

WOJCIECH KACZMAREK
Instytut Ekologii PAN
Warszawa

Liczebność populacji a obfitość pokarmu w zrównoważonych łańcuchach troficznych

Idea powiązania organizacji biocenozy z metabolizmem ekosystemu, a więc z zasadami przepływu materii i energii poprzez uporządkowany system łańcuchów troficznych, implikuje decydujący wpływ zależności pokarmowych na obfitość organizmów w naturze.

Przyjęcie tak dużego znaczenia pokarmu budzi często sprzeczności. Istotnie, szukając ekologicznych motywów dla wyjaśnienia liczebności poszczególnych gatunków znajdujemy zwykle, że stwierdzana obfitość pokarmu (liczebność organizmów pokarmowych) schodzi na daleki plan, bądź nawet wydaje się pozbawiona wszelkiego znaczenia. W rzeczywistości jednak fakty tego typu niczego nie przesądzają. Aby bowiem ocenić rzeczywiste znaczenie pokarmu, trzeba uwzględnić co najmniej trzy następujące okoliczności: produkcję (nie stan obfitości) pokarmu, jego dostępność i jego równoczesne wykorzystywanie przez inne populacje.

Zgodnie z teorią przepływu materii i energii przez łańcuchy pokarmowe, miernikiem obfitości pokarmu dla kolejnego ogniwa nie są rozmiary ogniwa poprzedzającego, lecz jego produkcja. Produkcja jest przystosowaną reakcją gatunku na konieczność umierania, w tym — na eksploatację populacji przez wrogów. Ewolucyjne zbilansowanie tempa produkcji populacji i tempa jej eksploatacji określa rozmiary przepływu materii i energii przez łańcuch pokarmowy. Rozmiary tego przepływu mogą być w dużym stopniu niezależne od średniego stanu liczebnego (biomasy) populacji eksploatowanej i w zrównoważonym łańcuchu pokarmowym nie powinny nigdy stanu tego naruszać.

Wynika stąd, że w takim zrównoważonym łańcuchu, pokarmem sensu stricto (którego obfitość wyznacza rzeczywistą bazę pokarmową populacji eksploatującej), powinna być jedynie ewolucyjnie „zamówiona” nadprodukcja potomstwa lub nadprodukcja (regenerowanych) eksploatowanych tkanek.

W przypadku pierwszym — typowym dla drapieżnictwa — przedmiotem eksploatacji może być przeważająca masa osobników przewijających się przez populację. Odpowiednio wysoka płodność ofiary dopasowana ewolucyjnie do presji drapieżcy tworzy, jak się wydaje, barierę buforową, chroniącą (przy danym ochronnym zróżnicowaniu środowiska) pewien odsetek potomstwa konieczny dla zachowania nienaruszonego, stałego zagęszczenia populacji.

W przypadku drugim — typowym dla stosunków pasożytniczych — przedmiotem eksploatacji może być na ogół tylko nieznaczna część biomasy, ubytek której organizm zdolny jest tolerować lub zregenerować. Odpowiednio do tych uzdolnień nabywanych w toku ewolucyjnego współżycia z pasożytem organizm żywiciela wykształca barierę odpornościową, która wyznacza pasożytowi granice eksploatacji. Ewolucyjny sukces wytworzenia się takiej bariery wynika, jak wiadomo, stąd, że dla typowych pasożytów śmierć żywiciela jest na ogół zjawiskiem niekorzystnym. Toteż dochodzi do niej na ogół jedynie przy bardzo świeżym ewolucyjnie kontakcie z nowym pasożytem oraz przy rozchwianiu bariery odpornościowej w rezultacie osłabienia organizmu.

Jednocześnie zwraca uwagę, że wysoka zwykle produkcja potomstwa u typowych pasożytów nie jest przystosowaniem do żywiciela, lecz bywa podyktowana biernym rozprzestrzenianiem. Ma więc niejaki podobieństwo do wysokiej reprodukcji u roślin naczyniowych, którą równie trudno jest związać z eksploatacją przez zwierzęta.

