

Alicja Breymeyer

Instytut Geografii

i Przestrzennego

Zagospodarowania PAN

ul. Krakowskie Przedmieście 30

00-927 Warszawa

Struktura troficzna ekosystemów trawiastych — studia porównawcze

**Comparative studies on
trophic structure
of grassland ecosystems**

1. Uwagi wstępne

Rozważania o strukturze i zależnościach troficznych w różnych ekosystemach trawiastych są tematem niniejszego artykułu. Przez zależności troficzne rozumie się zależności między pokarmem a jego konsumentami. Rozważać tu będziemy duże grupy konsumentów. Struktura troficzna ekosystemu to zbiór składowych części ekosystemu wydzielonych według ich charakterystyk troficznych. Największe rozważane przez nas części w strukturze ekosystemu to poziomy troficzne, nazywane też podsystemami — podsystem roślinożerców, podsystem destruentów itp. Jest wiele mniejszych grup organizmów opisywanych jako odrębne ogniwa troficzne dzięki ich specjalnemu zachowaniu lub umiejscowieniu w strukturze troficznej ekosystemu; próby klasyfikacji w tym zakresie podejmowali swego czasu np: Balogh (1958) i Schwerdtfeger (1963). Nie wchodząc w te klasyfikacje, jako przykład takiej mniejszej, lecz wyraźnie wydzielonej grupy troficznej podać można koprofagi, szczególnie liczne i znaczące w ekosystemach pastwisk.

W ekosystemach trawiastych zapasy materii organicznej pochodzenia roślinnego są wielokrotnie większe od zapasów materii pochodzenia zwierzęcego, mimo że liczba gatunków roślin wyższych jest wielokrotnie mniejsza od liczby gatunków zwierząt. Rozpoznanie pochodzenia materii organicznej jest oczywiste w przypadku organizmów żywych, łatwe dla niedawno obumarłych, trudne lub prawie niewykonalne w miarę rozdrabniania się materii. W rezultacie tych trudności metodycznych wiemy sporo o niewielkich nawet grupach troficznych składających się z organizmów żywych, a niewiele o frakcjach materii organicznej rozdrobnionej w glebie, mimo że w naszej strefie klimatycznej stanowi ona największą, bardzo stałą pulę materii organicznej w strukturze ekosystemu. Szczególnie dobrze poznani są producenci ekosystemów trawiastych. Skład gatunkowy zbiorowisk trawiastych znany jest dla bardzo wielu ich typów — od tundur po sawanny, suche stepy i prerie, a także niektóre

pustynie. Fenologia, tempo wzrostu, wymagania środowiskowe, a często i inne szczegółowe charakterystyki znane są dla dużej części tych gatunków. Mniej wiadomości mamy o poziomie roślinożerców w ekosystemach trawiastych poza tymi częściami świata, gdzie stanowią one wyraźne, konkurencyjne wobec potrzeb człowieka, zagrożenie dla produkcji traw, tak jak np. szarańczaki w niektórych typach amerykańskiej prerii. W ostatnich latach wzrasta także zainteresowanie innym poziomem troficznym, destruentami, i ich rolą w przywracaniu koniecznych do produkcji roślinnej pierwiastków biofilnych. Jest to rola szczególnie ważna w regionach, gdzie pula dostępnych pierwiastków biofilnych jest niewielka, a nie ma możliwości nawożenia. Sytuacja taka występuje np. na wielkich obszarach sawann w rozwijających się krajach Ameryki Południowej. Gleby są tam często ubogie, tempo produkcji wysokie (stymulowane przez sprzyjające warunki klimatyczne), możliwości nawożenia praktycznie żadne. Tak więc jedyną szansą przywracania roślinom pierwiastków biofilnych są mechanizmy własne ekosystemów, głównie przez podsystem destruentów, bardzo mało znany w sawannach.

W sumie wydaje się, że mimo wielu braków, szczegółowa wiedza ekologów o ekosystemach trawiastych jest już dość bogata. Pierwsze syntezы dorobku Międzynarodowego Programu Biologicznego ukazały się już w druku (Coupland 1979, Numata 1979, Breymeyer i Van Dyne 1980). Podsumowywane są badania lokalne, takie jak np. kompleksowe badania sawanny na Wybrzeżu Kości Słoniowej (Lamotte 1975) lub stepów w zachodniej Syberii (Kovalev 1974, 1976). Tak więc duża ilość informacji zgromadzonych w literaturze ekologicznej w ostatnich latach oczekuje na analizy porównawcze; wydaje się, że sytuacja w ekologii ekosystemów wręcz „prosi się” o takie analizy. Wiemy bowiem sporo o budowie i funkcjonowaniu różnych ekosystemów, ale jest to zazwyczaj wiedza o pojedynczych obiektach. Nie znamy powszechności i powtarzalności tych charakterystyk na żadnym większym terenie, a zmienność naszego ekosystemu w skali geograficznej nie da się wydedukować ze zmienności klimatycznej.

2. Autotrofy — rośliny wyższe w ekosystemach trawiastych

2.1. Produkcja

Rozpiętość wielkości produkcji pierwotnej w ekosystemach trawiastych oceniana będzie na podstawie dwu największych znalezionych w literaturze zbiorów danych, gromadzonych tymi samymi metodami w dużych programach badawczych. Są to dane radzieckie, zbierane ekspedycyjnie i przedstawione w opracowaniu Bazilevich, Rodina i Rozova (1971) oraz dane amerykańsko-kanadyjskie gromadzone w programie MPB i przedstawione w opracowaniu Simsa i Couplanda

Tabela I

Roczna produkcja suchej masy roślinnej w różnych ekosystemach trawiastych

Wybrane dane według Simsa i Couplanda (1979) dla USA i wg Bazilevich, Rodina i Rozova (1971) dla ZSRR

Yearly production of dry plant biomass in various grassland ecosystems

Recalculated data after Sims and Coupland (1979) for North America and after Bazilevich, Rodin and Rozov (1971) for Soviet Union

Typ ekosystemu, Ameryka Północna	$g \cdot m^{-2} \cdot r^{-1}$	Typ ekosystemu, ZSRR	$g \cdot m^{-2} \cdot r^{-1}$
Ecosystem type, North America	$g \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$	Ecosystem type, Soviet Union	$g \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$
Pustynna preria, Nowy Meksyk		Stepowiejąca pustynia	
Desert grassland, New Mexico	295	Steppified desert*	300—400
Preria mieszana, Saskatchewan		Pustynne i półpustynne stepy	
Mixed prairie, Saskatchewan	702	Desert and semidesert steppes*	500—900
Preria krótkotrawiasta północna, Kolorado		Górskie stepy i łąki	
Shortgrass northern prairie, Colorado	740	Mountain steppes and meadows**	700—1200
Preria mieszana, Południowa Dakota		Suche stepy na czarnoziemach	
Mixed prairie, South Dakota	782	Dry steppes on chernozems*	800—1300
Preria góraska, Montana		Wilgotne prerie na czarno- ziemach	
Mountain grassland, Montana	801	Herbaceous prairie on cher- nozemplike soils*	1500
Preria wysoka, Oklahoma		Sawanna (wtórna) na czarnych glebach	
True prairie, Oklahoma	887	Secondary tall-grass savanna on black soils***	1500
Preria krótkotrawiasta południowa, Teksas		Sawanna (wtórna) na czer- wonych, żelazistych glebach	
Shortgrass southern prairie, Texas	890	Secondary tall-grass savanna on red, ferralitic soils***	1600
Preria śródziemnomorska, Kalifornia			
Mediterranean grassland, California	905		
Preria mieszana, Północna Dakota			
Mixed prairie, North Dakota	1283		
Preria mieszana, Kansas			
Mixed prairie, Kansas	1425		

* Pas subborealny, ** pas borealny, *** pas tropików wilgotnych.

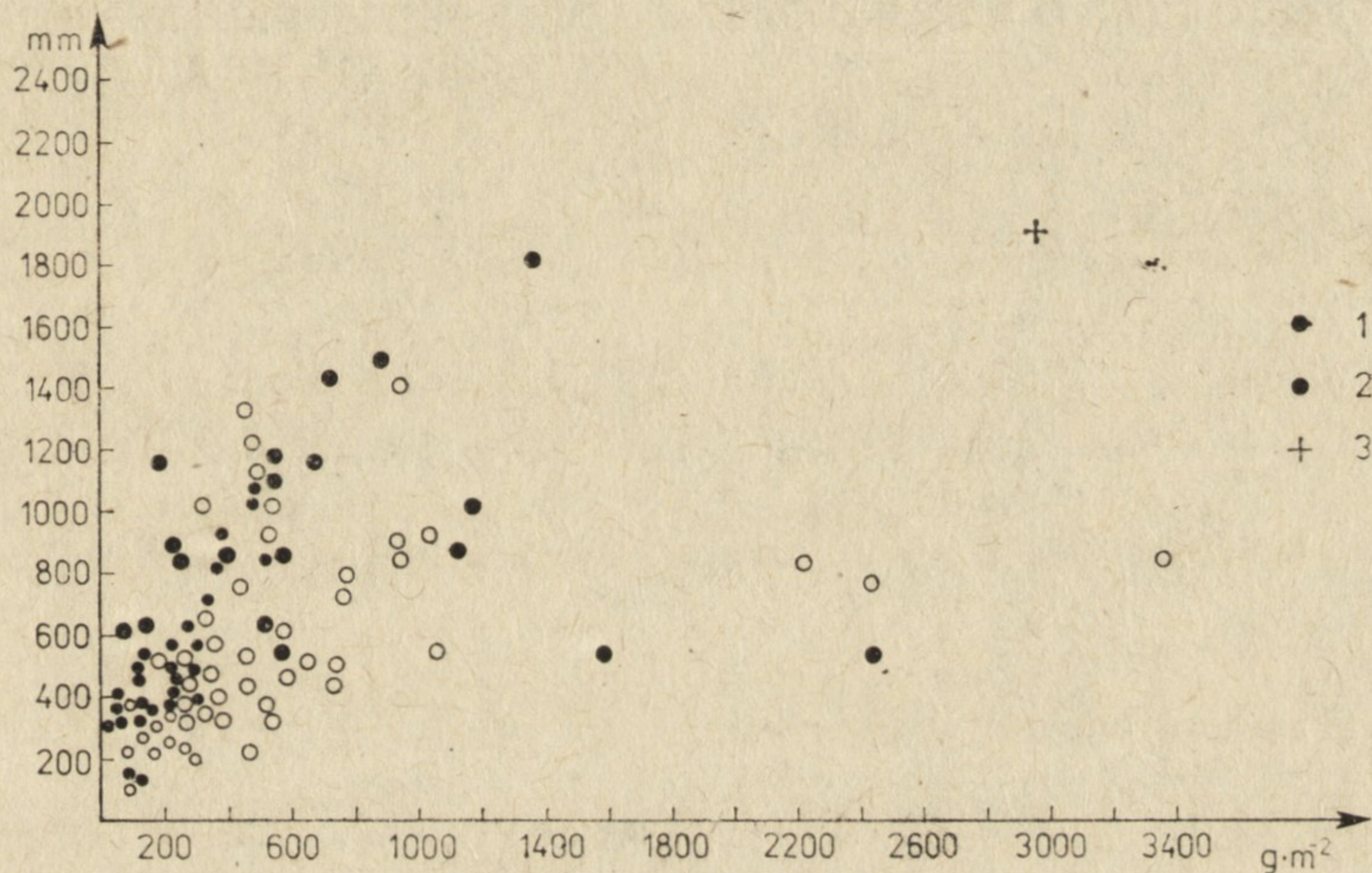
* Subboreal belt, ** boreal belt, *** humid tropics belt.

