosi się to nawet do jezior.

W przypadku jezior zauważa się, że siedliska litoralne są bardziej astatyczne niż profundalne. Dla larw chrząszczyków można zaproponować model przestrzennego rozmieszczenia zgrupowań właśnie w oparciu o wzrastający astatyzm (lub stabilność) siedlisk i przystosowania gatunków do niego (Rys. 2) (Czachorowski, dane nie publikowane). Analizując występujące zgrupowania zauważa się że zgrupowania drobnych ziorników (trwałych i okresowych) można uszeregować na przedłużeniu zgrupowań jeziornych w kierunku większego astatyzmu.

W długowiecznych tektonicznych jeziorach Afryki lub w Bajkale obserwuje się występowanie bardzo dużej liczby lo-

kalnych endemitów. Powstały one z gatunków okolicznych wód, które wniknęły do jeziora i przystosowywały się do licznych i nowych rodzajów siedlisk, nie występujących w okolicznych wodach (zwłaszcza strefy profundalowe i pelagialowe). W wyniku radiacji adaptacyjnej z pojedynczych gatunków powstały grupy pokrewnych gatunków zajmujących różne nisze i siedliska (Abrosova 1987).

W siedliskach stosunkowo stabilnych takich jak strefa rhytonu w Europie stwierdzono występowanie bardzo wielu endemitów w odróżnieniu od bardziej astatycznej strefy potamonu czy limnalu (Illies 1978).

Komponenty krajobrazu ekologicznego można potraktować jako wyspy ekologiczne, nie wnikając szczegółowo w ich hierarchiczny charakter: czy są ekosystemami, czy tylko strukturalnymi fragmentami ekosystemów. Cechy komponentów stabilnych i niestabilnych zebrane zostały w Tabeli 1.

#### Wczesne i późne etapy 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 za-

adoptowane do siedlisk stabilniejszych (zob. Tabela 2).

Wśród nowszych koncepcji sukcesji roślin pojawiły się także modele wyjaśniające prawidłowości sukcesji w oparciu o zgodności pomiędzy przestrzennymi sekwencjami roślinności kształtującymi się pod wpływem czynników stresujących (niesprzyjające warunki środowiska, czynniki eliminujące) oraz wczesnymi i późniejszymi etapami sukcesji (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 diapor.

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 (tabela II).

Sukcesja może być także rozpatrywana pod kątem tworzenia przez organizmy żywe nowych warunków siedliskowych i troficznych oraz umożliwianie migracji oraz zasiedlania in-

nych 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.

Dwa powyższe punkty widzenia sprawdzają się do rozpatrywania sukcesji jako zmian gatunkowych w gradiencie zmian środowiskowych (zmiany w przestrzeni lub czasie). W takim znaczeniu można założyć niezmienną preferencję ekologicznych gatunków.

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

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

W miarę pojawiania się nowych gatunków charakterystycznych dla siedlisk stabilnych wzrasta presja biocenozy na pojawiających się imigrantów, w znacznej mierze uniemożli-



wiając im osiedlenie się. Dotyczy to zwłaszcza gatunków 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 zwiększą 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).

Jeżeli dana wyspa ekologiczna jest stabilna w dużym okresie (geologicznym) i jednocześnie jest stosunkowo odizolowana od innych wysp ekologicznych o podobnym charakterze, w miejsce imigracji gatunków wyspecjalizowanych mogą powstawać nowe gatunki. Specjacja z gatunków niewyspecjalizowanych polegająca na zaadaptowaniu się do nowych siedlisk i nisz możliwa jest tylko wtedy, gdy są wolne stabilne siedliska (brak migrantów) i czas trwania jest dłuższy niż możliwość utrwalenia się mutacji genetycznych). W taki sposób powstają endemity w długowiecznych jeziorach (np. Bajkał) lub powstawały w fitogenezie liczne grupy gatunków. Można przypuszczać, że w taki sposób nastąpiła radiacja adaptacyjna płazów oraz owadów uskrzydłych.