Z poprzednich stwierdzeń wynika, że zarówno w stosunkach typu drapieżca — ofiara, jak w stosunkach typu pasożyt — gospodarz ilość pokarmu produkowanego „dla” populacji eksploatujących (wyznaczona barierami ochronnymi populacji i organizmu) może determinować stan liczebności i biomasy tych populacji. Rzecz jasna zależności takiej należy się tym bardziej spodziewać, gdy źródłem pokarmu jest martwa materia organiczna produkowana przez ekosystem, a więc w przypadku saprofagii. Z tym oczywiście, że również i tu o bezwzględnej ilości materiału dostępnego pokarmowo nie stanowi ani ilość jego zasilająca w jednostce czasu środowisko, ani obfitość materiału zalegającego w środowisku, lecz szereg dodatkowych czynników, jak rodzaj substratu geologicznego, wilgotność, aktywność mikroflory itp.

Empiryczne potwierdzenie tych zależności w stosunku do poszczególnych populacji drapieżców i saprofagów jest często niemożliwe ze względu na wspomniany na wstępie fakt powszechnego korzystania z jednego pokarmu przez wiele populacji równocześnie. Zależności pokarmowe w ekosystemie realizują się na ogół nie „sam na sam” między poszczególnymi populacjami, lecz między zbiorami zależnych pokarmowo populacji, a więc między syntrofiami czy wręcz poziomami troficznymi ekosystemu. W tej sytuacji, mimo ścisłego nawet zdefiniowania rozmiarów konkretnego syntrofium przez obfitość i dostępność produkowanego „dlań” pokarmu, liczebność poszczególnych populacji może nie wykazywać żadnej korelacji z tym pokarmem, natomiast silną korelację z dowolnymi innymi czynnikami środowiska. Liczebność tych populacji jest zdefiniowana obfitością pokarmu za pośrednictwem konkurencji z innymi populacjami. Czynniki środowiska, z którymi poszczególne gatunki wykazują korelację występowania decydują jedynie o względnym udziale tych gatunków w całym syntrofium. Szereg faktów z zakresu badań konkurencji wskazuje, że w układach takich osobniki gatunków dominujących znajdują się głównie pod presją konkurencji wewnątrzgatunkowej, gatunki mało liczebne — pod presją konkurencji międzygatunkowej.

Od omówionych wyżej zależności wydaje się dość zasadniczo odbiegać stosunek wzajemny fitofagów i roślinności naczyniowej¹. Stosunek

¹ Stosunki między głównym producentem środowisk wodnych — fitoplanktonem a fauną pasającą układają się ze zrozumiałych względów w typie zależności „ofiara-drapieżca”.

ten zawiera elementy typowe dla pasożytnictwa w sensie przyżyciowej eksploatacji tkanek i koniecznego zawężenia tej eksploatacji do ograniczonych możliwości regeneracyjnych rośliny. Jednak w przeciwieństwie do typowych stosunków pasożytniczych (kontrola fitofaga ze strony spasanej rośliny jest bardzo ograniczona. Wyraźniejsze przejawy takiej kontroli zostały stwierdzone chyba jedynie w stosunku do ksylofagów, których liczebność bywa ograniczona przy pomocy blokowania chodników żywicą oraz w stosunku do niektórych innych organizmów spasających o równie ścisłym kontakcie z rośliną żywicielską. Szczególnie skuteczne działanie limitujące wykazują w tych przypadkach rośliny zdrowe, w dobrej kondycji. Elementy podobnego typu reakcji limitujących obserwuje się również w stosunku do żeru ulistnienia niektórych drzew szpilkowych.

Jednakże w stosunku do olbrzymiej większości zwierząt, które żerują zewnętrznie na częściach zielonych roślin, raczej trudno oczekiwać tego rodzaju ostrej kontroli, na co dowodnie wskazują masowe pojawy prowadzące do poważnego zniszczenia zupełnie zdrowych skądinąd upraw czy drzewostanów. W świetle tego zastanawiającym jest fakt, że w większości naturalnych środowisk lądowych notuje się spasanie zielonych części roślin w granicach ich zdolności regeneracyjnych. Bardzo nieliczne dotychczas ściślejsze badania tych zależności sugerują, że produkcja masy zielonej roślin spasana jest przeciętnie w środowiskach leśnych w granicach 5—10% i w środowiskach trawiastych strefy umiarkowanej bez dużych trawożernych w ilości ok. 10%. W odpowiednich środowiskach Tanganiki przy dużym zagęszczeniu ssaków trawożernych zanotowano spasanie roślinności trawiastej w 28% produkcji. Cyfry te są tym bardziej znaczące, że w ekosystemach wodnych produkcja pierwotna fitoplanktonu, a więc użytkowana na zasadzie eksploatacji drapieżniczej spasana jest na ogół w ilości wyższej niż 70%.