(1979). Obie serie danych zestawiono w tabeli I. Badane w programie amerykańskim prerie rozciągają się od Saskatchewan do Oklahomy i Nowego Meksyku; można je ustawić w dość ostrym 'gradiencie wilgotności od suchych, półpustynnych prerii krótkotrawiastych (Kolorado, Nowy Meksyk) po wilgotne prerie wysokie, nazywane nawet czasem subtropikalnymi (Oklahoma). Bazilevich, Rodin i Rozov (1971) znaleźli zbliżoną rozpiętość produktywności dla środowisk trawiastych w

Związku Radzieckim: roczna produkcja pierwotna waha się tam od $300 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (stepowiejące pustynie) do $1600 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (położone na południowych krańcach kraju wilgotne zbiorowiska trawiaste uznane za wtórną sawannę). Rozpiętość zatem dla obu kontynentów byłaby około 5-krotna; dane radzieckie i amerykańskie są prawie identyczne, nie tylko rozpiętość, ale i same przytaczane wartości są bardzo podobne na obu kontynentach. Ekstremalne wartości obu przedstawionych serii mają już korekty: jeśli chodzi o wartości najwyższe, ukazały się w literaturze informacje o bardziej produktywnych sawannach. Singh (1976) w podsumowaniu badań z terenu Indii podaje, że notowano do $4000 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ rocznie, Breymeyer (1978) dla sawanny panamskiej znajduje około $3000 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (dziennie do $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). Wrigley (1972) opierając się na danych z FAO podaje, że na pastwisku w Queensland dzienna produkcja trawy zwanej „pangola” wynosi $19 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; trawa ta po nawożeniu azotem ma dawać przyrost $280 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ dziennie. Tak wysokich wartości nie spotyka się w literaturze ekologicznej i wydaje się, że ze względu na możliwości różnic w metodach stosowanych przez ekologów i przez stacje rolnicze nie należy na razie używać tych danych do porównań. Pozostając zatem przy maksymalnych notowanych w literaturze ekologicznej $3000\text{—}4000 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ rocznie, stwierdzamy, że rozpiętość między produkcją maksymalną a minimalną w ekosystemach trawiastych jest ponad 10-krotna. Nad wartościami minimalnymi podawanymi w obu omawianych seriach nie zatrzymujemy się, gdyż są to minima w jakimś stopniu umowne. Nie można zmierzyć, na jakich wartościach produktywności kończą się zbiorowiska trawiaste, a zaczynają pustynie. Jest to równie trudne przy analizie coraz suchszych prerii lub stepów klimatu umiarkowanego, jak i przy zestawianiu coraz suchszych sawann klimatu tropikalnego. I w jednym i w drugim przypadku przy przechodzeniu do coraz suchszych, wreszcie wyraźnie pustynnych stanowisk możemy mieć stale do czynienia ze zbiorowiskami trawiastymi i jest sprawą umowy, od jakiego miejsca zaczniemy je nazywać pustynią.

Wielkość produkcji nadziemnej w ekosystemach trawiastych uzależnia się na ogół od opadów. Korelację taką, między opadami a produkcją nadziemną, otrzymuje dla 52 stanowisk Lauenroth (1979). Singh i in. (1980) znajdują wyraźną zależność pomiędzy produkcją nadziemną a dostępną w glebie wodą w 10 stanowiskach prerii północno-amerykańskiej. Zebrano w pracach publikowanych w ostatnich latach około 100 równoczesnych pomiarów opadów i produkcji nadziemnej w ekosystemach trawiastych z różnych części świata i przedstawiono je na rysunku 1. Produkcja nadziemna przedstawianych ekosystemów uzależniona jest od wielkości opadów szczególnie wyraźnie w niskoproduktywnych regionach. Zebrany na rysunku 1 zestaw pomiarów nie spełnia jednak proponowanej przez Waltera (1964) reguły, według której produkcja pędów nadziemnych miałaby wzrastać w proporcjach $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$

na każdy centymetr przyrostu opadów atmosferycznych. W naszych materiałach zależność między produkcją nadziemną a opadami wydaje się być bardzo zbliżona do prostoliniowej w zakresie do 1000—1200 g·m⁻² rocznie, powyżej tych wartości zależność między produkcją a opadami nie jest jasna.



Rys. 1. Wielkość opadów atmosferycznych (w mm) i roczna produkcja nadziemna (g suchej masy na 1 m²) dla 99 stanowisk trawiastych z różnych części świata. Dane według: 1 — Couplanda (1979), 2 — Lauenrotha (1979), 3 — Breymeyer (1978)

Precipitation (mm) and annual above-ground net production (g dry wt·m⁻²) for 99 various grasslands

After 1 — Coupland (1979), 2 — Lauenroth (1979), 3 — Breymeyer (1978)

Analizując dostępne w literaturze pomiary produktywności systemów korzeniowych w różnych ekosystemach trawiastych nie znaleziono ich uzależnienia od wielkości opadów. Coupland (1979) sugeruje zależność między biomasa podziemną a średnią roczną temperaturą w około 50 analizowanych przez niego ekosystemach trawiastych z różnych części świata. Autor nie podaje jednak żadnych obliczeń statystycznych, a tylko zestawia zebrane pomiary, które wykazują pewną tendencję zależności negatywnej, tj. biomasa roślinna podziemna zmniejsza się wraz ze wzrostem średnich rocznych temperatur.

2.2. Wskaźnik *P/B*

Stosunek *P/B* może być dobrym wskaźnikiem produktywności dla każdego poziomu troficznego; obliczony dla autotrofów jest charakterystyką całkowitej potencjalnej produktywności ekosystemu. Rodin i Bazilevich (1965) uznają, że wskaźnik *P/B* wyróżnia ekosystemy

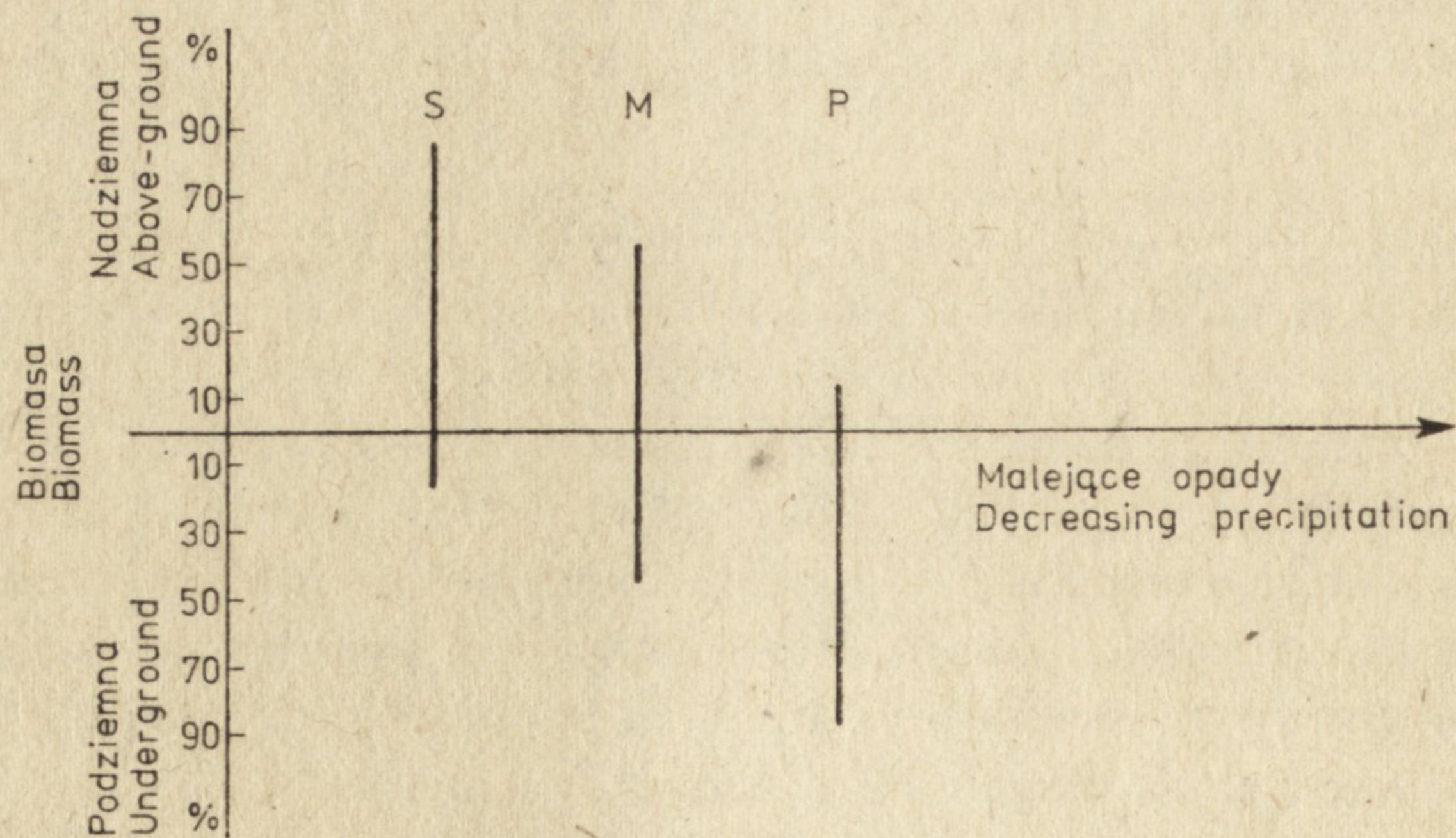
trawiaste spośród innych lądowych ekosystemów. Autorzy ci podają P/B równe 10—20% dla tundry, 2—5% dla lasów borealnych i subborealnych, 8—10% dla lasów tropikalnych, a aż 20—55% dla ekosystemów trawiastych. Runge (1973) na podstawie badań w Projekcie Solling (RFN) oblicza wskaźnik P/B stanowisk łąkowych na 58%, a stanowisk leśnych tylko 5%. Breymeyer (1978) analizując wskaźnik P/B czterech typów ekosystemów trawiastych podaje wartości następujące:

sucha preria północnoamerykańska	35%
łąki w dolinie Wisły	41—68%
pastwisko w Pieninach	59%
sawanna w Panamie	78—90%

Tak więc ekosystemy trawiaste charakteryzują się bardzo wysoką produkcją na jednostkę istniejącej biomasy (na jednostkę standing-crop) i należą niewątpliwie do najbardziej wydajnych producentów masy roślinnej wśród tzw. naturalnych ekosystemów lądowych.

