

WPLYW NIECIĄGŁOŚCI KRAJOBRAZU NA LICZBĘ I LICZEBNOŚĆ GATUNKÓW
– MODEL SYMULACYJNY

INFLUENCE OF LANDSCAPE DISCONTINUITY ON THE AMOUNT AND NUMBERS OF SPECIES – A SIMULATION MODEL

Synopsis. On the basis on simulation model there have been analysed problems of the effect on environment heterogeneity, both in spatial and temporal aspect, on the amount and numbers of species occurrence. Moreover, the effect of spatial heterogeneity on disturbances in the occurrence of species of different strategy has been analysed. During simulation a two-species model has been applied, then a model with ten species, and in the final stage – a model with ten separate "ecological areas". The expansion proceeded through multiplication and gradual taking into consideration the conditions and parameters.

Key words: ecological modelling, ecological areas, landscape discontinuity.

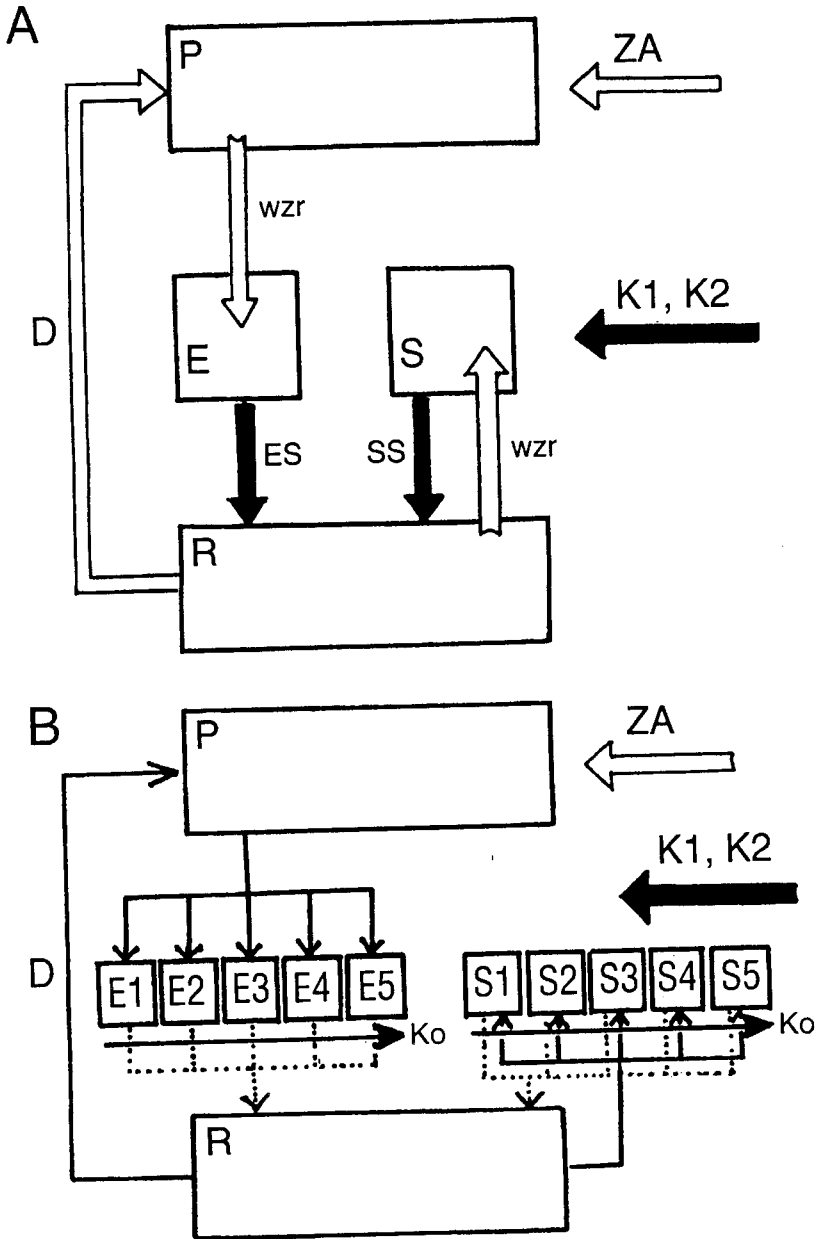
WSTĘP

W ekologii krajobrazu dużo miejsca zajmuje problem znaczenia heterogenności (zarówno w aspekcie przestrzennym, jak i czasowym) środowiska dla występowania gatunków. Ożywioną dyskusję wywołują zwłaszcza pojęcia barier i korytarzy. I daleko jeszcze chyba do jednoznacznych rozstrzygnięć.

Uzupełnieniem prowadzonych w krajobrazie badań empirycznych (które z konieczności wymagają długich lat obserwacji) mogą być symulacje. Wykorzystanie komputerów pozwala na posługiwanie się nawet złożonymi modelami oraz umożliwia śledzenie symulowanej sukcesji w długich okresach.

Model symulacyjny z konieczności zawsze jest uproszczeniem rzeczywistości przyrodniczej. Pozwala jednak na dostrzeżenie logicznych konsekwencji przyjętych założeń i mechanizmów funkcjonowania w dłuższych okresach. Mimo uproszczenia pozwala zweryfikować uogólnienia powstające na drodze analizy danych obserwacyjnych oraz w sposób precyzyjny i obiektywny sprawdzić, co wynika z przyjętych założeń.

Celem niniejszej pracy jest przedstawienie wyników symulacji sukcesji (rozumianej jako zmiana biocenozy w czasie) w warunkach nieciągłego środowiska oraz próba odpowiedzi na pytanie, jaki jest wpływ heterogenności przestrzennej krajobrazu oraz zaburzeń na występowanie gatunków o różnych strategiach.