Gradient spasanania widoczny w powyższym zestawieniu środowisk lądowych pokrywa się dobrze z możliwościami regeneracyjnymi roślinności. Teoretycznie, zdolności regeneracyjne ulistnienia w zespołach leśnych są stosunkowo wysokie. Dotyczą one kompensowania wyżerek przez rozrost blaszki liściowej oraz przy większych stratach, odnawiania ulistnienia z pączków śpiących. Np. w badaniach nad spasaniami dębu przez brudnicę nieparkę w trzecim roku masowego rozmnażania przy spasanii ok. 30% rocznej produkcji średnia biomasa liści uległa obniżeniu w stosunku do stanu sprzed gradacji tylko (dzięki regeneracji) o ok. 3%. Dopiero w piątym roku gradacji przy spasanii 50% produkcji, biomasa liści spadła o 60%. Jednakże same zdolności regeneracyjne masy zielonej nie przesądzają w przypadku drzew o tolerowaniu tak dużej defoliacji, bowiem koszt odbudowy aparatu asymilacyjnego odbija się doraźnie na przyroście drewna, a często i odporności drzewostanu, co powoduje często liczne wystąpienie szkodników wtórnych, głównie spośród ksylofagów. Dlatego też należy przyjąć, że stwierdzany w zbadanych środowiskach leśnych strefy umiarkowanej poziom spasanania liści drzew w granicach 5—10% jest istotnie bliski granicy tolerancji.

Niewątpliwie możliwości regeneracyjne roślinności trawiastej są znacznie wyższe. Dla pastwisk strefy umiarkowanej rekomendowane jest spasanie 30—40% produkcji masy zielonej, jako kompensowane przez roślinność i jednocześnie gwarantujące maksymalną produkcję. Zważywszy na znane różnice w składzie zespołów trawiastych spasanym i niespasanym przez duże ssaki trawożerne, które to różnice wybitnie odbijają się na przeciętnych zdolnościach regeneracyjnych roślinności, można przypuścić, że

wyliczone dla niektórych środowisk Ameryki Płn. spasanie 8—12% produkcji masy zielonej bez udziału dużych trawożerców oraz stwierdzone w Ugandzie spasanie 28% przy udziale tych zwierząt dobrze korespondują z poziomem tolerancji.

Ta odpowiednio skromna przeciętna eksploatacja roślin przez fitofagi wskazuje na istnienie pewnego rodzaju równowagi ilościowej między ich liczebnością a produkcją roślinną. Można oczywiście przyjąć, że stosunkowo niski w porównaniu z nadmiarem dostępnego pokarmu — poziom liczebności fitofagów jest produktem ograniczającego wpływu drapieżców, a ściślej współpracy oddziaływać: produkcja potomstwa „dla” drapieżcy, likwidowanie tego potomstwa przez drapieżcę. Jednakże wobec istnienia nadmiaru pokarmu trudno odpowiedzieć na pytanie, dlaczego rozgrywa się to wszystko na takim właśnie, a nie na jakimś wyższym lub może niższym poziomie liczebności obu populacji.

Raczej więc chyba należy puścić wodze fantazji i założyć, że w grę wchodzi tu reakcje odpornościowe roślin, powszechnie przecież obserwowane, które nie wystarczają wprawdzie do graniczenia liczebności fitofaga, mogą jednak zmieniać jego reakcje czy zapotrzebowania ekologiczne w momencie przekroczenia pewnego poziomu eksploatacji rośliny. Może to wystarczyć do tego, aby ten właśnie poziom względnej liczebności fitofaga stał się ewolucyjnie utrwalonym poziomem jego równowagi z drapieżcami.

Tak czy inaczej równowaga ta, nie oparta na ostrej limitacji pokarmowej fitofaga, musi być równowagą chwiejną i wymaga szczególnych zabezpieczeń stabilizujących ze strony biocenozy.