Wyspy ekologiczne jako komponent krajobrazu

Rola siedlisk (ekosystemów, komponentów krajobrazo-

wych) stabilnych i niestabilnych w krajobrazie wynika z ich wspólnego i jednoczesnego funkcjonowania w zintegrowanym krajobrazie. O ile pojedynczy ekosystem (sensu lato) może znajdować się tylko w jednym stanie stabilności, o tyle w krajobrazie ekologicznym funkcjonują obok siebie ekosystemy o różnym stopniu stabilności. W krajobrazie sąsiadują ze sobą siedliska i ekosystemy tych dwóch alternatywnych i przeciwstawnych stanów stabilności z jednoczesnym dopełnianiem i uzupełnianiem pełnionych funkcji ekologicznych.

Jeżeli rozpatrywać krajobraz bez uwzględnienia czynnika czasowego to jednoczesne współistnienie tych dwóch różnych typów układów (oraz układów o przejściowym charakterze stabilności) umożliwia współbytovanie w jednym krajobrazie gatunków o przeciwstawnych cyklach rozwojowych, o strategiach życiowych. Współistnienie w krajobrazie gatunków o różnych i alternatywnych strategiach umożliwia "regenerację" ekosystemów krajobrazu po różnorodnych katastrofach i zaburzeniach.

Siedliska (ekosystemy sensu lato, komponenty krajobrazowe) niestabilne są donorowymi wyspami ekologicznymi dla gatunków niewyspecjalizowanych, dużej dyspersyjności i dużych potencjalnych możliwościach adaptacyjnych (zob. Tabela 1.) Są wyspami początkowych stadiów sukcesyjnych i miejscem zachodzenia ewolucji punktowej. W ewolucyjnym sensie są refugiami (magazynami) niewyspecjalizowanych gatunków mogących podlegać szerokim radiacjom adaptacyjnym.

Siedliska (ekosystemy) stabilne są donorowanymi wyspami

-ekologicznymi dla gatunków wyspecjalizowanych o wąskich i sprecyzowanych preferencjach ekologicznych, są miejscem kształtowania się ściślejszych związków pomiędzy gatunkami (mutualizm). Stanowią także końcowe i ustabilizowane stadia sukcesyjne oraz są miejscem zachodzenia ewolucji gradualistycznej i doboru stabilizującego (Tabela 1).

Poprzez zjawisko sukcesji (stabilizacja) oraz cofania się sukcesji (astatyzacja) pod wpływem katastrof (o różnej skali) oba alternatywne typy siedlisk (ekosystemów) mogą przechodzić jeden w drugi (Rys. 3).

Siedliska stabilne są komponentami zwiększającymi wewnętrzne zróżnicowanie i wyodrębnienie ekosystemu z otoczenia, zaś niestabilne wpływają na integrowanie ekosystemów w ramach krajobrazu (poprzez migracje i rozprzestrzenianie się gatunków dyspersyjnych).

## Piśmiennictwo

Abrosov V. N., 1987. O vidobrozobanii v ozerach. Wyd.

Nauka, Moskwa, 66 str.

Bruton M. N., 1989. Alternative life-history styles of

animals. Kluwer Acad. Pub., Dordrecht-Boston-London, 616

pp.

Brzeziecki B., 1990. Sukcesja roślinności: w poszuki-

waniu ogólnego modelu. Wiad. ekol., 36: 3-19

Czachorowski S., W. Szczepańska, w druku Small tasta-

tic pools in the vicinity of Mikołajki and their fauna of

Trichoptera. Pol. Arch. hydrobiol. (1991)

Illies J. (ed.), 1978. Limnofauna Europaea. Gustav

Fisher Verlag, Stuttgart - New York, Swets & Zeitlinger B.

V., Amsterdam, 532 pp.

Odum E. P., 1982. Podstawy ekologii. PWRiL, Warszawa,

wyd. III, 66 str.

Richards B. N. 1979. Wstęp do ekologii gleby. PWN,

Warszawa, 326 str.

Szujecki A., 1980. Ekologia owadów leśnych. PWN, War-

szawa, 603 str.

Williams D. D., 1987. The ecology of temporary waters.

