



## RECENZJE



**Putman R. J. 1994 – Community ecology –**  
Chapman & Hall, London, New York, Toronto,  
ss. 178. [ISBN 0-412-54500-4]

Termin „*community ecology*” trzeba przetłumaczyć jako ekologia biocenoz. Brzmi to po polsku bardzo źle. Mało tego, jest to termin właściwie obcy polskiej ekologii. W Polsce bowiem nie istnieje ekologia biocenoz w takiej postaci, w jakiej uprawiana jest ona na zachodzie Europy i w Ameryce Północnej. Polska biocenologia to najczęściej czysta fitosocjologia tam, gdzie mamy do czynienia ze zbiorowiskami roślin, a w przypadku badania biocenoz zwierząt sprowadza się ona do prób wyciągania wniosków o funkcjonowaniu układów ekologicznych na podstawie bardzo ogólnych wskaźników, takich jak na przykład wskaźnik różnorodności Shannona. Nieliczne usiłowania bardziej ogólnego i głębszego spojrzenia na biocenologię znane z polskiej literatury ekologicznej poszły w zupełnie inną stronę niż rozwój tej dziedziny ekologii na Zachodzie.

Przyznam się od razu, że mój stosunek do ekologii biocenoz nie jest obojętny. Lubię tę dziedzinę ekologii. Uważam, że ekologia jest nauką o dynamice układów ekologicznych i dlatego ekologia biocenoz stanowi jej jądro. Z tego powodu sprawia mi przyjemność czytanie książek z zakresu ekologii biocenoz, gdyż w większości z nich znajduję coś, co tę dynamikę układów ekologicznych potrafi posystematyzować i wyjaśnić.

Książka Putmana, która jest przeznaczona dla młodych pracowników nauki, prezentuje kanon amerykańskiej i zachodnioeuropejskiej ekologii biocenoz, mocno ugruntowany we współczesnej ekologii i stanowiący zasadniczą część bliskiej mojemu sercu ekologii teoretycznej. Jest w tej książce wszystko, co powinno się w niej znaleźć. Czyta się ją łatwo. Jest też zaskakująco cienka. Wszystko to przemawia za tym, żeby polecić ją jako wartościową lekturę dla każdego ekologa, który ma trochę bardziej ogólne spojrzenie na dziedzinę nauki, którą się zajmuje.

Putman rozpoczyna od próby zdefiniowania ekologii biocenoz. Definicja przyjęta przez autora („...*an interactive assemblage of species occurring together within particular geographical area...*”) jest bardzo oszczędna w słowach, ale też rozsądna i do zaakceptowania przez każdego. Dalej autor wymienia te miejsca, gdzie jest szansa na znalezienie prawidłowości przy analizie zespołów roślin i zwierząt. Są to: skład gatunkowy i względne liczebności występowania gatunków w układach ekologicznych, natura i funkcja związków między gatunkami i na koniec dynamika gatunków w czasie i przestrzeni. Nie ma zdaniem autora *a priori* żadnych ograniczeń narzuconych na organizację układów ekologicznych na poziomach powyżej osobnika. Mimo tego obserwuje się na przykład zależność między wielkością ciała osobnika a liczebnością gatunków. Wiadomo też, że troficzna struktura zespołów roślin i zwierząt wykazuje bardzo typowe i powtarzalne cechy. Wszystko to świadczy zdaniem autora o tym, że ekologia biocenoz nie jest nauką o zjawach.

Dalej Putman omawia podstawowe typy oddziaływań między gatunkami wyjaśniając, w jaki sposób wpływają one na dynamikę zespołów wielogatunkowych. Szczególnie dużo miejsca poświęcone zostało dowodom na istnienie konkurencji między gatunkami. Dalej omówiono konkurencyjne wypieranie gatunków i rolę, jaką w zapobieganiu temu zjawisku odgrywa przestrzenna i czasowa niejednorodność układów ekologicznych. Kolejny rozdział został poświęcony topologii sieci