Ryc. 1. Schemat modelu sukcesji w jednorodnym środowisku, A – model dwugatunkowy, wzrost biomasy, B – model dziesięciogatunkowy, Ko – malejąca konkurencyjność gatunków (pozostałe oznaczenia w tekście)

A scheme of succession model in homogeneous environment, A – two-species model, biomass increase, B – ten-species model, Ko – decreasing competitiveness of species (other denotations in the text)

OPIS MODELU

Model powstał dla zobrazowania niektórych mechanizmów sukcesji, w dużej części został zainspirowany opracowaniem Brzezieckiego (1990). Zakłada: istnienie wyodrębniających się „wysp” (zasobów, płatów, luk itp., por. Shugart 1984; Chmielewski 1988; Allen i Hoekstra 1992; Czachorowski 1993b); istnienie gatunków o różnych strategiach (oportuniści, specjaliści; Bruton 1989; Brzeziecki 1990; Czachorowski 1993a); istnienie pewnego poziomu przypadkowości (nieokreśloności), zwłaszcza w zakresie rozrodczości i wzrostu biomasy gatunków.*

Symulację realizowano etapami. Najpierw w modelu dwugatunkowym (ryc. 1A), następnie w modelu z 10 gatunkami (ryc. 1B), a w końcu w modelu z dziesięcioma wyodrębniającymi się „wyspami” (ryc. 7). Rozbudowa modelu następowała przez multiplikację oraz stopniowe uwzględnianie dodatkowych warunków i parametrów.

SYMULACJE

1. Środowisko jednorodne

1.1. Model dwugatunkowy

Uwzględniono dwa sprzężone ze sobą źródła zasobów oraz konkurujące ze sobą dwie strategie (ryc. 1A), gdzie: P – wolne związki mineralne, łatwo dostępne w glebie (jakkolwiek zasoby dostępne dla oportunistów ekologicznych), R – związki mineralne zdeponowane w detrytusie (zasoby dostępne dla specjalistów), D – proces destrukcji, transformacji biogenów bez udziału analizowanych gatunków (wartości od 0 do 1), E – gatunek oportunistyczny („eurybiontyczny”), korzysta wyłącznie z zasobów P (ryc. 1A), EP – współczynnik rozrodczości, ES – śmiertelność (niezależna od zagęszczenia), S – specjalista (gatunek „stenobiontyczny”), korzysta wyłącznie z zasobów R, SP – współczynnik rozrodczości, SS – śmiertelność (niezależna od zagęszczenia). Wartości dobierano tak, aby EP zawsze było większe od SP oraz analogicznie ES od SS.

Przemieszczaniu pomiędzy elementami modelu (P, R, E, S) podlegają umowne jednostki biomasy wyrażane w liczbach naturalnych. W jednym cyklu (jednostka czasu umownego) obliczany jest wzrost „biomasy” obu gatunków. Współczynnik rozrodczości pomnożony przez wygenerowaną liczbę losową z przedziału od 1 do 6 (dla każdego gatunku osobno) daje wzrost potencjalny, który może być zrealizowany tylko wtedy, gdy analogiczna wartość umownej biomasy dostępna jest we właściwym dla danego gatunku źródle zasobów (P lub R). Następnie obliczano śmiertelność obu gatunków, a powstała w ten sposób „martwą materię organiczną” prze-

* Programy symulacyjne wykorzystane w niniejszej pracy zostały napisane w języku Basic i są przechowywane w Zakładzie Ekologii i Ochrony Środowiska WSP w Olsztynie.

mieszczano do puli R. W wyniku destrukcji część „biomasy” detrytusu z puli R przemieszczała się do puli P. Wartości biomasy wszystkich elementów systemu wyprowadzono jako cząstkowy stan biocenozy i przystępowano do następnego cyklu.

Wzrost umownej biomasy gatunków może być rozumiany jako wzrost liczby osobników lub wzrost wielkości osobników w populacji.

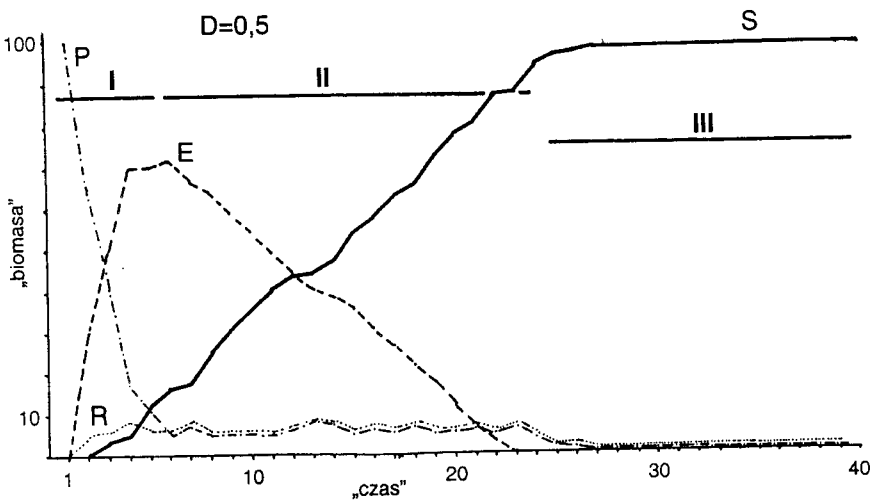
W kolejnych modyfikacjach modelu uwzględniono także: ZA – dopływ lub odpływ biogenów spoza układu, K1 – częstość katastrof, K2 – siła katastrof (od 0 – całkowita eliminacja do 1 – brak jakiejkolwiek dodatkowej śmiertelności) (ryc. 1).