Croom Helm, London-Sydney, Timber Press, Portland, Oregon,

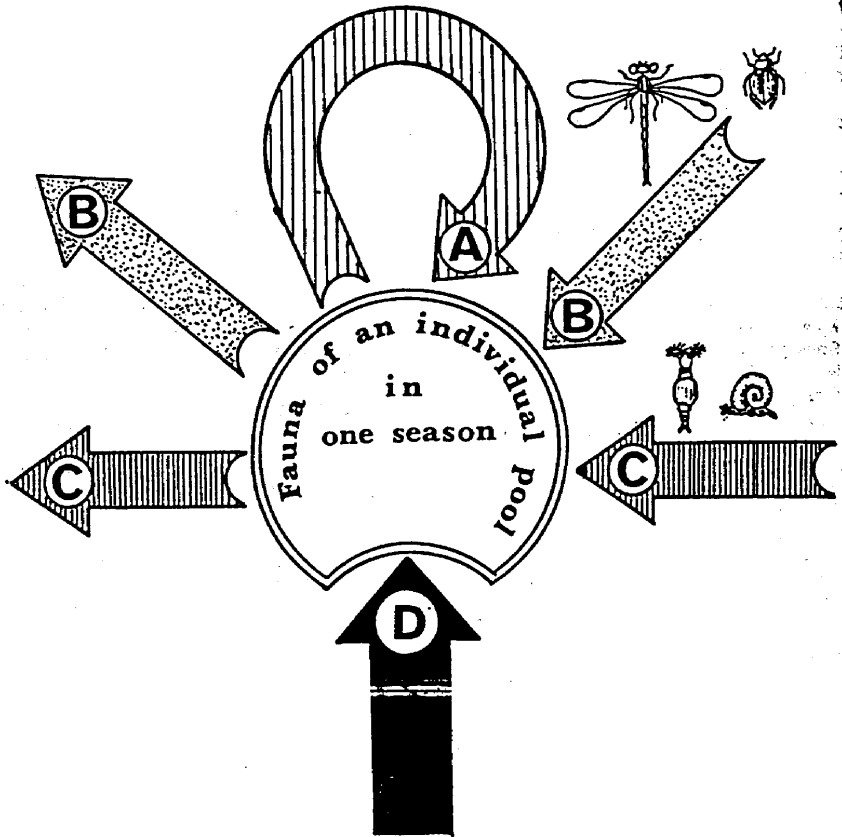
205 pp.

Tabela 1. Zestawienie cech towarzyszących siedliskom stabilnym (przewidywalne środowisko) i niestabilnym (środowisko nieprzewidywalne) (wg. Brutona 1989).

Cechy organizmów	środowisko	
	nieprzewidywalne	przewidywalne
roźnorodność gatunkowa	niska	wysoka
zróżnicowanie form życiowych	?wysoka	?niska
dziedziczone 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 nisz	?szerokie	?wąskie
nasylenie gatunków	niskie	wysokie
Cechy środowiska		
bezwładność	niska	wysoka
elastyczność	wysoka	niska
amplitudy	duże	niskie
dynamika posiadania	silna	delikatna
dojrzałość	niska	wysoka

Tablica 2. Porównanie cech ekosystemów (śledzisk) wczesnych (niestabilne) i późnych (stabilne) stadiów sukcesyjnych (wg Oduma 1982).