troficznych oraz relacjom między liczbą gatunków, liczbą powiązań troficznych i siłą oddziaływań między gatunkami. Następny rozdział zawiera teorię niszy ekologicznej, przy czym poruszone zostały zagadnienia związane z ograniczeniami w stopniu zachodzenia na siebie nisz ekologicznych oraz omówiono sposoby konstrukcji i interpretacje wielowymiarowych rozkładów charakteryzujących wykorzystanie przestrzeni ekologicznej. W następnym rozdziale przedstawione zostały dowody przemawiające za tym, że zespoły roślin i zwierząt składają się z wielu bardziej zintegrowanych podukładów. Dalej omawiane są mechanizmy „rekrutacji” gatunków do układów ekologicznych oraz dalsze trwanie i następstwo gatunków, czyli sukcesja ekologiczna. W tym miejscu autor zwraca uwagę na to, że stan zespołu gatunków jest produktem historii przypadków inwazji, którym podlegał ten układ. Rozdział o różnorodności gatunkowej jest ciekawym przykładem nowoczesnego wykładu biogeografii wysp. Zawiera on także omówienie zagadnień związanych z właściwościami rozkładów liczby osobników reprezentujących gatunki w układzie ekologicznym. Dwa ostatnie rozdziały poświęcone zostały równowadze oraz stabilności układów ekologicznych.

Sporządzenie wyłącznie listy zagadnień poruszanych w tej książce nie oddaje wszystkiego, co można o niej powiedzieć. Trzeba podkreślić, że książka pozbawiona jest gadulstwa, nie ma tam też bełkotu. Putman stara się formułować jasne hipotezy, które potem weryfikuje na podstawie danych doświadczalnych. Wszystko to nadaje ekologii biocenoz znamiona prawdziwej nauki przyrodniczej.

Jednakże bliższe przyjrzenie się treści książki pozwala dostrzec wiele rys w tym idealnym obrazie ekologii biocenoz. Chociaż uczciwie trzeba podkreślić, że wszelkie słabości książki Putmana są słabościami, które można jednocześnie wytknąć ekologii biocenoz. Putman jedynie wiernie je relacjonuje. Ekologia biocenoz nie jest bowiem spójnym, zamkniętym systemem naukowym. Sprawia raczej wrażenie części takiego systemu. Z obrazu chaosu lub całkowitej dowolności, jaki stwarzają dostępne dane doświadczalne udaje się czasami wydobyć parę prawidłowości ujmujących funkcjonowanie układów ekologicznych w postaci prostych reguł. Putman wymienia pewną liczbę takich prawidłowości związanych z zagadnieniami wymienionymi w poprzednich akapitach. Należą do nich następujące stwierdzenia: tylko niektóre kombinacje gatunków ze zbioru wszystkich możliwych występują w naturze; istnieją tylko pewne charakterystyczne typy rozkładów liczby osobników reprezentujących gatunki w zespole; obserwuje się korelację między wielkością ciała a liczbą osobników reprezentowanych przez gatunki; ograniczona jest liczba oddziaływań, w które zaangażowany może być pojedynczy gatunek; ograniczona jest również liczba powiązań w łańcuchach troficznych.

Z paru powodów jednak powyższe prawidłowości nie przypominają tego, co znamy na przykład z fizyki, gdzie tak zwane prawa fizyki, poparte jednoznacznie brzmiącym materiałem doświadczalnym, posiadają moc wyjaśniania wielu pochodnych zjawisk oraz zakorzenione są w pewnej ogólniejszej teorii, stanowiącej spójną całość, a więc ograniczone są przez założenia wyznaczające zakres stosowalności tych praw.