W prezentowanym modelu dwugatunkowym, jak również z 10 gatunkami zakłada się, że zawsze występuje możliwość pojawienia się każdego gatunku, zawsze są jakieś propagule lub brak barier przed migracją z zewnątrz. Dlatego też o możliwości wzrostu gatunku nie decyduje jego wcześniejsza obecność w biocenozie („wyspie”).

Symulacje z reguły rozpoczynano od umiejscowienia całej biomasy umownej w puli P, co symulować miało sukcesję po dużym zaburzeniu lub sukcesję wtórną.

1.1.1. Sukcesja w warunkach stabilnych

Przebieg przykładowej symulacji sukcesji przedstawia ryc. 2. Zauważalne są trzy fazy: I – dużego poziomu zasobów w puli P i eksplozywnego przyrostu biomasy gatunku E, II – powolnego spadku biomasy E, powolnego wzrostu biomasy gatunku S, niskich zasobów w P i R, III – stałej i najwyższej biomasy S, braku gatunku E, bardzo niskich zasobów P i R. Ostatnią fazę możemy nazwać umownie „klimaksem”. Trzecia faza przypomina sytuację w lasach równikowych, w których większość materii i biogenów zmagazynowana jest w biomacie drzew.



Ryc. 2. Przykładowa symulacja sukcesji w warunkach stabilnych, model dwugatunkowy, I-III – fazy sukcesji (opis w tekście)

Exemplary simulation of succession in stable conditions, two-species model, I-III – succession stages (description in the text)

wprawy nieciągłości krajobrazu na liczbę i liczebność gatunków – model symulacyjny 105

Przez zmiany puli początkowej ($P=200, 500$ itd.) oraz wartości współczynnika destrukcji wykres nie ulega zasadniczym przeobrażeniom, zmieniają się tylko długości poszczególnych faz: całość „sukcesji” ulega wtedy spowolnieniu lub przyspieszeniu bądź też zwiększają się maksymalne wartości biomasy E i S.

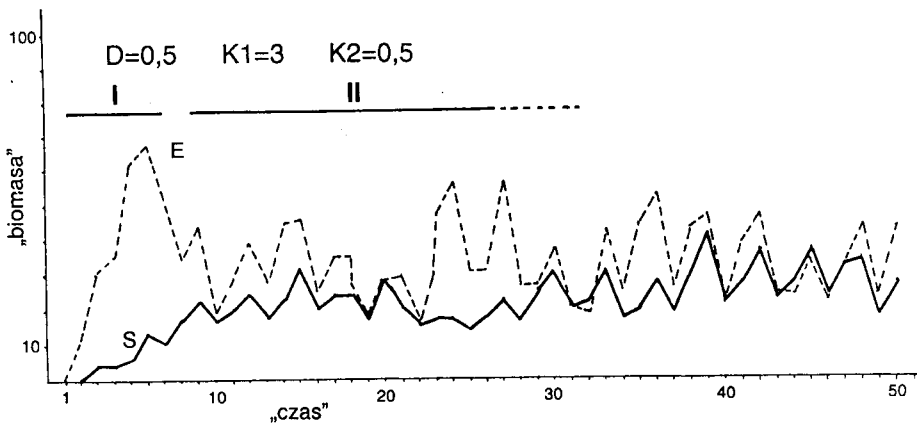
1.1.2. Sukcesja w warunkach niestabilnych

Powyższa symulacja zmodyfikowana była poprzez wprowadzenie dodatkowych elementów, powodujących zwiększanie śmiertelności obu gatunków. Modyfikowana była zarówno częstość katastrof ($K1$), jak i ich siła ($K2$).

Przy takich warunkach „niestabilnych” oba gatunki utrzymywały się w biocenozie, a ich biomasy umowne ulegały wahaniom (ryc. 3). W sukcesji można było wyróżnić dwie fazy: I – analogiczną do pierwszej fazy sukcesji w warunkach stabilnych oraz II – fazę „oscylującego klimaksu”. Przy pewnych wartościach $D, K1, K2$ oba gatunki utrzymywały podobną biomasę, a losowo na krótki okres (kilka kolejnych cykli) przewagę uzyskiwał raz jeden, raz drugi. Przy relatywnie większej niestabilności (częstsze lub silniejsze zaburzenia) wyraźną przewagę w biomacie uzyskiwał gatunek E.

Tak więc w warunkach stabilnych korzystniejsza była strategia specjalisty (S), zaś w warunkach niestabilnych lub tuż po zaburzeniu, katastrofie (I faza), korzystniejsza była strategia oportunisty (E).

Analizowana sytuacja przypomina warunki panujące w strefie umiarkowanej (zimy można traktować jako elementy zaburzeń), gdzie duża ilość biogenów znajduje się stale w glebie (wolne związki mineralne), a część zmagazynowana jest w biomacie organizmów. Podobne sytuacje obserwuje się w warunkach dużej antropopresji, np. w Sudetach duże zanieczyszczenia powietrza doprowadziły do wy-



Ryc. 3. Przykładowa symulacja sukcesji w warunkach niestabilnych, model dwugatunkowy, I – faza początkowa, II – faza „klimaksowa” (opis w tekście)
Exemplary simulation of succession in non-stable conditions, two-species model, I – preliminary phase, II – “climax” phase (description in the text)