Jednym z ogólniejszych zabezpieczeń tego typu wydaje się układ drapieżców złożony z gatunków o różnym zakresie specjalizacji. Znaczenie drapieżców wyspecjalizowanych i niewyspecjalizowanych było wielokrotnie przedmiotem sporów w ochronie roślin. Tutaj chciałbym zwrócić uwagę na mechanizmy współdziałania drapieżców wyspecjalizowanych pokarmowo, drapieżców niewyspecjalizowanych pokarmowo polujących czynnie i polujących biernie, oraz zespołu potencjalnych ofiar.

Zasadę stabilizującego działania takiego układu na populację fitofaga x ilustrują schematy na figurze 1. Schemat *a* przedstawia sytuację przy niskiej reprodukcji fitofaga, w równowadze z liczebnością jego specyficznych wrogów. Schemat *b* — sytuację przy podwyższonej reprodukcji, zagrażającej masowym rozmnożeniem. Założenie przedstawionych reakcji drapieżców wynika z następujących przesłanek. Gatunek x dopasował ewolucyjnie swą płodność do presji wywieranej przez drapieżce wyspecjalizowane. Stała obecność tych drapieżców jest więc niezbędnym warunkiem równowagi. Gatunki niewyspecjalizowane pokarmowo, losowo eksploatują populacje różnych ofiar bez specjalnego wpływu na ich liczebność. Z tym, że w przypadku dostatecznie szerokiej specjalizacji gatunki polujące biernie eksploatują w pewnym stopniu również populacje drapieżników polujących czynnie z tytułu ich wysokiej aktywności. Gwałtownemu wzrostowi aktywności fitofaga x towarzyszy zmiana stosunków. Drapieżce wyspecjalizowane w minimalnym jedynie stopniu zwiększają eksploatację ofiary, natomiast wzrastają kontakty ofiary z drapieżcami niewyspecjalizowanymi. Wzrost zagęszczenia ofiary i zasiedlanie przez nią bardziej eksponowanych środowisk wzmacnia eksploatację ze strony drapieżców czynnych. Wzrost migracyjności ofiary, regularnie towarzyszący zwyczajom zagęszczenia eksponują ją na działanie drapieżców biernych. Jednocześnie ta labilna zmiana obiektu polowania drapieżców niewyspe-