2.3. Pionowy rozkład materii organicznej

Pionowy rozkład zapasów materii organicznej w ekosystemach trawiastych wydaje się być warunkowany głównie ilością dostępnej w danych warunkach wody. We wspomnianych już zestawieniach Breymeyer (1978) wykazuje, że rozłożenie biomasy w częściach nadziemnych i podziemnych roślin w krańcowo dobranych ekosystemach uzależnione jest od uwilgocenia badanych środowisk (rys. 2). W wilgotnej



Rys. 2. Procentowy udział części nadziemnych i podziemnych w całkowitej biomacie roślin trzech ekosystemów trawiastych o różnej wilgotności
S — sawanna w Panamie, M — łąka w dolinie Wisły, P — preria niskotrawiasta w Kolorado

The share of above-ground and underground parts of plants in three various grasslands

S — Panamanian savanna, M — meadow in the Vistula Valley, P — shortgrass prairie in Colorado

tropikalnej sawannie nadziemne części roślin stanowią ponad 80% całej ich biomasy, podczas gdy w suchej prerii wahają się około 10%. Nadwiślańskie łąki wykazują proporcje pośrednie: nadziemne i podziemne części stanowią po około 50% całkowitej biomasy roślin. Podobną prawidłowość stwierdzają Sims i Singh (1971) na preriach Ameryki Północnej. Wysokotrawiasta preria w południowej Oklahomie (najwilgotniejsze stanowisko w serii, prawie 900 mm opadów rocznie) ma słabo rozwinięte korzenie zajmujące tylko 35—42% całkowitej biomasy roślin. Natomiast niska, sucha preria z Kolorado (niewiele ponad 200 mm opadów rocznie) ma 90% całkowitej biomasy roślin w korzeniach. Podobnie dane z dużych serii środowisk opisywanych przez Bazilevich, Rodina i Rozova (1971) potwierdzają tę tendencję: biomasa korzeni wzrasta wraz z wysuszaniem się stepu. W suchych stepach biomasa ta zajmuje 74—95% w biomacie całkowitej, w stepach czarnoziemnych i łąkach stepowych 65—90%, na torfowiskach i łąkach mszystych może spadać do 10%. Do rozstrzygnięcia, czy sygnalizowana wyżej tendencja ma zasięg geograficzny, zebrano większą liczbę najnowszych danych na ten temat (tab. II). Zestawiano wielkość opadów atmosferycznych

Tabela II

Stosunek materii organicznej podziemnej do zielonej (*U/G*) i opady na 49 stanowiskach
 Ratio of underground to green organic matter (*U/G*) and precipitation on 49 grasslands

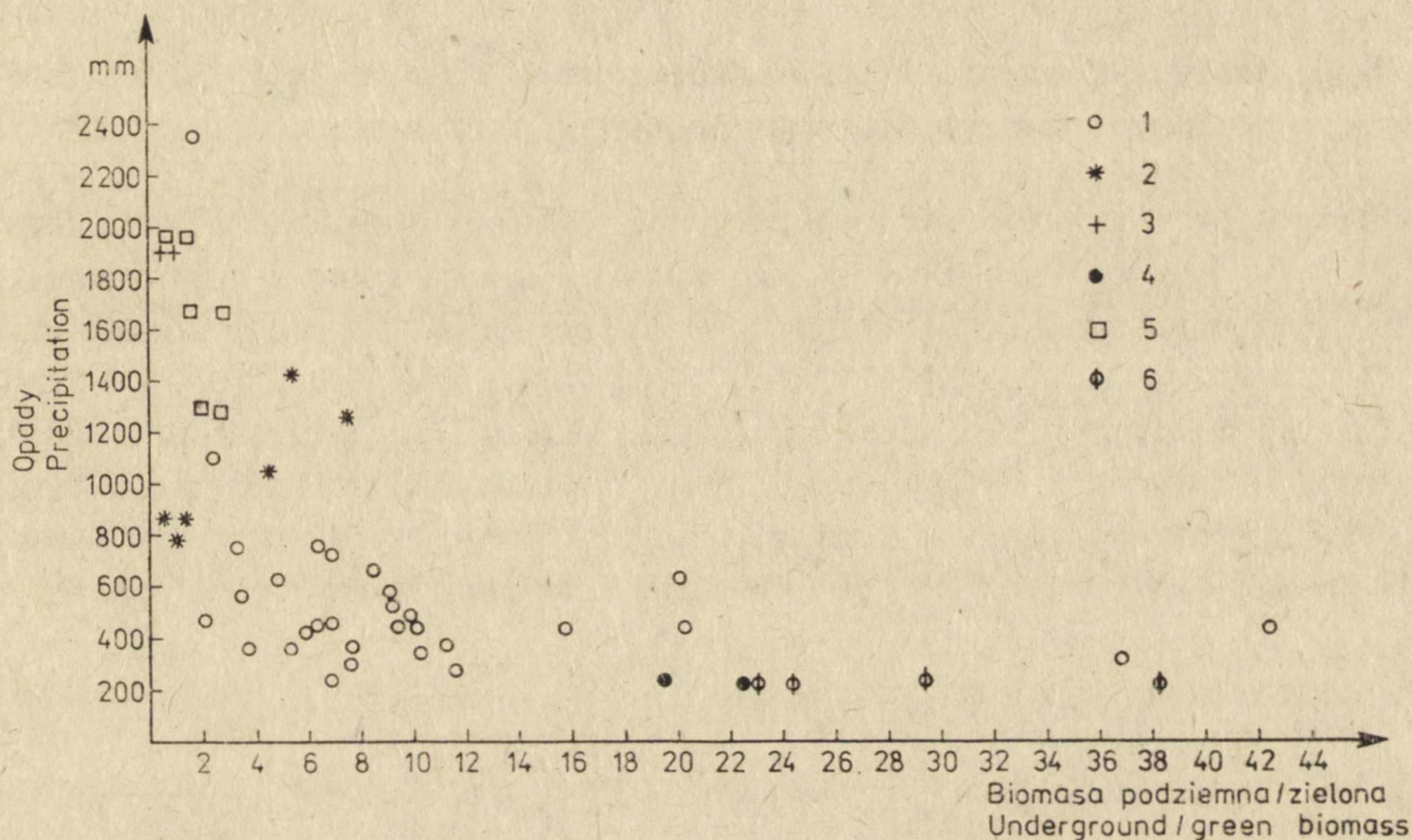
Stanowisko, kraj Stand and country	Opady Precip. (mm)	<i>U/G</i>	Autor danych Author of data collection
1	2		3
Kurukshetra, India	790	1,0	} Singh i (and) Joshi (1979)
Varanasi, India	843	0,2—0,3	
Sagar, India	1410	5,4	
Ratlam, India	1257	7,5	
Ujjain, India	1030	4,5	
Pacora, Panama	1900	0,3	} Breymeyer (1978)
Pacora, Panama	1900	0,5	
Pawnee, USA	231	19,7	} Coupland i (and) Van Dyne (1979)
Matador, Kanada (Canada)	202	22,5	
Gurwan Turuu, Mongolia	215	29,4	} Matuszkiewicz, Roo-Zielińska i Solon, nie publ. (unpubl.) 1980
—,,—	215	38,1	
—,,—	215	22,3	
—,,—	215	24,1	
Calabozo, Wenezuela (Wenezuela)	1294	2,6	} Breymeyer i in. (et.al.) nie publ. (unpubl.) 1977
—,,—	1294	2,0	
La Guanota, Wenezuela (Wenezuela)	1959	1,1	
—,,—	1959	0,6	
Mantecal, Wenezuela (Wenezuela)	1674	2,8	
—,,—	1674	1,7	

c.d. Tabeli II

1	2	3
Kursk, ZSRR (USSR)	687	8,4
Nowosybirsk, ZSRR (Novosibirskii District, USSR)	480	2,0
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	238	9,3
Priobskoje, ZSRR (Priobskoe Plateau, USSR)	370	5,6
Zabajkale, ZSRR (Zabaikalie, USSR)	320	36,8
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	438	15,7
Askania Nowa, ZSRR (Askaniya Nova, USSR)	380	11,2
Kraj Altajski, ZSRR (Altaiskii Krai, USSR)	250	6,7
Moravia, CSRS (Moravia, Czechoslovakia)	585	9,0
Tambowskie, ZSRR (Tambovskii District, USSR)	457	6,6
Nowosybirsk, ZSRR (Novosibirskii District, USSR)	380	2,7
Moravia, CSRS (Moravia, Czechoslovakia)	585	3,4
Okręg Leningradzki, ZSRR (Leningradskii District, USSR)	525	3,7
Solling, RFN (Solling, West Germany)	1100	2,4
Khokaido, Japonia (Khokaido, Japan)	2335	2,6
Tambowskie, ZSRR (Tambovskii District, USSR)	457	9,7
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	438	10,0
Okręg Omski, ZSRR (Omskii District, USSR)	300	7,5
Terschelling, Holandia (The Netherlands)	760	6,4
Morawia, CSRS (Moravia, Czechoslovakia)	585	3,1
Terschelling, Holandia (The Netherlands)	760	6,7
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	438	42,7
Nizina Węgierska, Węgry (Hungary, lowland)	650	20,0
Missouri, USA	520	7,0
Nowosybirsk ZSRR (Novosibirskii District, USSR)	350	10,1
Ujszentmargita, Węgry (Hungary)	620	4,7
Równina Kaspijska, ZSRR (Pircaspian Plain, USSR)	280	11,2
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	438	20,1
Karaczi, ZSRR (Karachi, USSR)	438	5,6
Nowosybirsk, ZSRR (Novosibirskii District, USSR)	440	6,0

Bazilevich i (and)
Titlyanova (1980)

rycznych i stosunek masy podziemnej roślin do masy zielonej. Rozkład tego stosunku w zależności od uwilgocenia środowisk przedstawiono na wykresie (rys. 3). Korelacja ujemna między wskaźnikiem przewagi



Rys. 3. Wielkość opadów atmosferycznych a stosunek podziemnej biomasy roślin do zielonej w różnych typach ekosystemów trawiastych

Precipitation and ratio of underground plant biomass to green biomass for various types of grasslands