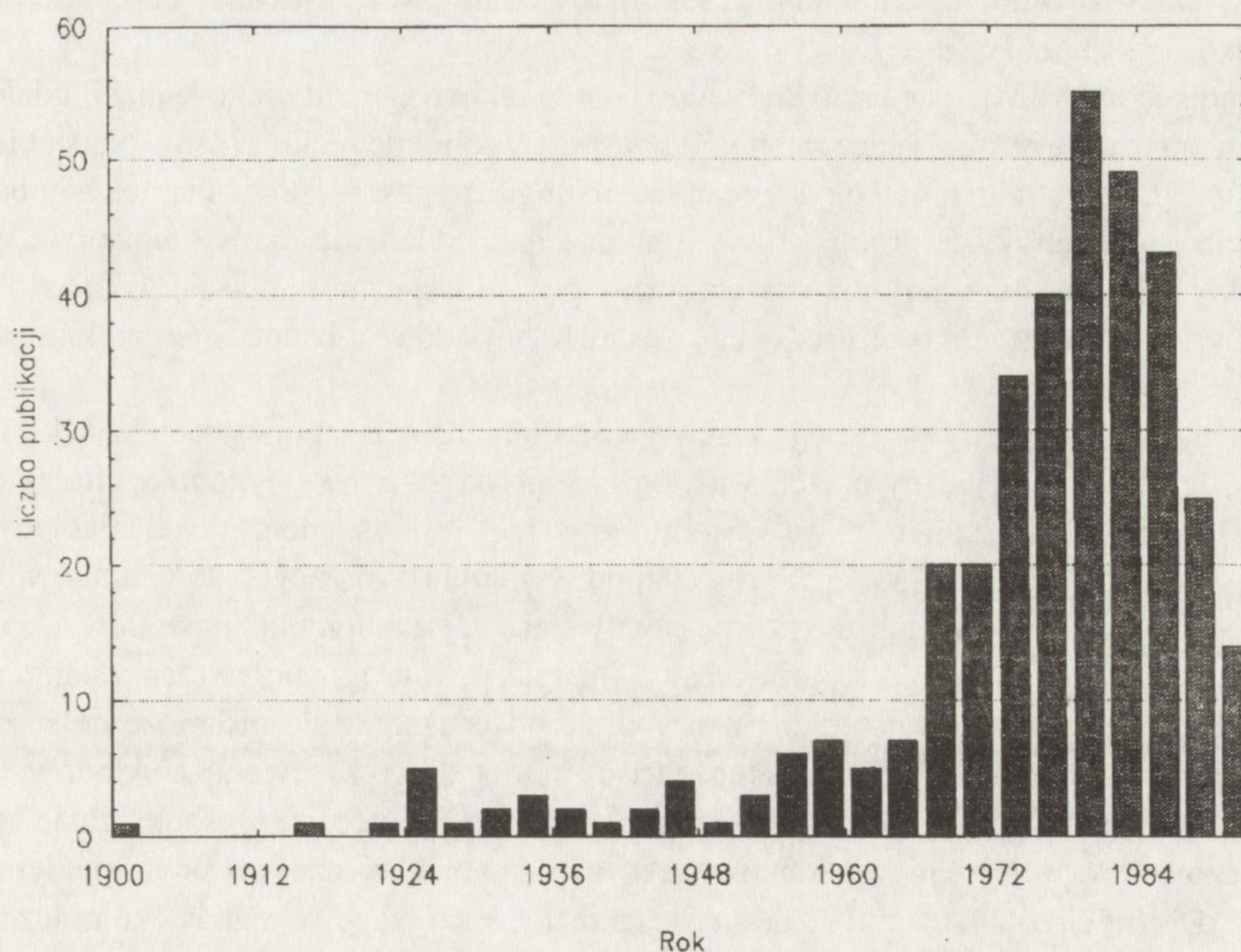
Prawidłowości znane z ekologii biocenoz są bardziej ulotne i znajdują znacznie słabsze potwierdzenie w materiale doświadczalnym. Rzeczywiście można wskazać zespoły gatunków lub układy ekologiczne, w których te prawidłowości będziemy obserwować. Ale można jednocześnie znaleźć inne zespoły gatunków, dla których stwierdzimy dokładnie odwrotną prawidłowość, a najczęściej będzie tak, że nie jesteśmy w stanie, mimo wysiłków, stwierdzić żadnej prawidłowości. Poza tym trzeba sobie zdawać sprawę (Putman tę słabość ekologii biocenoz podkreśla wielokrotnie), że nasza znajomość biocenoz i układów ekologicznych jest w istocie bardzo fragmentaryczna i niepełna. Na przykład najczęściej dzieje się tak, że nie jesteśmy w stanie podać pełnej listy gatunków, które pozostają w ekologicznie ważnych związkach funkcjonalnych w ramach danej biocenozy. Tak więc wychodzi na to, że zwykle widzimy tylko bardzo mały fragment rzeczywistości. Mało tego, popełniamy także systematyczny błąd dostrzegając tylko te składowe badanych układów, które są porównywalne z typowymi dla nas skalami czasu i przestrzeni. O wiele mizerniej wygląda też ogólna