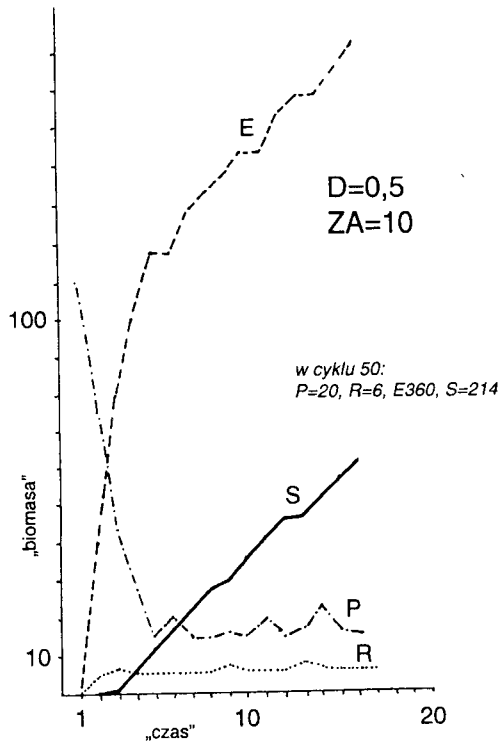
ginięcia lasów, a tereny skolonizowały byliny i trawy, które w stosunku do długowiecznych drzew realizują bardziej oportunistyczną strategię życia.

1.1.3. Dopływ zasobów z zewnątrz

Do reguł warunków stabilnych (1.1.1) wprowadzono modyfikację stałego dopływu do puli P pewnej liczby biogenów (umownej biomasy). Przy takich warunkach oba gatunki systematycznie zwiększały swoją biomasę (ryc. 4), w każdym momencie zasoby P i R były spore. Dla $D = 0,8$ (szybka destrukcja) wyraźnie większą biomasę uzyskiwał E (np. dla $E = 493$ w tym samym cyklu $S = 85$), zaś dla $D = 0,2$ szybciej wzrastał S (dla tego samego cyklu $E = 276$, zaś $S = 289$).

Otrzymaną symulację można porównać do sytuacji obserwowanej w leśnej oczyszczalni ścieków koło Ławy (stały dopływ biogenów, nawożenie): zwiększonemu przyrostowi drzew towarzyszył bujny wzrost roślin zielnych uniemożliwiający samoistne odnowienia drzewostanu i ogromnie utrudniający wzrost młodych drzew, nawet w pielęgnowanych szkółkach.

Przeprowadzono też symulację z ubytkiem zasobów. Początkowo przebieg zmian przypominał sukcesję w warunkach stabilnych (1.1.1.), lecz fazy uległy bardzo silnemu skróceniu. Dla $ZA = -5$ już w 12 cyklu całkowicie został wyeliminowany gatunek E, a w cyklu 23 także S.



Ryc. 4. Przykładowy przebieg sukcesji przy dopływie biogenów, model dwugatunkowy (opis w tekście)
Exemplary course of succession with inflow of biogenes (description in the text)

Analiza przeprowadzonych symulacji modelu dwugatunkowego (co najmniej kilka powtórzeń dla każdego warunków) pozwala stwierdzić, że o biomacie gatunków decydowały bezpośrednio zasoby – im większe, tym dynamiczniejszy wzrost. Warunki środowiska: stabilność albo niestabilność bądź też dopływ biogenów decydowały o poziomie zasobów, a w konsekwencji o biomacie gatunków. Poziom destrukcji (przepływu z R do P) decydował o stosunku wielkości tych zasobów, a w konsekwencji o wielkości biomasy obu gatunków. Przewaga któregoś z gatunków może ustalić się ze względu na wielkość tego przepływu. Zaburzenia ograniczały rozwój obu gatunków.

1.1.4. Jednakowe strategie

W powyższych symulacjach uwzględniano dwa gatunki o wyraźnie różnych strategiach. A jak będzie zachowywał się model, gdy oba gatunki będą o takiej samej strategii (współczynnik wzrostu, śmiertelność), różniąc się jedynie korzystaniem z zasobów? Podstawowy model zmodyfikowano więc ujednocając współczynniki rozrodczości i śmiertelności ($EP = SP$, $ES = SS$).

Symulację zapoczątkowano tak jak w punkcie 1.1.1. (warunki stabilne, wszystkie biogeny w puli P). Po kilku cyklach sytuacja „ustabilizowała się” (bez zmian w dalszych cyklach), a gatunek S w ogóle nie zaistniał.

Symulację powtórzono, jednakże połowę zasobów umieszczono w P, a drugą w R. Sytuacja „ustabilizowała” się bardzo szybko, oba gatunki osiągnęły stałe poziomy biomasy umownej. Ostateczny poziom biomasy E i S zależał od zdarzeń losowych w pierwszych decydujących cyklach. Przy większym D zdecydowanie większą biomasę uzyskiwał E, a nawet całkowicie wypierał S po kilku kolejkach. Przy niskich wartościach D (np. 0,2) przewagę, aż do całkowitej eliminacji konkurującego gatunku, uzyskiwał gatunek S.

W warunkach niestabilnych (z zaburzeniami) oba gatunki utrzymywały się z wahającymi się liczebnościami (wartościami biomasy umownej).

1.1.5. Śmiertelność zależna od zagęszczenia

Do dwugatunkowego modelu wprowadzono modyfikację, uwzględniającą śmiertelność zależną od zagęszczenia. Śmiertelność obliczano nie przez odejmowanie stałej liczby osobników (umownej biomasy), lecz przez mnożenie przez współczynnik śmiertelności. W wyniku tego śmiertelność gatunku w danym cyklu uzależniona była od jego umownej biomasy.

Przy takiej modyfikacji, w symulacjach pule zasobów P i R zawsze były stosunkowo duże, a liczebności obu gatunków się wahały. Efekt końcowy był taki sam jak w warunkach niestabilnych. Z przyczyn losowych śmiertelność obu gatunków była niezależna, w konsekwencji na „katastrofy” oba gatunki reagowały niezależnie i niekoniecznie w tych samych cyklach. Przy większym D (np. 0,7) gatunek E uzyskiwał większe biomasy, zaś przy niskim D (np. 0,2) liczniejszy był gatunek S.