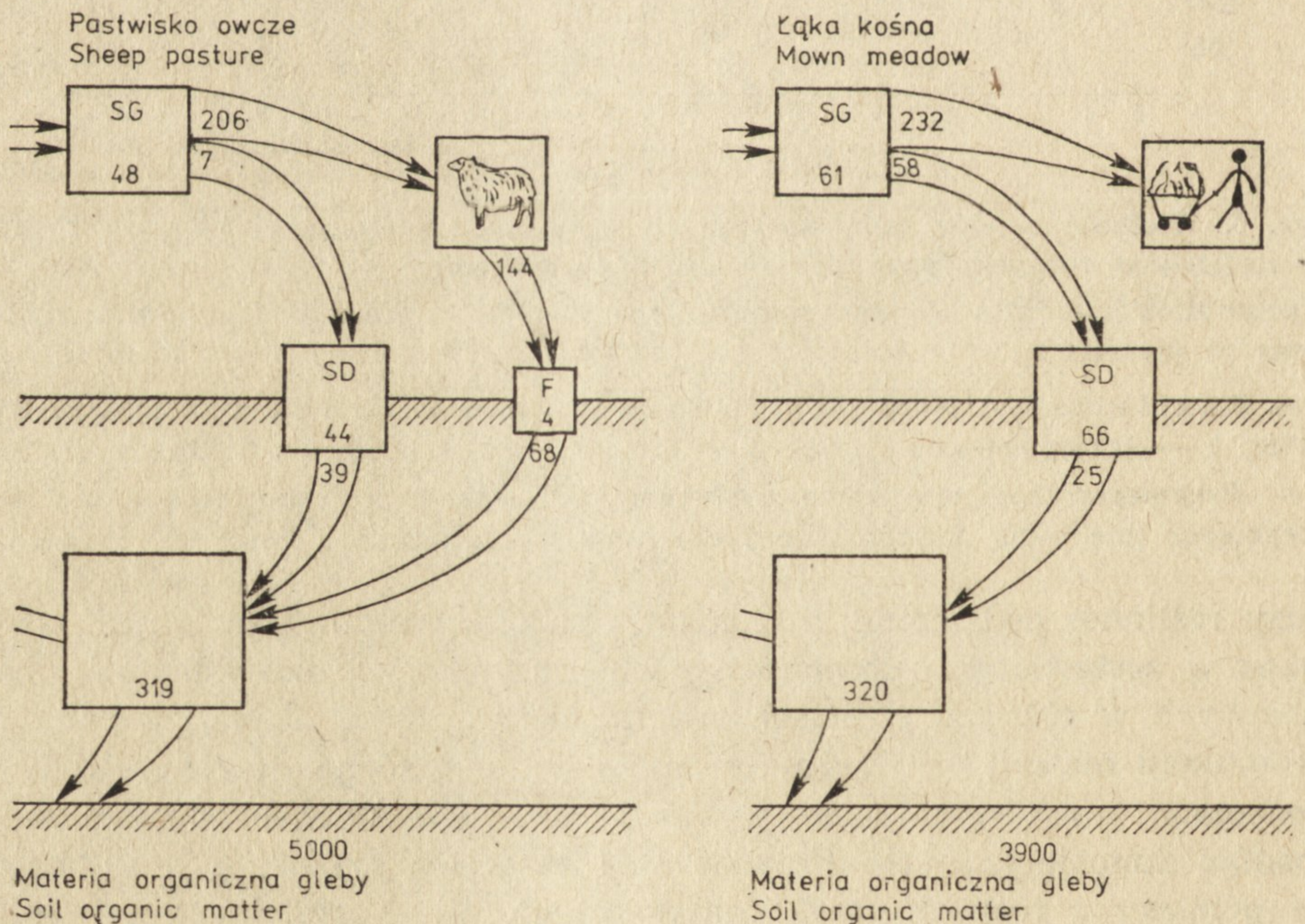
1 — Bazilevich i (and) Titlyanova (1980), 2 — Singh i (and) Joshi (1979), 3 — Breymeyer (1978), 4 — Coupland i (and) Van Dyne (1979), 5 — Breymeyer (nie publ. dane z Mongolii) (unpubl. data from Mongolia), 6 — Breymeyer (nie publ. dane z Wenezueli) (unpubl. data from Venezuela)

masy roślinnej podziemnej a opadami atmosferycznymi jest bardzo wyraźna w zestawionych pomiarach pochodzących z 49 ekosystemów rozrzuconych w różnych częściach świata. Można zatem uznać, że punkty akumulacji materii organicznej rozmieszczone są różnie w różnych ekosystemach trawiastych i że wykazują one uzależnienie od wielkości opadów atmosferycznych. Prawidłowość ta jest wyraźna, gdy zestawia się pomiary z różnych stref klimatycznych. W ekosystemach ze stref o dużych opadach atmosferycznych główna część materii organicznej zakumulowana jest w częściach nadziemnych roślin. W miarę wysuszenia środowisk akumulacja materii organicznej przenosi się pod ziemię; jest to akumulacja w postaci bardzo dużej masy żywych korzeni (stwierdzone dla suchej prairii amerykańskiej) bądź bardzo dużej masy rozdrobnionej w glebie martwej materii organicznej (stwierdzone dla łąk w dolinie Wisły). Zasadniczo podobną dystrybucję materii organicznej w lasach dwu stref klimatycznych, umiarkowanej i tropikalnej, stwierdzają Kira i Shidei (1967): w ekosystemach lasów tropikal-

nych główna część materii organicznej zakumulowana jest w żywych częściach nadziemnych, podczas gdy w lasach strefy umiarkowanej nieporównanie większa część materii organicznej akumuluje się w glebie.

3. Heterotrofy — charakterystyki ekologiczne i rola w krążeniu materii w ekosystemie

Struktura i funkcjonowanie podsystemu konsumentów w ekosystemach trawiastych warunkowane są wyraźnie przez sposób użytkowania. Jeśli jest to pastwisko, to działalność bydła obniża wyraźnie liczebność innych, bezkręgowych roślinożerców, a równocześnie prowokuje powstanie nowych ciągów troficznych (myślę tu o łańcuchu koprofagów) i wzrost liczebności i aktywności grup troficznych związanych z tymi ciągami. Przedstawienie fragmentu uproszczonej struktury troficznej łąki kośnej i pastwiska (rys. 4) wskazuje, w jaki sposób przebudowuje



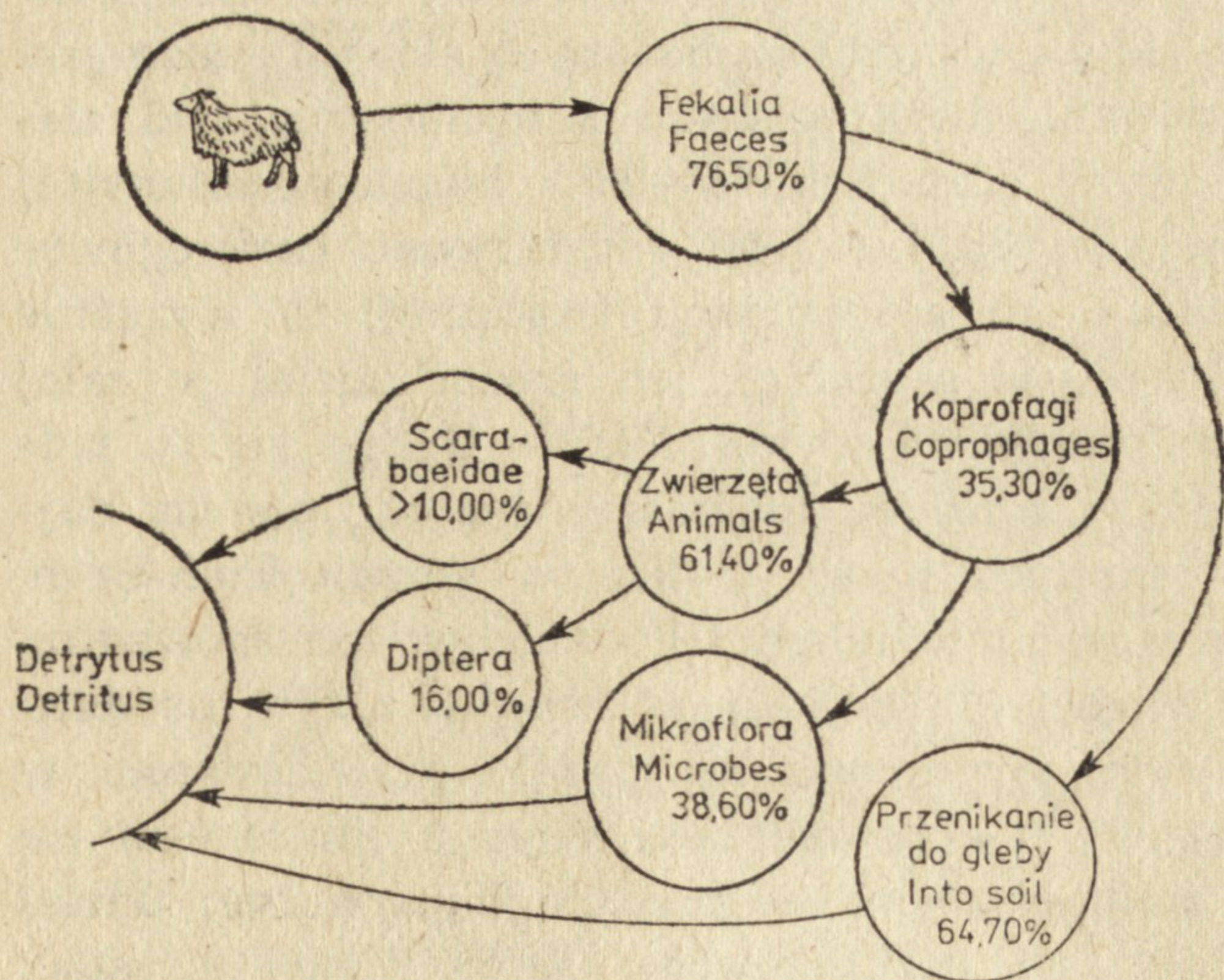
Rys. 4. Fragment uproszczonego modelu przepływu węgla przez dwa różnie użytkowane ekosystemy trawiaste

Strzałki — przepływy roczne C w $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$, prostokąty — retencja C w $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$. SG — części zielone roślin, SD — nadziemne części martwe roślin, F — fekalia. Wg Breymeyer i Kajak (1976, zmienione)

Part of the simplified model of carbon flow in two differently utilized grasslands
Arrows — flows of C in $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$. Boxes — retention of C in $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$. SG — standing green, SD — standing dead, F — faeces. After Breymeyer and Kajak (1976, changed)

się funkcjonowanie ekosystemu różnie użytkowanego. Sam wypas, jeśli utrzymany jest na odpowiednim poziomie, zwiększa produkcję roślinną i przyspiesza rotację masy roślinnej. Sims i Singh (1971) stwierdzają to dla wielu badanych w USA typów prerii, na których stosowano dawkowany wypas przez krowy. Duże kopytne, tak charakterystyczne dla środowisk trawiastych, należą do największych konsumentów utrzymywanych przez ekosystemy lądowe. Masa roślinna wytwarzana jest na pastwiskach przez producentów o niewielkich rozmiarach — czy oznacza to, że w ekosystemach opartych na produkcji drobnych producentów oczekiwać należy dużych, wymagających pokarmowo konsumentów? Runge (1973) stwierdza, że łąka potrzebuje o wiele więcej pierwiastków biofilnych niż las, aby związać tę samą ilość energii, a więc na pastwisku wytwarzana jest bardziej wartościowa masa roślinna niż w lesie.