teoria, w której zakorzenione są prawidłowości formułowane w ekologii biocenoz. Skłamałbym, gdybym powiedział, że takich prób sformułowania ogólnej teorii nie było i że ekolodzy się pewną ogólną teorią nie posługują. Jednakże daleko jej do piękna i elegancji teorii znanych z innych nauk przyrodniczych. Do tego problemu powrócę w dalszej części recenzji. Wydaje mi się, że ekologia biocenoz przypomina raczej listę interesujących pytań, które nadal pozostają bez odpowiedzi.

Putman należy do tych ekologów, którzy są przekonani, że w ekologii biocenoz prawidłowości istnieją i są one odbiciem pewnego porządku panującego w przyrodzie. Dlatego bardzo niechętnie wspomina on o tak zwanych hipotezach zerowych, czyli o stwierdzeniach dowodzących, że obserwowane prawidłowości są po prostu dziełem przypadku. Jest to słabość książki Putmana. Nie można bowiem zapominać, że rozwój ekologii biocenoz odbywał się w znacznej części właśnie dzięki dialogowi pomiędzy zwolennikami poglądu, że biocenoza jest zbudowana według pewnych reguł a tymi, którzy uważali, że wszystko jest dziełem przypadku.

Książka Putmana pozwala zestawić pewną statystykę, która moim zdaniem dobrze oddaje stan ekologii biocenoz. Na rys. 1 pokazano rozkład według roku opublikowania liczby publikacji cytowanych w recenzowanej książce (każdy słupek rozkładu odpowiada liczbie publikacji w okresie trzech lat). Nie jest to oczywiście rozkład liczby wszystkich publikacji z zakresu ekologii biocenoz, lecz jedynie tych, które Putman uznał za warte zacytowania. Tym niemniej obraz, który się z tego rysunku wyłania jest bardzo charakterystyczny. Najwięcej prac cytowanych przez Putmana pochodzi z końca lat siedemdziesiątych i początku osiemdziesiątych, a później, przez ostatnie kilkanaście lat, systematycznie spada. Czy nie świadczy to o tym, że ekologia biocenoz w takim wydaniu, w jakim zaprezentowana została w książce Putmana, powoli wyczerpuje swoje możliwości?

Wśród cytowanych przez Putmana prac nie ma ani jednej publikacji polskich autorów. Nie są także cytowane prace, które usiłują powiedzieć coś o układzie ekologicznym na podstawie takich wskaźników, jak na przykład wskaźnik Shannona. Wynika to prawdopodobnie z wielokrotnie



**Rys. 1.** Rozkład w czasie liczby publikacji cytowanych w książce R. J. Putmana „*Community ecology*”. Każdy ze słupków obrazuje liczbę publikacji w trzyletnim okresie

wyrażanej krytyki takiego podejścia. Wskaźniki te są bowiem tak ogólne, że nie można ich jednoznacznie powiązać z obserwowanymi cechami badanych układów ekologicznych.

O jednym fakcie trzeba jeszcze pamiętać przyglądając się temu rysunkowi. Otóż cała ekologia biocenoz obciążona jest grzechem „macarthuryzmu”. Wyraźnie widać, że wszystkie cytaty odnoszące się do prac teoretycznych, takich, które formułują podstawy i założenia ogólnego obrazu biocenoz i układów ekologicznych, pochodzą z końca lat sześćdziesiątych i początku lat siedemdziesiątych. Ich autorem lub współautorem jest Robert MacArthur. Później, po jego śmierci, bardzo aktywny na tym polu stał się Robert May. „Macarthuryzm” to przekonanie, że stan układu opisany jest wyczerpująco przez zagęszczenia gatunków, z których się składa, a zmiany zagęszczenia każdego z gatunków zależą od tych zagęszczeń. W matematycznej postaci sprowadza się on do powszechnego zastosowania równań różniczkowych a także różnicowych do opisu dynamiki układów ekologicznych.