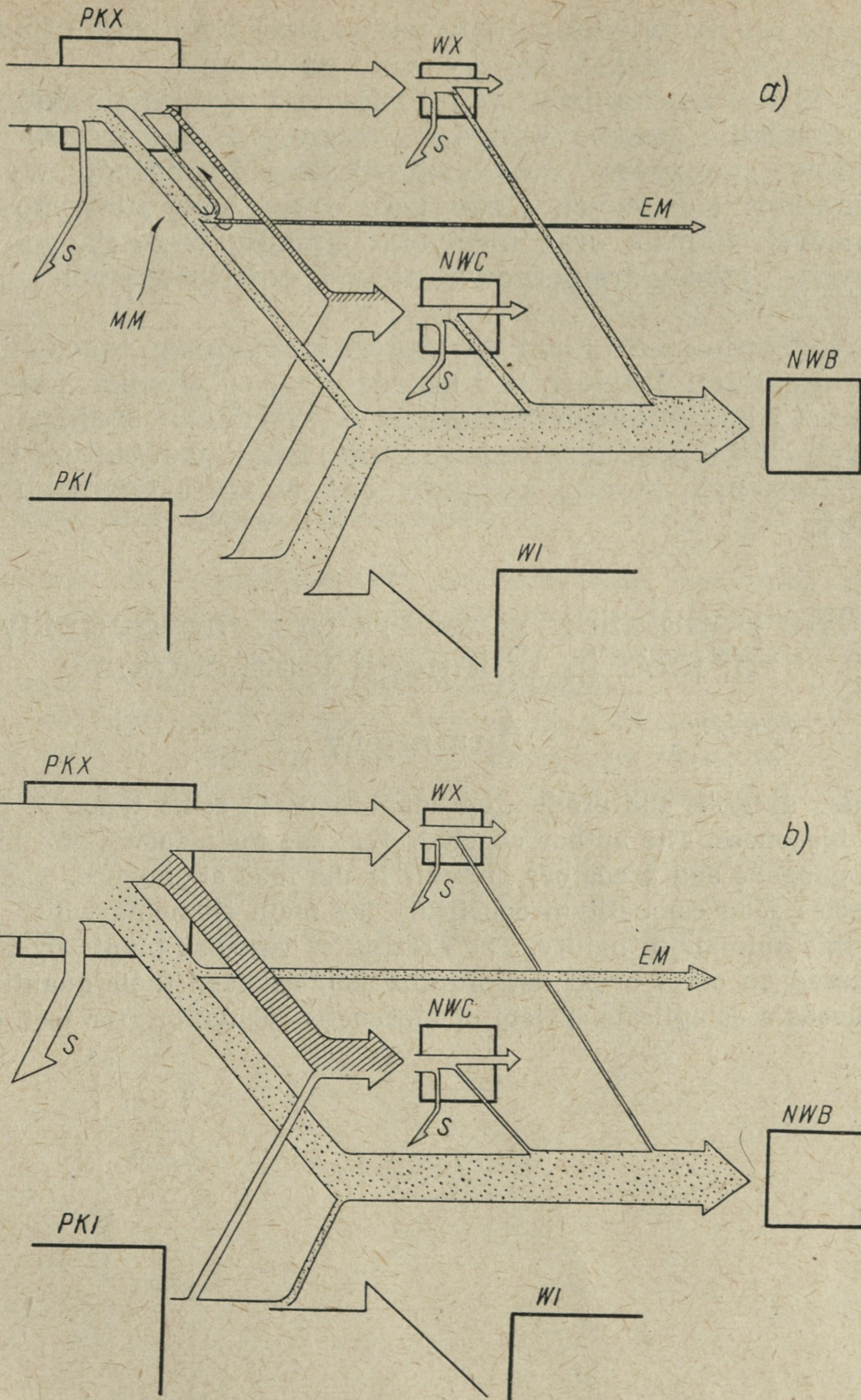


Fig. 1. Hipotetyczne modele konsumpcji różnych drapieżców przy „normalnej” (a) i przy wzrastającej (b) produkcji jednego z gatunków atakowanych

PKX — gatunek x , PKI — inne gatunki ofiar, WX — wyspecjalizowane drapieżce gatunku x , WI — wyspecjalizowane drapieżce innych gatunków ofiar, NWC — niewyspecjalizowane drapieżce polujące czynnie, NWB — niewyspecjalizowane drapieżce polujące biernie, MM — mikromigracje, EM — emigracja, \bar{S} — śmiertelność naturalna

Hypothetical models of consumption of various predators in conditions of „normal” (a) and increasing (b) production of one from species attacked

PKX — species x , PKI — other prey species, WX — specialized predators of the species x , WI — specialized predators of other prey species, NWC — non-specialized predators — active hunters, NWB — non-specialized predators — passive hunters, MM — micromigration, EM — emigration, \bar{S} — natural mortality

cializowanych nie ma wielkiego wpływu na inne populacje ofiar, ponieważ spadek eksploatacji rozkłada się na wiele gatunków.

Opisany tu typ mechanizmu stabilizującego wydaje się dobrze charakteryzować działanie zespołu wrogów złożonego z drapieżców wewnętrznych (owadów „pasożytów” stawonogów) jako drapieżców wyspecjalizowanych, pajaków sieciowych i żab jako drapieżców niewyspecjalizowanych polujących biernie oraz mrówek, pajaków wędrujących i ptaków owadożernych jako drapieżców niewyspecjalizowanych polujących czynnie.

Prawdopodobnie mechanizm ten ma drugoplanowe znaczenie w zastosowaniu do populacji drapieżców i saprofagów, co wynika z wcześniejszego omówienia i znajduje potwierdzenie w wynikach szeregu badań nad stabilizującym liczebność działaniem konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej u mrówek, stonóg, pajaków czy w zgrupowaniach drapieżnej fauny gleby.

The population numbers and the quantity of food in balanced food chains

Summary

This paper describes the production adaptations in some types of food connections in the biocenose. The author concludes that the main factor limiting the quantity of saprophagous and predatory animals is the food abundance. The interspecies and intraspecies food competition constitute the main elements which regulate the quantity of this animals in nature. The grazing of vascular plants by phytophagous animals is based on other principles. Equilibrium between their quantity and plant production needs a complicate system of biocenotic regulation (for inst. c.f. Fig. 1).