Zmieniano parametry śmiertelności wprowadzając silniejszy efekt zaburzeń (większy współczynnik śmiertelności) lub słabszy. Uwzględniono także dodatkowe katastrofy (K1, K2). Efekty uzyskiwano podobne jak w przypadku warunków niestabilnych (1.1.2).

A więc, przy śmiertelności zależnej od zagęszczenia symulowana sukcesja przypominała sukcesję w warunkach niestabilnych, a wzrost biomasy danego gatunku uzależniony był głównie od współczynnika śmiertelności, nie zaś od poziomu zasobów. W trakcie symulacji po początkowej fazie wzrostu następowała faza „klimaksu”, z wahającą się biomasą wokół pewnego i stałego poziomu granicznego.

1.2. Model dziesięciogatunkowy

Podstawowy model dwugatunkowy rozszerzono do 10 gatunków (ryc. 1B), w tym 5 gatunków E (strategia oportunisty, zasilanie z P) i 5 gatunków S. Strategia gatunków, tj. współczynnik rozrodczości i śmiertelność zmieniała się w sposób ciągły od najbardziej oportunistycznego E1 ($EP = 10$, $ES = 10$) do najbardziej wyspecjalizowanego S1 ($SP = 1$, $SS = 1$). Gatunki uszeregowano zgodnie z malejącą konkurencyjnością (ryc. 1B). Konkurencyjność polegała na kolejności korzystania z zasobów – im większa, tym wcześniej w danym cyklu. Różnice strategii między skrajnym E i S były takie same jak pomiędzy kolejnymi E czy S.

Model umożliwia śledzenie sukcesji przy jednoczesnej konkurencji między gatunkami jednej strategii (to samo źródło pokarmu, te same zasoby) oraz jednocześnie, tak jak w modelu dwugatunkowym, konkurowanie dwu alternatywnych strategii (E i S).

1.2.1. Sukcesja w warunkach stabilnych

Przykładową symulację przedstawia ryc. 5. W przebiegu sukcesji można zauważyć trzy wyraźniejsze fazy.

Faza I. Gwałtowny wzrost biomasy gatunków z grupy E, wzrost biomasy gatunków z grupy S. Potem powolna eliminacja gatunków z grupy E. Spadek liczebności (biomasy) gatunków E jest bardzo podobny. O długości utrzymywania się w biocenozie decydował poziom osiągniętej maksymalnej biomasy w początkowym okresie. Przy danym poziomie biogenów nie zaistniał gatunek S5. Natomiast gatunek S4 trzykrotnie się pojawiał i tyleż razy ginął.

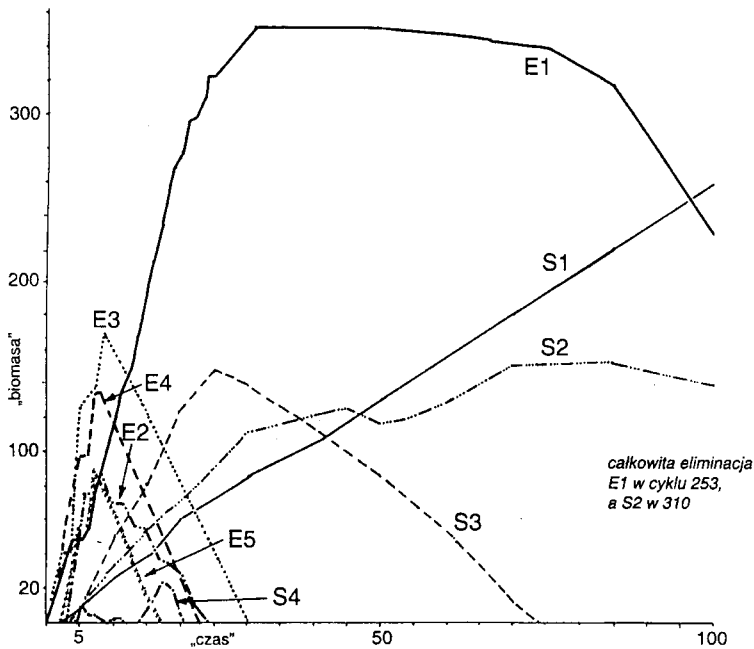
Faza II. Powolny spadek liczebności gatunku E1, spadek liczebności gatunków S3 i S2, ciągły wzrost S1.

Faza III. Obecność w biocenozie jedynie gatunku S1 na stałym poziomie („klimaks”). Sytuacja ta przypomina warunki stabilne symulacji z dwoma gatunkami (ryc. 2).

W odróżnieniu od modelu dwugatunkowego, konkurowały ze sobą gatunki o tym samym źródle zasobów. Kolejne symulacje ukazywały podobny obraz, jednakże losowo zmieniał się w niewielkim stopniu okres i czas pojawu S4, jak również maksymalna biomasa osiągnięta przez gatunki E2–E5.

Przy zwiększonej destrukcji ($D = 0,8$) gatunki E1–E5 uzyskiwały większe maksymalne biomasy, mniej było gatunków z grupy S (całkowicie brak S5 i S4, a S3 pojawił się sporadycznie), co wynikało z mniejszych zasobów R. Przy zmniejszonej destrukcji ($D = 0,2$) pojawiały się wszystkie gatunki z grupy S oraz znacznie szybciej eliminowane były gatunki z grupy E.