Kał dużych roślinożerców pozostający na pastwiskach jest początkiem głównego strumienia przywracania pierwiastków biofilnych w tych ekosystemach, pod warunkiem, że funkcjonuje w nich dobrze rozwinięty podsystem koprofagów (rys. 5). Bezkręgowce koprofagiczne przyspieszają rozkład nawozu (Olechowicz 1974, 1976), rozrzucają (rozno-



Rys. 5. Przekazywanie energii w łańcuchu pokarmowym koprofagów na pastwisku owczym w Jaworkach (Pieniny) wg Olechowicz 1974, zmienione, Breymeyer 1974)

The transfer of energy in the coprophagous food chain of the sheep pasture in the Pieniny Mountains (after Olechowicz 1974, modified, Breymeyer 1974)

szą) i zakopują w ziemi fragmenty nawozu (Breymeyer 1974), stymulują aktywność bakterii żyjących w nawozie, związanych z przemianami związków azotowych (Breymeyer, Jakubczyk i Olechowicz 1975). W ekosystemach, w których nie ma tej grupy troficznej lub jest ona niewydajna, nawóz dużych roślinożerców leży długo na pastwisku, niszczy darń, a uwięzione w nim pierwiastki biofilne nie powracają do krążenia. Sytuacje takie opisywane są dla pastwisk australijskich, gdzie współcześnie podejmowane są próby introdukcji owadów koprofagicznych. Gillard (1967), Anonimus (1972) i Ferrar (1973) rozważają korzyści i zagrożenia ekologiczne związane z wprowadzeniem chrząszczy koprofagicznych (*Scarabaeidae*) na pastwiska australijskie. Wydaje się, że gatunki koprofagów wprowadzane do Australii są dobrze poznane pod względem ich specjalizacji i obyczajów pokarmowych i rola ich w funkcjonowaniu ekosystemów australijskich pastwisk będzie wyraźnie korzystna pod warunkiem oczywiście, że ustrzeżono się przed zawleczeniem wraz z nimi nie znanych na kontynencie australijskim chorób lub pasożytów. Wprowadzane do Australii chrząszcze z rodzaju *Aphodius* pochodzą z Afryki, poddawane są dokładnej kwarantannie i, jak wynika z pierwszych obserwacji, wydają się dobrze aklimatyzować na pastwiskach australijskich.

Rozkład biomas konsumentów w różnych ekosystemach trawiastych analizowany będzie na podstawie danych przedstawionych przez Zlotina (1970), Breymeyer (1978) i Dyer (1979) (tab. III). Prawidłowością powtarzającą się we wszystkich badanych ekosystemach jest wyraźnie obfitsze występowanie bezkręgowych konsumentów pod ziemią; biomasa ich waha się w granicach 64—99% biomasy całkowitej bezkręgowców, średnio wynosi 88,5%. Jeśli rozpatrywać bezkręgowce z tych ekosystemów według ich specjalizacji troficznej, to wyraźnie największą biomasę reprezentują saprofagi, ich średni udział w całej biomasie konsumentów bezkręgowych wynosi 79,6%. Notuje się tu jednak także 3 przypadki innego rozkładu biomas; występują one na najsuchszych stanowiskach badanych przez Zlotina w górach Tien-Szan. Stanowiska te — pierwsze osiem w tabeli III — ustawione są według wzrastającego niedosytu wilgoci i malejącej w związku z tym produktywności. W gradiencie tym zarysowują się pewne prawidłowości w rozkładzie biomas bezkręgowych konsumentów. Wraz z obniżaniem się uwilgocenia środowisk i zmniejszaniem się produkcji pierwotnej udział drapieżników w całej biomasie bezkręgowców wydaje się wzrastać; drapieżników jest stosunkowo więcej w środowiskach uboższych. Przeciwną tendencję wykazują saprofagi, których liczebność jest najwyższa w środowiskach wilgotnych o stosunkowo dużej produkcji roślinnej. Formy roślinożerne wykazują gwałtowny wzrost biomasy w trzech najsuchszych środowiskach z serii Tien-Szan. Są to roślinożerce przede wszystkim nadziemne, bo te właśnie stanowiska mają najwyższy udział

Tabela III

Biomasa bezkręgowców i jej struktura w różnych typach ekosystemów trawiastych

Dane wg Zlotina (1970), Breymeyer (1978), Dyera (1979). Stanowiska 1—8 położone są w górach Tien-Szan, 9—11 w centralnej i południowej Polsce, 12—13 w Panamie, 14—21 w Płn. Ameryce od Saskaczewan po Nowy Meksyk. Pomiar biomasy dotyczy masy suchej z wyjątkiem stanowisk z Tien-Szan

Biomass of invertebrates and its distribution in various types of grassland ecosystems

After Zlotin (1970), Breymeyer (1978) and Dyer (1979). Grasslands 1—8 are in the Tien-Szan Mountains, 9—11 in central and southern Poland, 12—13 in Panama, 14—21 in North America from Saskatchewan to New Mexico. Measurements of biomass concern dry mass with the exception of the Tien-Szan sites

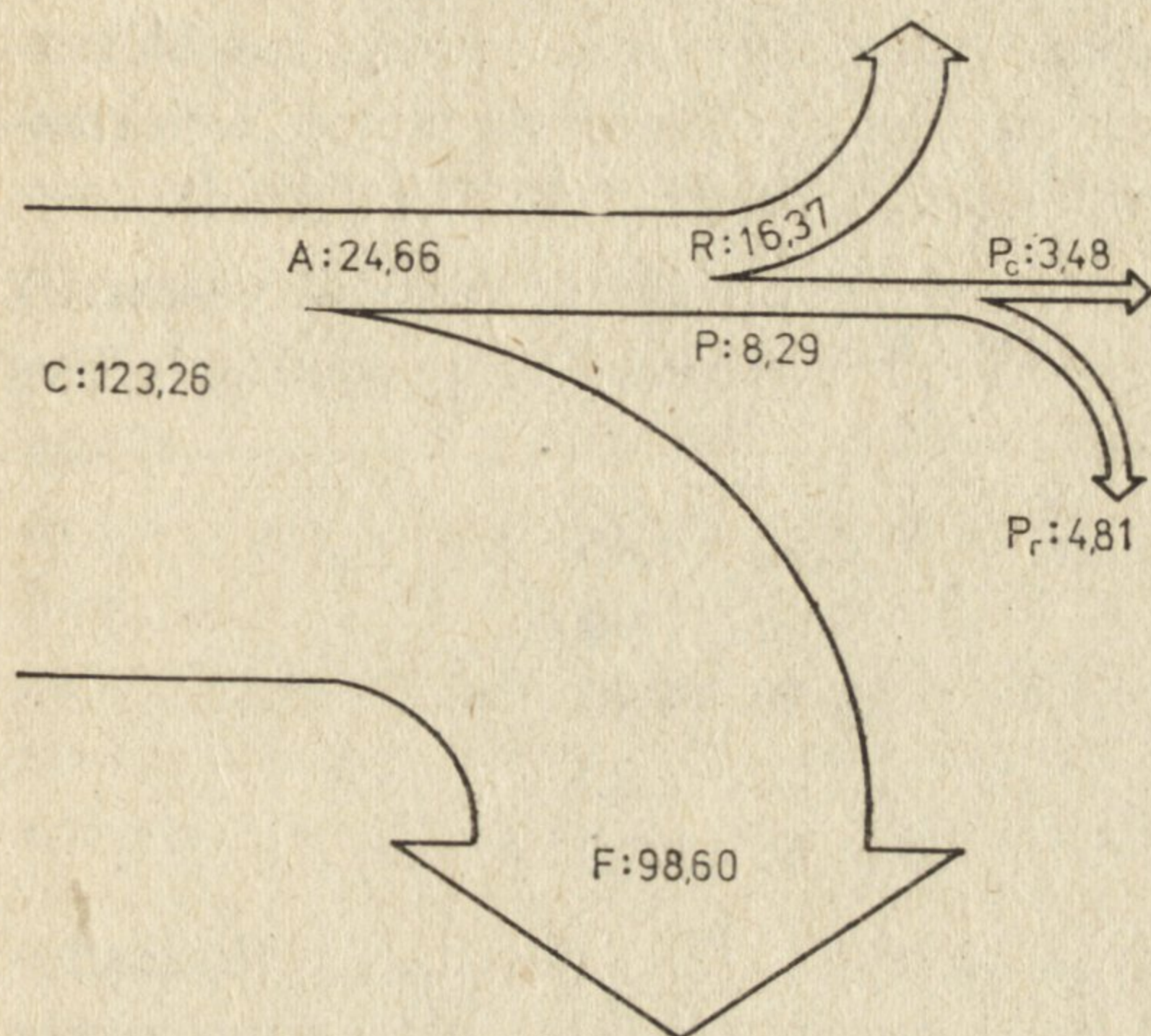
Typ ekosystemu Ecosystem type	Biomasa bezkrego- wców Inverte- brates biomass (g · m ⁻²)	Udział w biomacie (%) Percentage in biomass				
		Fauna		Grupy troficzne Trophic groups		
		nad ziemią above- -ground	pod ziemią under- ground	saprofagi saprophages	roślino- żerce herbivo- res	drapieżce carnivo- rous animals
1	2	3	4	5	6	7
1. Wilgotne łąki Wet meadows	54,04	0,5	99,5	97,6	1,9	0,5
2. Stepowiejące łąki Steppe meadows	21,39	0,9	99,1	96,7	3,0	0,3
3. Błota Marshes	10,95	1,2	98,8	98,2	1,1	0,7
4. Zimne stepy Cool steppes	2,69	6,4	93,6	87,7	10,4	1,9
5. Torfowiska Peat bogs	2,59	1,4	98,6	82,2	13,9	3,9
6. Suche stepy Dry steppes	0,96	24,3	75,7	43,4	51,7	4,9
7. Półpustynie Semideserts	0,60	31,1	68,9	31,2	65,8	3,0
8. Pustynie Deserts	0,19	23,4	76,6	53,8	34,3	11,8
9. Łąki Strzeleckie Strzeleckie meadows	6,48	6,0	94,0	91,0	3,0	6,0
10. Łąki Kazuń Kazuń meadows	7,43–12,33	6,0–3,0	94,0–96,0	94,0–96,0	4,0–2,0	2,0–1,0
11. Pastwisko Pieniny Pieniny pasture	6,0	1,0	99,0	93,0	5,0	2,0
12. Sawanna, rezerwat Savanna, reservation	1,02–1,49	13,0–31,0	87,0–69,0	76,0–60,0	10,0–29,0	19,0–11,0
13. Sawanna, pastwisko Savanna, pasture	0,32–1,68	6,0–10,0	94,0–90,0	92,0–80,0	8,0–10,0	0–19,0
14. Step krzaczasty Shrub steppe	1,59	5,0	95,0			