Także Putman wielokrotnie odwołuje się do tego typu modeli teoretycznych. One są u niego ostatecznym wyjaśnieniem obserwowanych zjawisk. Choć nie jest to książka o ekologii matematycznej, to jednak Putman często korzysta ze schematów myślowych charakterystycznych dla „macarthuryzmu”. W sposobie myślenia o dynamice układów ekologicznych, w klasyfikacji ich dynamiki, czy wreszcie w tym, jak myśli on na przykład o stabilności układów ekologicznych widać wyraźnie wpływ klasycznej ekologii matematycznej. Dla ekologii biocenoz charakterystyczne jest przywiązywanie nadmiernego znaczenia do stabilności układów ekologicznych. Bardzo często pojawia się bowiem argumentacja sprowadzająca się do tego, że coś jest tak a nie inaczej, gdyż tylko wtedy układ ekologiczny jest stabilny. Myślę, że takich argumentów trzeba używać bardzo ostrożnie, ponieważ pachną one po prostu doborem grupowym. Niestety, Putman posługuje się nimi momentami z nadmierną swobodą.

Trudno jednak, żeby było inaczej. Bo choć coraz powszechniejsze jest przekonanie, że dynamiki układu ekologicznego nie można opisać prostym układem równań różniczkowych czy różnicowych, a zagęszczenia gatunków nie są zmiennymi stanu, to jednak wciąż jeszcze brak alternatywy dla klasycznej ekologii matematycznej.

Trzeba jednakże uczciwie przyznać Putmanowi, że są takie fragmenty jego książki, gdzie pozbywa się on bagażu „macarthuryzmu” i zaczyna myśleć w sposób zupełnie nieklasyczny. Najslabiej widać to w tym miejscu, gdzie Putman mówi o tym, że układ ekologiczny jest w istocie ciągle „bombardowany” przez imigrujące gatunki, które próbują się w nim zaczepić. Skład gatunkowy może być więc ciągle modyfikowany. Jest to obraz inny niż prezentowany przez klasyczne podejście, gdzie rozpatruje się raczej zmiany w czasie liczebności ustalonego zestawu gatunków, a ostatecznej analizie poddaje się układ w stanie równowagi.

Najwyraźniej nieklasyczny staje się jednak wywód Putmana w tych miejscach książki, gdzie autor mówi o tym, że układ ekologiczny może trwać niezależnie od tego, jaką dynamiką charakteryzują się składowe gatunki. Może istnieć nawet wtedy, gdy nie jest układem posiadającym położenie równowagi, a pozostawiony sam sobie doprowadzi do wymarcia tworzących go gatunków. Taki układ trwać może dlatego, że losowo lub cyklicznie pojawiające się zaburzenia spowodowane warunkami zewnętrznymi zwracają go jakby z tej prowadzącej ku upadkowi drogi i przywracają stan początkowy. W ten sposób proces eliminacji gatunków zaczyna się od początku, ale nie może dojść do końca z powodu kolejnego zaburzenia. Taki proces może trwać bardzo długo zapewniając układowi trwanie, co prawda nie w wygodnych warunkach równowagi, ale skutecznie zapobiegając wymarciu. Nierównowagowe współistnienie gatunków jest bardzo nieklasycznym wyjaśnieniem istnienia układów ekologicznych. Mało tego, wydaje się, że takie nierównowagowe układy ekologiczne powinny charakteryzować się znacznie większą różnorodnością gatunkową niż układy znajdujące się w położeniach równowagi. Są to te fragmenty książki Putmana, które podobają mi się najbardziej i chociażby dla nich warto książkę Putmana polecać jako ciekawą i wartościową lekturę.

**Janusz Uchmański**