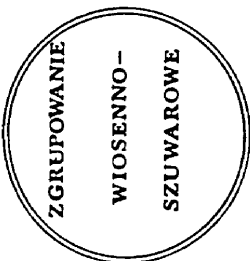
cechy ekosystemu	stadia rozwojowe	stadia dojrzałe
Produkcja brutto(P/R)	>1 lub <1	= 1
stosunek produkcji pierwotnej do biomasy	wysoki	niski
stosunek biomasy zakumulowana do przepływu energii	niski	wysoki
produkcja pierwotna netto	wysoka	niska
łańcuchy pokarmowe	linearne	sieciowe
Całkowita materia organiczna	przez spasanie	przez detrytus
Mineralne składniki pokarm.	mała	duża
Różnorodność gatunkowa	ekstrabiotyczne	intrabiotyczne
Różnorodność biochemiczna	mała	wielka
Warstwowość	mała	wielka
Specjalizacja nisze	słabo uorganizowana	wysoko uorg.
Wielkość organizmów	szeroka	wąska
Cykle życiowe	mała	duża
Cykla mineralne	krótkie, proste	długie, złożone
Tempo wymiany składników pomiędzy środowiskiem a organizmami	otwarte	zamknięte
Rola detrytusu	szybkie	wolne
Selekcja	mało istotna	ważna
Produkcja	typu "r"	typu "K"
Współżycie komponentów	ilościowa	jakościowa
Utrzymywanie skład. pok.	nie rozwinięte	rozwinięte
Stabilność	słabe	dobre
Entropia	słaba	wysoka
Pojemność informacyjna	wysoka	niska
	mała	duża



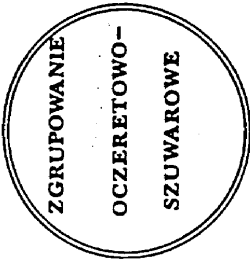
Rys. 1. Model małego zbiornika wodnego jako wyspy ekologicznej (opis w tekście)



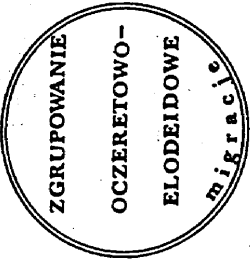
Grammatulins,  
Limnephilus gilvipes,  
L. auricella, L. vittatus



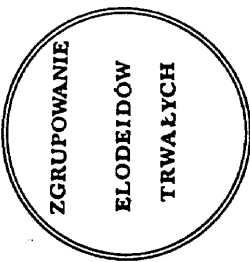
Anobelia, Limnephilus pallius,  
L. flavicornis, L. rhombicus,  
L. macromeris, L. declivus,  
L. lenatus, L. nigricornis, L. borealis



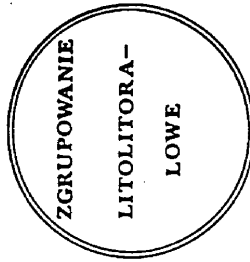
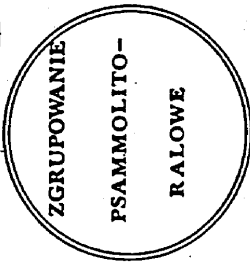
Phryganea, Agrapta  
Trichoptera bicolor,  
Atherixes stertilis



Mystacides longicornis,  
M. nigri, Oecetis,  
Orthotrichia



Melania septentia,  
Tineodes weaveri,  
Limnephilus fasciicornis,  
Mystacides azarata, Cracina,  
Atherixes cinerea