Analizując kilka symulacji można było zauważyć, że E1 jest wyraźnym dominantem, zaś E2–E5 w podobny sposób osiągały maksymalną biomasę, a ich czas



Ryc. 5. Przykładowy przebieg sukcesji w warunkach stabilnych, model dziesięciogatunkowy (opis w tekście)
 Exemplary course of succession in stable conditions, ten-species model (description in the text)

utrzymywania się w biocenozie bywał różny i uzależniony od przypadku. Zazwyczaj jednak częściej większą biomasa uzyskiwał E2, zaś najmniej konkurencyjne okazywały się E4 i E5. W grupie gatunków S konkurencyjność była bardzo wyraźnie zaznaczona: od S1 o największej konkurencyjności do S5 najszybciej wypieranego, o najmniejszej konkurencyjności. Przy zwiększaniu zasobów początkowych wszystkie fazy ulegały wydłużeniu, a w biocenozie pojawiało się więcej gatunków (wszystkie z grupy S).

Podsumowując, liczba gatunków i poziom biomasy uzależnione były od wielkości zasobów. W stadium „klimaksu” pozostał jeden gatunek o maksymalnej biomasy, tak jak w symulacji dwugatunkowej. Zwycięzcą okazywał się zawsze gatunek najbardziej wyspecjalizowany (gatunek z grupy S o największej konkurencyjności).

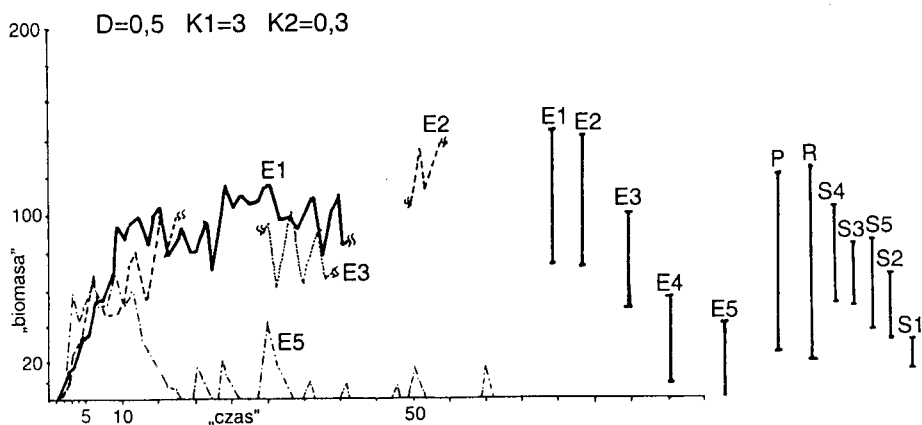
1.2.2. Sukcesja w warunkach niestabilnych

Do wyżej zaprezentowanej symulacji wprowadzono modyfikację, uwzględniającą pojawiające się katastrofy o różnej sile i częstości (K1, K2). Przykładową symulację przedstawia ryc. 6. Dla zachowania przejrzystości na wykresie zaznaczono tylko fragmenty wykresów biomasy kilku gatunków. W porównaniu do symulacji w warunkach stabilnych, nawet przy mniejszych zasobach początkowych pojawiało się więcej gatunków (przy $P = 500$ pojawiły się wszystkie gatunki – 10, podczas gdy wcześniej tylko 8–9). Ponadto wszystkie gatunki w układzie utrzymywały się bardzo długo. Gatunki z obu grup najmniej konkurencyjne często wymierały i po-

jawiały się ponownie. Wahania biomasy gatunków zmieniały się w pewnych przedziałach (ryc. 6). W grupie gatunków E biomasa, wokół której oscylowały wartości, zmniejszała się zgodnie ze spadkiem konkurencyjności oraz zmniejszaniem się stopnia oportunistyzmu. W grupie gatunków S dla pierwszych czterech gatunków średnia biomasa rosła wraz ze spadkiem konkurencyjności i wzrostem oportunistyzmu. Świadczyć to może, że korzystniejsza była strategia bardziej oportunistyczna. Od tej zależności odbiegał gatunek S5. Zajmował trzecią pozycję w dominacji. Ten fakt mniejszej biomasy w stosunku do realizowanej strategii uzależniony był od ograniczonych zasobów. Biomasa gatunku S5 była ograniczana silniej przez bardziej konkurencyjne gatunki.

W kolejnych symulacjach zmieniano siłę i częstość zaburzeń. Przy bardziej stabilnych warunkach sukcesja była w większym stopniu zbliżona do warunków stabilnych, z większym ograniczającym wpływem konkurencji. Natomiast w warunkach bardziej niestabilnych główne znaczenie miały strategie w zakresie oportunistyzm–specjalizacja i to w obu grupach gatunków. Przy katastrofach rzadkich i słabych następowała powolna eliminacja gatunków E, w końcu pozostawał tylko E1 i E2 (E1 jako wyraźny dominant), oraz utrzymywała się wahająca się liczebność gatunków S1–S5 na zróżnicowanych poziomach.

A więc, warunki niestabilne (z zaburzeniami) pozwalają na występowanie w symulowanej biocenozie (wyspie) większej liczbie gatunków. Liczby gatunków i ich biomasy zależały od poziomu zasobów. W warunkach niestabilnych i przy dużych zasobach decydujący wpływ na poziom biomasy gatunków w biocenozie miały strategie życia, niezależnie od wykorzystywanych zasobów. W warunkach stabilniejszych lub mniejszych zasobach większy wpływ miała konkurencyjność w ramach grupy gatunków.