c.d. Tabeli III

1	2	3	4	5	6	7
15. Pastwisko górskie Mountain grassland	2,16	24,4	75,6			
16. Preria mieszana, Dakota Mixed prairie	2,83	9,3	90,7			
17. Preria pustynna Desert grassland	1,25	7,6	92,4			
18. Preria mieszana, Matador Mixed prairie	4,63	5,8	94,2			
19. Preria prawdziwa True prairie	2,09	10,9	89,1			
20. Preria niska, Pantex Shortgrass prairie	1,28	35,7	64,3			
21. Preria niska, Pawnee Shortgrass prairie	0,95	11,0	89,0			

fauny nadziemnej i najniższy saprofagicznej. Tak więc suche, półpustynne ekosystemy trawiaste w Tien-Szan charakteryzują się specyficzną strukturą troficzną, w której biomasa konsumentów rozdzielona jest w przybliżonych proporcjach między saprofagi i roślinożerce; stosunkowo duża część biomasy, bo 5—12% przypada na drapieżniki. Z danych zebranych w tabeli III wynika też wyraźnie, że fauna bezkręgowców na łąkach europejskich jest obfitsza niż w pozostałych badanych środowiskach trawiastych; prawdopodobnie w europejskiej strefie klimatu umiarkowanego bezkręgowce glebowe nie są ograniczane żadnym z drastycznie działających czynników limitujących — pokarm w postaci martwej materii organicznej odpowiednio uwilgoconej występuje obficie przez cały rok i ani długotrwałe susze, ani intensywna insolacja nie ograniczają rozwoju fauny glebowej.

Rola, jaką odgrywają w przekazywaniu materii w ekosystemach różni konsumenci może być różna, zależy ona zarówno od charakterystyk fizjologicznych zwierząt jak i od ich obyczajów pokarmowych, takich jak sposób pobierania pokarmu, ilość materiału pokarmowego niszczonego lub uszkodzanego w czasie konsumpcji, rytmiczność odżywiania się w stosunku do rytmiczności dostawy pokarmu, itp. Generalnie konsumenci przedłużają czas obrotu substancji odżywczych w ekosystemach wiążąc w swych tkankach część pierwiastków na czas swego życia. Z drugiej strony wiadomo jednak, że np. konsumenci pierwotni wydalają duże ilości kału zawierającego wiele substancji odżywczych, które szybko wracają do obiegu przez łańcuchy pokarmowe koprofagów, a nawet bezpośrednio filtrowane są do gleby w roztworach wodnych. Tak więc konsumenci wydalający duże ilości kału przyspieszają krążenie substancji odżywczych w ekosystemie (rys. 6). Dane pewnych autorów sugerują, że



Rys. 6. Utylizacja energii pokarmu przez populację *Acrididae* na 100 m² afrykańskiej sawanny w Lamto (Wybrzeże Kości Słoniowej)

A — asymilacja, C — konsumpcja, F — fekalia, R — respiracja, P — produkcja, P_c — przyrost ciała, P_r — reprodukcja. Wszystkie pomiary w kJ·m⁻²·r⁻¹. Wg Lamotte'a (1975, zmienione)

Energy utilized annually on 100 m² by population of *Acrididae* in African savanna (Lamto, Ivory Coast)

A — assimilation, C — consumption, F — faeces, R — respiration, P — production, P_c — growth, P_r — reproduction. All measurements in kJ·m⁻²·year⁻¹. After Lamotte (1975, modified)

roślinożerce mają niską asymilację pokarmu, a drapieżniki wysoką (Kleiber 1961, Reichle 1971, Heal i McLean 1975). Czy zatem roślinożerce zaopatrują ekosystemy w duże ilości kału i przyspieszają obrót składnikami pokarmowymi, a drapieżce obrót ten zwalniają? Wracamy do tego pytania analizując dane zebrane w większych ilościach w ostatnio wydanych syntezach MPB. Zebrane przez Gyllenberga (1980) i Kajak (1980) pomiary bioenergetyczne dla roślinożernych i drapieżnych bezkręgowców środowisk trawiastych pozwalają na porównanie tych grup tylko według jednego wskaźnika: asymilacja/konsumpcja (A/C):

roślinożerce	41,9%
drapieżce	70,7%

Jeszcze niższe wartości dla roślinożernego *Boottettix punctatus* (Scudder) podaje Mispagel (1978), który wskaźnik A/C ocenia na 20—23%. W analizie Gyllenberga (1980) roślinożerce zgryzające, przede wszystkim szarańczaki, mają wskaźnik A/C równy 37,7% (±3,5), wyraźnie niższy od roślinożerców ssących (48,9%±4,5) oraz wydzielonych w osobną grupę roślinożernych chrząszczy i łuskoskrzydłych (46,2%±±4,0). Tak więc roślinożerce gryzące mają najniższą wydajność asymi-

lacji (A/C) w swoim poziomie troficznym, oczywiście oprócz roślinożerców stałocieplnych, które charakteryzują się o wiele wyższym wskaźnikiem A/C wynoszącym według Gyllenberga średnio 77,5% ($\pm 6,4$).

Całkowicie odmiennie układa się wśród grup roślinożerców wskaźnik wydajności produkcji P/A . Wynosi on odpowiednio w procentach (wg Gyllenberga):

u stałocieplnych	2,46 \pm 0,46
u bezkręgowców gryzących	45,00 \pm 1,90
u bezkręgowców ssących	29,20 \pm 4,80
u <i>Lepidoptera</i> i <i>Coleoptera</i>	50,00 \pm 3,90
u zmiennocieplnych średnio	44,60 \pm 2,10

Z porównania tych dwu wskaźników A/C i P/A wynika wykalkulowana przez Couplanda i Van Dyne'a (1979) i uznawana przez nich za zadziwiająca relacja między szarańczakami a bydłem pasionym na suchej prerii w Saskatoon. Okazuje się mianowicie, że szarańczaki niszczą co najmniej tyle samo trawy, co krowy, asymilują jej wyraźnie mniej (155 kJ rocznie w stosunku do 615 kJ), ale produkcja ich nie jest tak wiele niższa od produkcji wołowiny (38 kJ krowy, 21 kJ \cdot m⁻² rocznie szarańczaki).

Bardzo wysoka wydajność respiracji znana jest dla różnych grup bezkręgowców; już w 1964 r. Golley i Gentry oceniają roczną produkcję tkanki w populacji *Pogonomyrmex badius* Letr. na najwyżej 1% w stosunku do produkcji ciepła przez tę populację. Potwierdzają to późniejsze badania Horn-Mrozowskiej (1976) i Pętał (1977), które też znajdują dla innych gatunków mrówek wskaźniki R/A przewyższające 90%. Nieco niższe wskaźniki R/A przedstawia Kajak (1980), średnio z 11 pomiarów dla bezkręgowych drapieżców wydajność respiracji R/A wynosi 71%. Mispagel (1978) podaje 55—68% dla szarańczaka, Lamotte (1975) 93% dla dżdżownicy *Millsonia anomala* Omodeo z Wybrzeża Kości Słoniowej. O proporcjach między ilością energii wydatkowanej na produkcję tkanek ciała i na oddychanie w całym ekosystemie doskonale wyobrażenie daje kalkulacja przeprowadzona przez Colemana i in. (1976) na podstawie badań prerii w Kolorado. Produkcja netto tej prerii wynosiła rocznie 14 452,8 kJ \cdot m⁻² (z tego 85% pod ziemią). Wszystkie heterotrofy działające w tym ekosystemie (łącznie z bydłem) zjadają rocznie 90% wyprodukowanej przez autotrofy masy organicznej, a uzyskaną w ten sposób energię zużywają na produkcję tkanek ciała w 23% i na respirację w 77%. Z kolei energia respiracji rozkłada się między różne grupy heterotrofów w sposób następujący:

heterotrofy nadziemne	1%
heterotrofy podziemne	99%
w tym mikroorganizmy	97%

Wszystkie grupy troficzne badane na prerii w Kolorado wykazują wielokrotną nadwyżkę kosztów energetycznych oddychania nad produkcją, stosunek R/P (respiracja/produkcja) waha się jak niżej:

heterotrofy nadziemne	4,9
roślinożerce	4,8
bydło	6,9
drapieżce	9,0
heterotrofy podziemne	3,3
saprofagi	3,3
mikroorganizmy	3,3
nicienie	5,2

Tak więc wydatki energetyczne przewyższają 3—9 razy wydatki na produkcję tkanek ciała heterotrofów na badanej prerii. Trzeba tu jeszcze raz podkreślić, że omawiane proporcje osiągnięte zostały przez Coleman a i in. 1976 drogą kalkulacji opartych na pewnej liczbie pomiarów empirycznych. Wiadomo na podstawie tych pomiarów, że różne organizmy mają różne zdolności do akumulowania i rozpraszania energii. Jednak ocena roli całych grup gatunków w gospodarce energetycznej oraz materiałowej ekosystemu jest stale jeszcze trudna i takie uogólnienia musi poprzedzić sporo badań szczegółowych i porównawczych.

Są grupy heterotrofów, które robią wrażenie życia „za darmo”, bez żadnego wyraźnego wpływu na strukturę troficzną ekosystemu, bez użytkowania jego podstawowych zasobów. Wiens (1972) powiada o ptakach prerii amerykańskich że są „falbankami”, „ozdóbkami” (frills) w ekosystemach, w których występują. Żyją one i rozmnażają się bez wyraźnego wpływu na ekosystem. Wydaje się, że grupy takie rozwijać się mogą np. na okresowych nadmiarach produkcji organicznej, które jako depozyty lub odpady akumulują się w pewnych punktach sieci troficznej. Podobnie dzieje się w przypadkach zużywania przez migrujące zwierzęta zasobów produkowanych w ekosystemach w takich ilościach, że nie mogą one być spożyte przez stałych mieszkańców. Bourliere i Hadley (1970a, 1970b) uważają, że zasoby takie akumulowane są w ekosystemach dzięki nierytmicznej produkcji roślinnej materii organicznej. W wielu ekosystemach strefy tropikalnej charakteryzujących się sezonowością klimatu (pora sucha — pora deszczowa) materia roślinna produkowana jest w okresie mokrym w tak szybkim tempie, że miejscowi konsumenci nie są w stanie jej zużywać. Jest to zresztą prawidłowość powtarzająca się, może w mniej ostrej formie, w wielu innych ekosystemach. Nierytmiczna produkcja masy roślinnej daje w wyniku jej sezonową akumulację — sezonową akumulację pędów zielonych, sezonową akumulację nasion. Na tych właśnie okresowych nadmiarach, depozytach lub odpadach utrzymują się często imigranci, dając wrażenie życia „za darmo”, bez wpływu na aktualne przekazy energii w ekosystemie.