Genus pilosa  
Polycentrages flavomaculatus

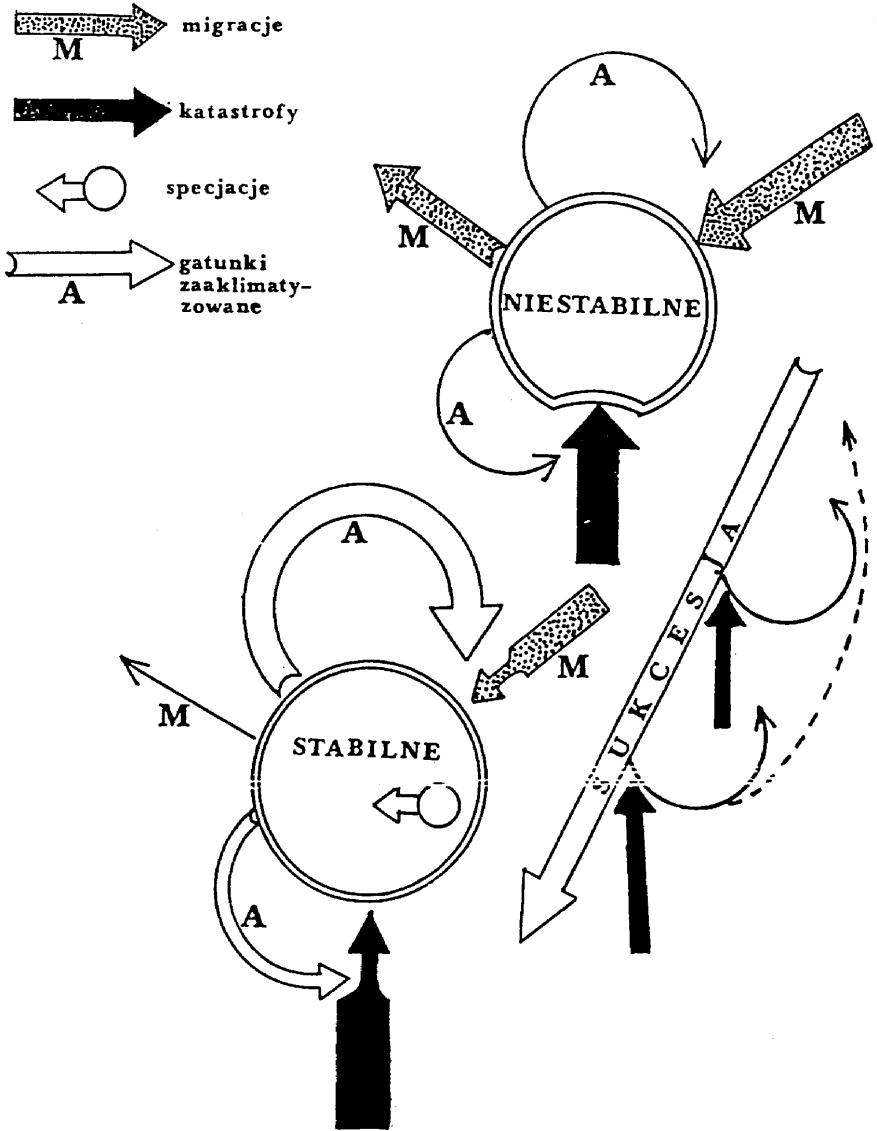


TROFIA

Cypris, Holocentropus,  
Oxyethia  
Leptaceros lineiformis

Rys. 2. Model rozmieszczenia grupowań larw Trichoptera w jeziorze.





Rys. 3. Model sukcesji wysp ekologicznych (opis w tekście).

The role of stable and unstable habitats  
in an ecological landscape.

Stanisław Czachorowski

Summary

Not going deep in the essence of an ecological landscape (territorial natural complex or organization level of ecological systems) one can notice its heterogeneity. The landscape includes many components and various ecosystems *sensu lato*. One of the traits of these components is their different stability in time.

Unstable habitats (or more generally - ecosystems) were examined based on the small water bodies of various degrees of astaticity and isolation from other surface waters. A model of a small body is proposed (fig. 1).

Species composition of given body in one season is adversely affected by unfavourable environmental conditions (fig. 1 D) destroying (killing) some parts of fauna. Species restoring in such unstable systems are influenced by species that survived from the previous season (A) and species migrating by air (B) or water (C).

As example of relatively stable habitats, the rithron zone and lakes are shown. With regard to lakes, a scheme of groupings of *Trichoptera* larvae arranged in a set of groupings with increasing astatism is presented (fig. 2).

The components of a heterogenous ecological landscape may be examined as specific ecological islets. The traits of stable and unstable components are presented in table 1 and 2.

The phenomenon of ecological succession can be also examined from the point of view of the capability of species to colonize newly originating habitats (free spaces) which can also be considered as ecological islands (islets). In the course of so understood succession the main role play two mechanisms: the mechanism of colonization of free habitats and the mechanism allowing species survive conditions of immigration of other species.

For the purpose of succession in favourable and stable conditions, "unstable" biocenoses (of early succession) change into "stable" (of late succession) ones. As the effect of various catastrophies, biocenoses may remain at the stage of unstability (early stages of succession) or "stable" biocenoses change into "unstable" ones (fig. 3).

The stable habitats are the components that increase internal diversity and separation of an ecosystem from the environment and unstable habitats influence integrating of ecosystems within the landscape.