Ryc. 6. Przykładowy przebieg sukcesji w warunkach niestabilnych, model dziesięciogatunkowy, zaznaczono tylko fragmenty wykresów biomasy kilku gatunków, z prawej strony zaznaczono wahania biomasy gatunków w fazie „klimaksu” (opis w tekście)

Exemplary course of succession in non-stable conditions, ten-species model, marked are only fragments of diagrams of several species' biomass, on the left there are marked fluctuations in species biomass in the "climax" phase (description in the text)

1.2.3. Jednakowe strategie

Zmodyfikowano model i w symulacjach uwzględniono 10 gatunków o jednakowych współczynnikach rozrodczości i śmiertelności. W symulowanej sukcesji w warunkach stabilnych w pierwszej fazie gwałtownie wzrastały gatunki z grupy E (zasilanie z P), potem stopniowo pojawiały się także z grupy S (zasilanie z R). W dalszych cyklach obserwowano stały wzrost biomasy gatunku E1 (największa konkurencyjność w grupie), spadek pozostałych gatunków z grupy E (zgodnie z malejącą konkurencyjnością) i jednocześnie powolny wzrost S1, a spadek pozostałych S (S4 i S5 przy początkowym P = 500 w ogóle się nie pojawiały). W końcowej fazie „klimaksu” utrzymywał się jednakowy poziom biomasy E1 i S1 na ustalonym pewnym poziomie (np. S1 = 268, E1 = 222, te wartości mogą się w kolejnych symulacjach nieco zmieniać).

Jeżeli rozpoczynano symulację z równym poziomem zasobów w P i R, to pojawiały się wszystkie gatunki, jednakże faza końcowa („klimaks”) była taka sama. Po uwzględnieniu zaburzeń w układzie pojawiały się wszystkie gatunki i utrzymywały się cały czas (z ewentualnymi okresowymi ekstynkcjami).

A zatem liczby gatunków i ich biomasy zależały od poziomu zasobów. W warunkach stabilnych pozostają dwa gatunki, po jednym najbardziej konkurencyjnym z każdej grupy (różne źródła zasobów). W warunkach niestabilnych utrzymuje się więcej gatunków w stadium „klimaksu”.

2. Środowisko niejednorodne (model z 10 wyspami)

Model 10-gatunkowy przez multiplikację przekształcono na model identycznych 10 wysp (ryc. 7), z takimi samymi dziesięcioma gatunkami (ryc. 1B). Wprowadzono jednak dodatkową modyfikację: symulację rozpoczynano z dodatnią biomasą wszystkich gatunków. Jednocześnie dany gatunek rozwijać się mógł jedynie wtedy, gdy w konkretnej wyspie jego biomasa była większa od zera. Tak więc po ekstynkcji gatunek nie mógł ponownie się pojawić. Symulację rozpoczynano z częścią umownej biomasy w puli P, a z częścią w R (żeby umożliwić przeżycie gatunków S w pierwszych fazach sukcesji).

2.1. Sukcesja w warunkach izolacji

W symulacji każda z dziesięciu identycznych wysp była izolowana (ryc. 7C), nie było możliwości migracji gatunków pomiędzy nimi. W efekcie liczba gatunków systematycznie spadała, z różną szybkością w każdej z wysp (uzależnione było to losowo). W końcu w każdej wyspie pozostawał wyłącznie jeden gatunek (1.1.1. i 1.2.1.). Tempo ekstynkcji uzależnione było od poziomu zasobów – im mniejszy poziom, tym szybciej następowała faza „jednogatunkowego klimaksu”.

Po wprowadzeniu zaburzeń ekstynkcje gatunków były znacznie wolniejsze, a stadium klimaksowe było kilkgatunkowe (uzależnione od zasobów, siły i częstotliwości zaburzeń oraz tempa destrukcji).

2.2. Sukcesja z częściową izolacją

Powyższy model zmodyfikowano i wprowadzono migracje między sąsiadującymi wyspami (ryc. 7B). Poziom migracji zmieniano, najczęściej jednak ustalano maksymalną biomasa migracyjną w wielkości 10% lokalnej biomasy danego gatunku w konkretnej wyspie. Tak więc poziom migracji (mierzony wielkością biomasy umownej) zależał od biomasy lokalnej populacji. Wraz z migracjami wahaniom mogły ulegać całkowite zasoby biomasy umownej danej wyspy.

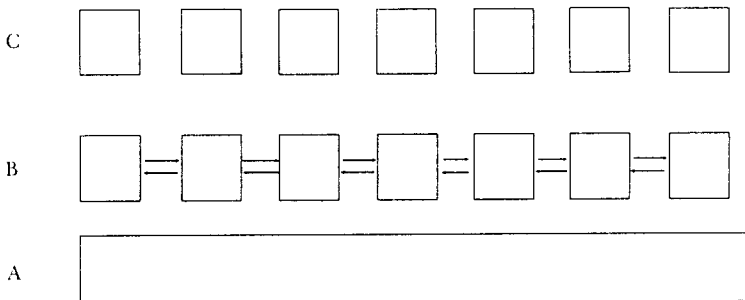
2.2.1. Sukcesja w warunkach stabilnych

W warunkach stabilnych liczba gatunków tylko nieznacznie spadła (utrzymywało się 7 w każdej wyspie). Przy takich samych warunkach, a tylko zmiennej migracji, w porównaniu do symulacji w całkowitej izolacji, spadek liczby gatunków był wolniejszy i ostatecznie więcej gatunków utrzymywało się w stadium „klimaksu” w dziesięciowyspowym krajobrazie.