Obserwuje się także sytuacje przeciwne, kiedy konsumenci występują w takich zagęszczeniach, że nie może wystarczyć dla nich pokarmu ze znanych w ekosystemie zasobów. W ten sposób występują np. pająki z rodziny *Lycosidae* w maksymalnie korzystnych dla nich warunkach środowiska abiotycznego na torfowiskach. *Lycosidae* występują w tych siedliskach w zagęszczeniach bardzo wysokich i obserwuje się, że żywią się mniejszymi przedstawicielami własnej rodziny (Breymeyer nie publ.). Oczywiście takie zamknięte pętle przepływów energii i materii w ekosystemie nie są całkowicie samowystarczalne, do utrzymania ich potrzebny jest dopływ energii z zewnątrz, ale można spodziewać się, że jest to dopływ mały. Utrzymywanie się nowych generacji drapieżników kosztem własnej populacji znane jest z obserwacji i eksperymentów. Fischer (1961) i Kiran Datta (1974 „Ecology of odonatan nymphs living in temporary ponds”, badania w Varanasi, India) stwierdzają, że larwy ważek karmione głównie, a nawet wyłącznie przedstawicielami własnego gatunku rosły znakomicie i wszystko wskazuje na to, że mogłyby osiągnąć dojrzałość płciową. Nie doszło do tego, gdyż w jednym z opisywanych doświadczeń wysechł zbiornik okresowy pod Varanasi, w którym dokonywano obserwacji, a w eksperymencie laboratoryjnym nie wystarczyło pokarmu na ostatnie stadia rozwojowe. Nie sposób ocenić, jak częste są podobne sytuacje w funkcjonujących, zrównoważonych ekosystemach, czy zaliczyć je należy do patologii w funkcjonowaniu ekosystemu czy też niektóre drapieżniki mogą w ten sposób utrzymywać i reprodukować swoje populacje. Z punktu widzenia obrotu materią w ekosystemie oznacza to okresową retencję pierwiastków w obrębie jednego gatunku lub grupy spokrewnionych, bliskich troficznie gatunków. Jest to retencja długotrwała, gdyż biomasa populacji może utrzymywać się na stałym poziomie, mimo że populacja przechodzi w tym czasie różne stadia fenologiczne. Właśnie dla jednego z gatunków *Lycosidae* stwierdzono stałość biomasy populacji: w czasie „młodości” populacji była to biomasa dużej liczby małych osobników, w czasie „dojrzałości” populacji — biomasa nielicznych, lecz dużych osobników dorosłych (Breymeyer 1967). Tak więc w swej stałej biomacie populacje bezkręgowych konsumentów mogą przechowywać bardzo długo określoną pulę pierwiastków niedostępnych w tym czasie w obrocie materii w systemie i nie zasilających produkcji roślinnej. Oczywiście takie „pętle” w strumieniach materii zwalniają jej przepływy między poziomami troficznymi.

Najmniejsi konsumenci w ekosystemach trawiastych, mikroorganizmy, są organizmami najbardziej czułymi na zmiany temperatury, wilgotności i napowietrzenia. Środowiska, w których zmienność tych czynników przekracza możliwości adaptacyjne mikroorganizmów, charakteryzują się nieregularną, niewydajną destrukcją resztek organicznych. Należą do takich np. torfowiska, bagna, wiele rodzajów chłodnych łąk

górskich, pustynne i półpustynne stepy i prerie, a także niektóre ekosystemy tropikalne. Niska wydajność podsystemu destruentów daje w rezultacie stałą lub okresową akumulację materii organicznej w glebie; akumulacja ta nie jest wielka, jeśli produkcja ekosystemu jest niska (np. pustynie i półpustynie). Jeśli natomiast produkcja jest wysoka, akumulacja także może być wielka. Być może ogromne zapasy energii zgromadzone wraz z materią organiczną w glebach w dawnych epokach geologicznych znalazły się tam dzięki wielkiej produkcji i minimalnej lub zerowej destrukcji w ówczesnych ekosystemach. Czy ewolucja ekosystemów polegała na coraz doskonalszym równoważeniu wydatków na produkcję i dopływów zapewnianych przez podsystem destruentów? Wydaje się, że byłaby to strategia korzystna, zapewniająca długotrwałe istnienie systemu w tych samych warunkach, a także ułatwiająca zasiedlanie środowisk ubogich w związki biofilne.

4. Piramidy troficzne w ekosystemach trawiastych

Przedstawianie struktury troficznej ekosystemu jako piramidy Eltona (1966) wymaga uproszczeń, daje jednak syntetyczny obraz budowy całego systemu użyteczny przy rozważaniach porównawczych. Entuzjaści piramidy stosując ją próbowali uogólniać rozmaite zjawiska w ekosystemie. I tak na przykład Clarke (1954) w swej interesującej książce ustawia w piramidę tempo produkcji, a nawet materię usuwaną z ekosystemu — obie próby wydają się nietrafne. Rigler (1973, 1975) krytykuje koncepcję poziomów troficznych wskazując na jej podstawową i dość oczywistą słabość: jest wiele gatunków, które trudno „przydzielić” do określonego poziomu troficznego, gdyż korzystają one z różnych źródeł pokarmu. Jest to prawda ewidentna, w każdym ekosystemie żyje wiele gatunków wszystkożernych. Wystarczy jednak określić ilościowo skład ich diety, aby ocenić proporcje, w jakich korzystają z różnych poziomów troficznych. Badania takie, oceniające ilość pokarmu pochodzenia zwierzęcego i roślinnego, znane są m.in. u mrówek (Petal 1967, Rogers, Lavigne i Miller 1972), ptaków (Moss 1969, Wiens 1972) i ssaków (Flehart i Olson 1969, Zemanek 1972). Warto tu podkreślić, że winny to być badania polowe, nie zmieniające naturalnych warunków codziennego życia badanych zwierząt. Wiadomo bowiem, że zwierzęta stawiane w sytuacjach przymusowych, niezwykłych dla nich, mogą zmieniać obyczaje pokarmowe bardzo drastycznie — znane są przypadki hodowli laboratoryjnych drapieżników karmionych z powodzeniem serem i inne, równie niezwykłe zmiany diety.

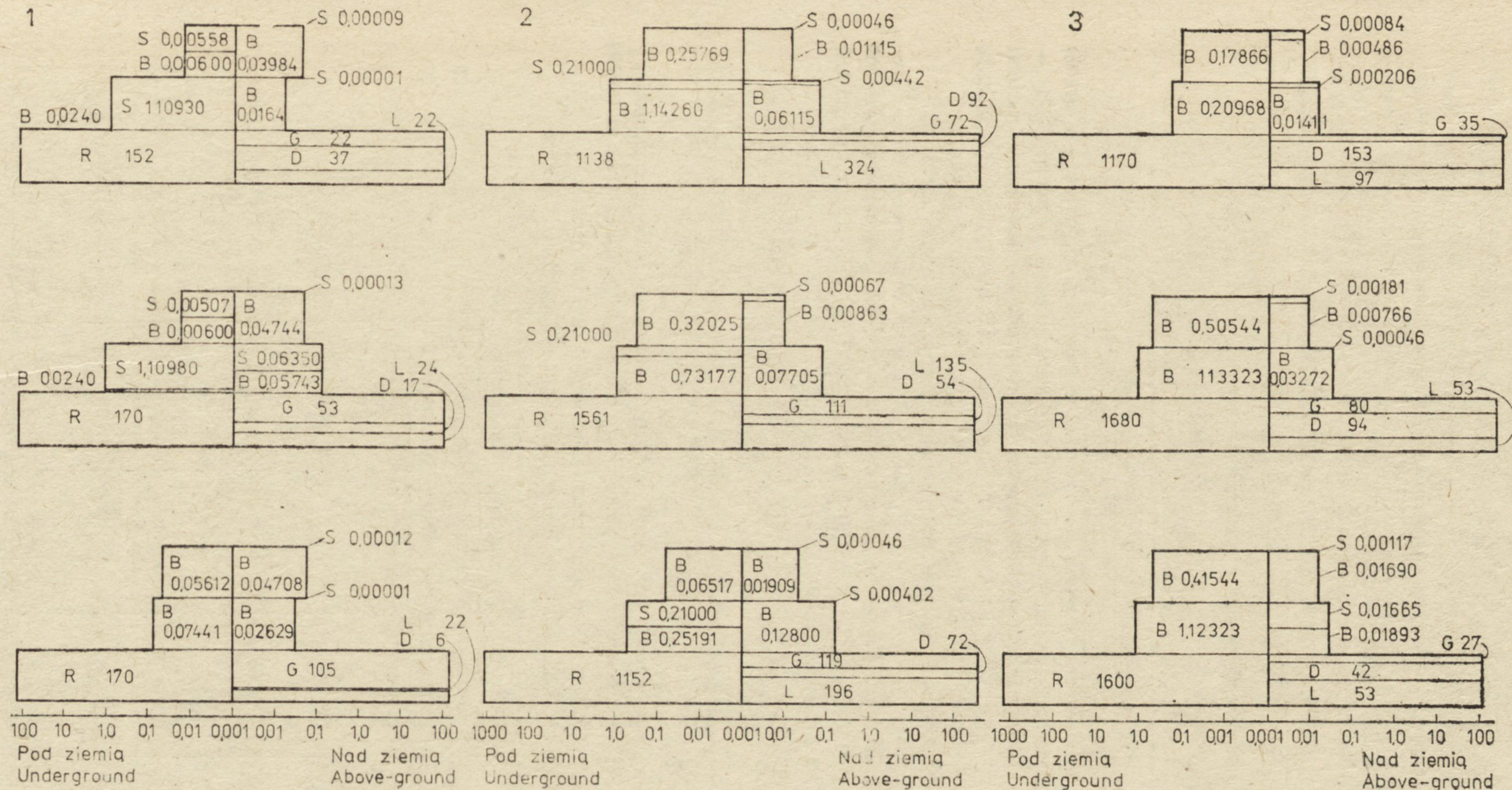
Piramidy troficzne oparte na danych gromadzonych w ciągu ostatnich lat w amerykańskich badaniach prerii przedstawiają French,