Dla porównania, czy efekt ten nie wynika z poziomu sumarycznych zasobów, przeprowadzono symulację w modelu jednowyspowym (ryc. 7A), z poziomem zasobów równym sumie zasobów w 10 wyspach. W odróżnieniu od przedstawionych modeli dwu- i dziesięciogatunkowych, w obecnej modyfikacji gatunek mógł rozwijać się tylko wtedy, kiedy jego biomasa była większa od zera, a więc po nawet jednorazowej ekstynkcji nie mógł ponownie pojawić się. Po 400 cyklach pozostał tylko jeden gatunek. W modelu 10 wysp częściowo izolowanych w tym samym czasie (400 cykli) pozostawało średnio 4,4 gatunku w wyspie.

2.2.2. Sukcesja w warunkach niestabilnych

Do modelu 10 wysp z możliwością migracji wprowadzono zaburzenia. W krajobrazie 10-wyspowym i każdej wyspie osobno utrzymywało się po 10 gatunków (z okresowymi wahaniami i spadkiem liczby gatunków w poszczególnych wyspach).



Ryc. 7. Schemat modelu sukcesji w środowisku niejednorodnym, A – jednorodna wyspa, B – częściowa izolacja, C – całkowita izolacja wysp (komponentów krajobrazu)

A scheme of succession model in heterogeneous environment, A – homogeneous island, B – partial isolation, C – total isolation of islands (landscape components)

2.2.3. Jednakowe strategię

Model zmodyfikowano tak, aby wszystkie gatunki miały takie same wskaźniki rozrodczości i śmiertelności (jednakowe strategię). W symulowanych sukcesjach zaobserwowano szybsze tempo ekstynkcji gatunków. W warunkach bez migracji i z zaburzeniami (około cyklu 50) pozostawały tylko dwa gatunki (najbardziej konkurencyjne z grupy E i S), gdzie biomasa gatunku E była minimalna, zaś S maksymalna i gromadząca prawie wszystkie jednostki umownej biomasy. W warunkach z migracjami w tym samym czasie (50–80 cyklu) pozostawało 8–9 gatunków w każdej wyspie. W warunkach stabilnych sytuacja była podobna – dzięki migracji utrzymywało się znacznie więcej gatunków, przy odpowiednio wysokim poziomie zasobów wszystkie 10.

WNIOSKI

Przeprowadzone symulacje przy przyjętych założeniach uwzględnionych w modelu pozwalają na sformułowanie następujących wniosków:

1. Liczba gatunków oraz ich biomasy zależne są od wielkości zasobów. Wniosek ten jest trywialny, podkreśla jedynie trafność (adekwatność) przyjętego modelu. Model ten nie jest więc sprzeczny z dotychczasową wiedzą i obserwacjami empirycznymi.

2. Niestabilność (siła i częstość katastrof, zaburzeń) sprzyja utrzymywaniu się w komponentach krajobrazu większej liczby gatunków. Dotyczy to zwłaszcza oportunistów.

3. Heterogenność, niejednorodność przestrzenna umożliwia utrzymywanie się w poszczególnych wyspach oraz całym „krajobrazie” większej liczby gatunków.

4. Im mniejsze zasoby, tym silniejsza konkurencja i szybsza eliminacja konkurujących o zasoby gatunków.

5. Zróżnicowanie strategii sprzyja utrzymywaniu się większej liczby gatunków.

6. W warunkach niestabilnych korzystniejsza jest strategia oportunistyczna, zaś w warunkach stabilnych strategia specjalisty.

W ten sposób można przyjąć, że nieciągłość krajobrazu zarówno w aspekcie czasowym (zaburzenia), jak i przestrzennym (częściowo izolowane wyspy) może sprzyjać większej pojemności gatunkowej, umożliwiając egzystencję większej liczbie gatunków.

Inaczej ujmując można powiedzieć, że o różnorodności gatunkowej decydować mogą następujące czynniki:

a) odmiennność strategii, przede wszystkim różne (lub przynajmniej niejednakowe) źródła zasobów, w mniejszym stopniu tempo wzrostu (strategia R i K, oportunizm, specjalizacja),

b) migracje pomiędzy komponentami (brak silnych barier),

c) heterogenność krajobrazu (zróżnicowana izolacja komponentów),

d) zaburzenia (częstość i siła zaburzeń).

Należy podkreślić, że większa liczba gatunków czy większa różnorodność nie oznacza wcale większej liczby tych samych gatunków.

Do powyższych wniosków należy jednak podchodzić z rezerwą i konieczne są dalsze symulacje z uwzględnieniem dodatkowych parametrów oraz należy stworzyć model bardziej złożony.

LITERATURA

- ALLEN T. F. H., HOEKSTRA T. W. 1992; *Toward a Unified Ecology*, Columbia Univ. Press, New York, 384 ss.
- BRUTON M. N. (red.) 1989; *Alternative Life-history Styles*, Kluwer Acad. Pub., Dordrecht-Boston-London, 616 ss.
- 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. 1993a; Rola siedlisk stabilnych i niestabilnych w krajobrazie ekologicznym [w:] *Krajobraz ekologiczny*, Banaszak J. (red.), WSP Bydgoszcz, 67-80.
- CZACHOROWSKI S. 1993b; Krajobraz ekologiczny czy tylko hierarchia niejednorodności, [w:] *Krajobraz ekologiczny*, Banaszak J. (red.), WSP Bydgoszcz, 81-98.
- SHUGART H. H. 1984; *A Theory of Forest Dynamics, the Ecological Implications of Forest Succession Model*, Springer-Verlag, New York, 278 ss.

WYDAWNICTWO UNIWERSYTETU MARII CURIE-SKŁODOWSKIEJ
Zakład Ochrony Przyrody UMCS
Polskie Towarzystwo Ekologiczne

WSPÓŁCZESNE KIERUNKI EKOLOGII

Ekologia behawioralna

Pod redakcją
Tadeusza Puszkara,
Lucyny Puszkar

Lublin 1997