Steinhorst i Swift (1979). Badania prowadzono na wszystkich głównych typach prerii amerykańskiej (8 stanowisk) w ciągu kilku sezonów. Autorzy wybierają po trzy daty dla każdego stanowiska i zestawiają dla nich pomiary biomas następujących badanych komponentów ekosystemu — z poziomu producentów: korzenie, ściółka, stara materia martwa, tegoroczna materia martwa, materia żywa; z poziomu konsumentów pierwszego rzędu: bezkręgowce nadziemne, stawonogi podziemne, nicienie, drobne ssaki, susły, zajęczaki, sarny, antylopy, łosie, ptaki; z poziomu konsumentów drugiego rzędu: bezkręgowce nadziemne, stawonogi podziemne, gady, ptaki, drobne ssaki, kujoty. Na podstawie tych materiałów autorzy zestawiają trypoziomowe piramidy troficzne, wyróżniając wśród konsumentów biofagi i saprofagi (rys. 7). Po analizie statystycznej tak pogrupowanych materiałów uzyskano dość skąpe uogólnienia. Wszystkie stanowiska prócz pustynnych wykazują zbliżony, raczej spłaszczony kształt piramidy. Preria pustynna charakteryzuje się większym od pozostałych szczytem piramidy — powodem tego jest względna obfitość drapieżnych gadów w tym ekosystemie. Także to jedno stanowisko nie potwierdza prawidłowości znalezionej dla wszystkich pozostałych: wszędzie mianowicie biomas podziemne wyraźnie przewyższają nadziemne. Dla wszystkich natomiast typów prerii nie znaleziono różnic w kształcie i rozmiarach piramid konstruowanych dla różnych momentów sezonu na tym samym stanowisku. Zatem piramidy biomas nieco różne dla różnych stanowisk nie zmieniają się jednak w czasie — zmiany fenologiczne dotyczą jednostek mniejszych od ekosystemu i kompensują się.

Także według danych z ostatnich lat zbudowana jest piramida troficzna dla afrykańskiej sawanny (Lamotte 1975, rys. 8). Użyto tutaj wartości średnich i nie można wnioskować o zmienności sezonowej sawanny ani też porównywać podsystemu nadziemnego z podziemnym; uderza natomiast różnica w wyglądzie piramidy w porównaniu z omawianymi materiałami amerykańskimi — dysproporcja między biomasą producentów a konsumentów wydaje się być tu dużo większa.

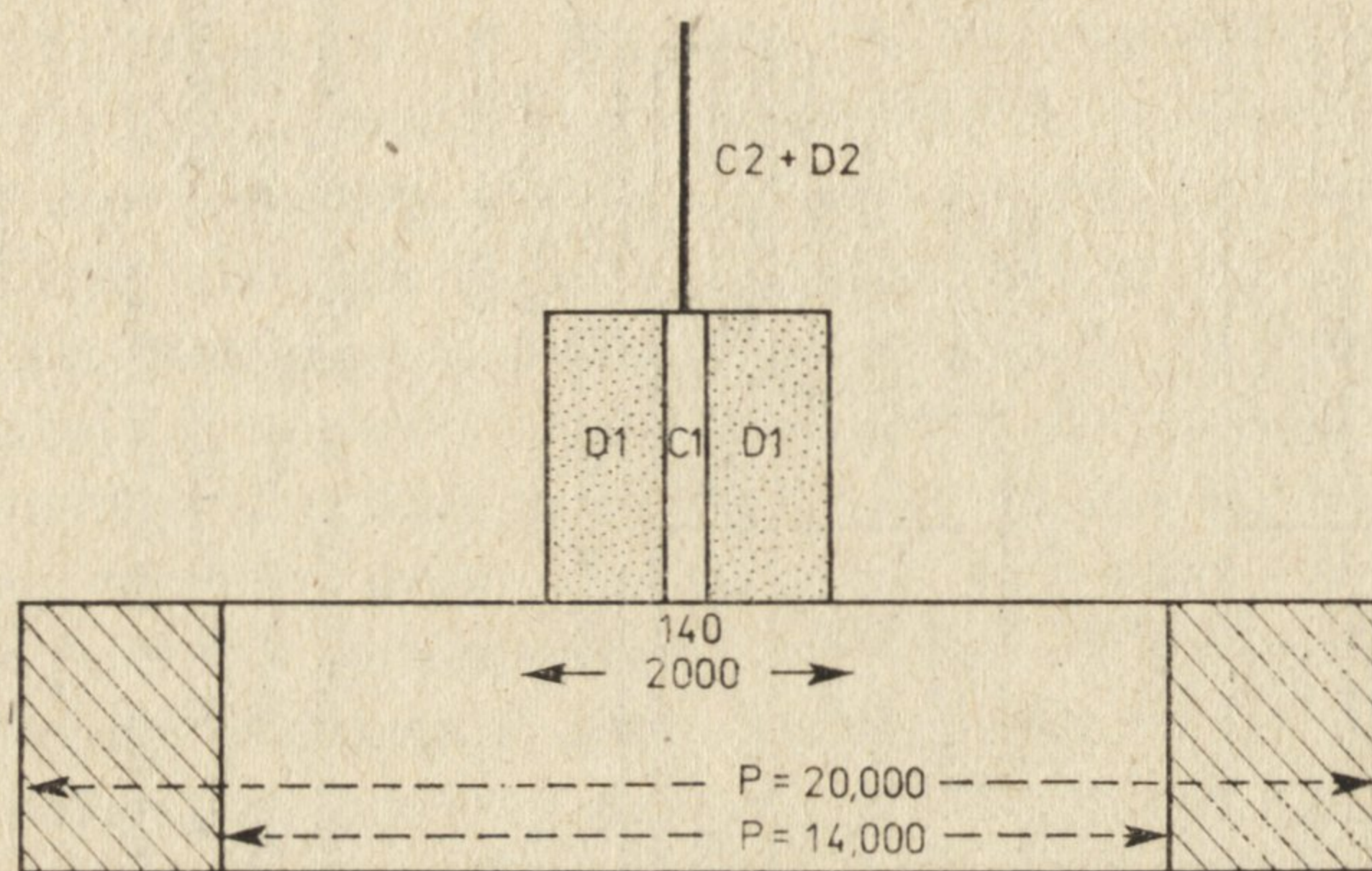
5. Relacje ilościowe między poziomami troficznymi

Do obliczeń proporcji ilościowych między poziomami troficznymi użyto danych liczbowych przedstawionych w opracowaniach Zlotina (1970, 1975), Lamotte'a (1975), Frencha, Steinhorsta i Swifta (1979), oraz materiałów własnych nie publikowanych i publikowanych (Breymeyer 1978). Z obliczeń przedstawionych w tabelach IV—VI wynika, że na amerykańskiej prerii stosunek biomas autotrofów do heterotrofów waha się około 1000. Oznacza to, że aż 1000 jednostek masy producentów przypada na jednostkę masy konsumentów. Dość podobny



Rys. 7. Piramidy biomas dla trzech rodzajów prairii amerykańskiej
1 — preria pustynna w Nowym Meksyku, dane z maja, lipca, września 1972; **2** — preria niska północna w Kolorado, dane z czerwca, lipca, sierpnia 1972; **3** — preria kępiasta w stanie Waszyngton, dane z marca, maja, czerwca 1972. Po prawej stronie osi *x* odkładane są biomasy nadziemne, po lewej podziemne w gramach suchej masy na 1 m². *B* — biofagi, *S* — saprofagi, *R* — korzenie, *L* — ściółka, *G* — zielone części roślin, *D* — martwe części roślin (Wg Frencha, Steinhorsta, Swifta 1979)

Piramids of biomass for three types of American prairies
1 — desert prairie in New Mexico, data from May, July, September 1972; **2** — shortgrass prairie in Colorado, data from June, July, August 1972; **3** — bunchgrass prairie in Washington State, data from March, May, June 1972. Above-ground and underground biomass in g dry wt per m². *B* — biophages, *S* — saprophages, *R* — roots, *L* — litter, *G* — green parts of plants, *D* — dead parts of plants (After French, Steinhorst and Swift 1979)



Rys. 8. Piramida biomas dla sawanny afrykańskiej według Lamotte'a (1975)
 P — produkcja pierwotna w $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{r}^{-1}$, $C1$ — konsumenci pierwotni, $D1$ — destruenci materii roślinnej, $C2$ — konsumenci wtórni, $D2$ — destruenci materii zwierzęcej. Zakreskowane ukośnie części bloku produkcji pierwotnej zaznaczają tę część biomasę roślinnej, która tracona jest w czasie wypalania sawanny
 Biomass pyramid of African savanna ecosystem after Lamotte (1975)
 P — primary production in $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{yr}^{-1}$, $C1$ — primary consumers, $D1$ — decomposers of plant matter, $C2$ — secondary consumers, $D2$ — decomposers of animals bodies. Parts of plant biomass lost during the fire are shown as shaded parts of the primary production box

Tabela IV

Stosunki biomas kolejnych poziomów troficznych w różnych rodzajach prerii amerykańskiej
 Wyliczenia z danych 1972 przedstawionych w pracy Frencha, Steinhorsta i Swifta (1979)
 Rations of the biomass of consecutive trophic levels in various American prairies
 Calculations on the basis of 1972 data from French, Steinhorst and Swift (1979)

Rodzaj prerii Type of prairie	Producenci	Producenci	Konsumenci I
	Konsumenci	Konsumenci I	Konsumenci II
	Producers	Producers	Consumers I
	Consumers	Consumers I	Consumers II
Kępiasta Bunch prairie	1375	1984	2
Niska południowa Shortgrass southern	1832	2071	7
Niska północna Shortgrass northern	1322	1657	4
Wysoka Tall	1306	1376	18
Mieszana Mixed	737	1124	2
Górska Mountain	748	922	4

Tabela V

Stosunek biomas producenci/konsumenci w ośmiu górskich ekosystemach trawiastych w masywie Tien-Szan

Przeliczenia oparte na danych z rozprawy Zlotina (1971); dane dotyczące biomasy roślin uśredniano, suchą masę zwierząt wyliczono jako 1/3 masy mokrej

Producers/consumers biomass ratio in eight mountain grasslands in the Tien-Szan

Calculations based on Zlotin (1971); dry mass of animals calculated as 1/3 of fresh biomass

Typ ekosystemu Ecosystem type	Producenci
	Konsumenci
	Producers
	Consumers
Błota Bogs	1917
Roślinność poduszkowa Cushion-like plants	2034
Wilgotne łąki Wet meadows	221
Stepowiejące łąki Steppe meadows	313
Zimne stepy Cool steppes	786
Suche stepy Dry steppes	1375
Półpustynie Semideserts	2115
Pustynie Deserts	3785

Tabela VI

Stosunki biomas poziomów i grup troficznych w kilku typach ekosystemów trawiastych (wg Breymeyer 1978); obliczenia dla roślin wyższych i fauny bezkręgowców

Ratios of the biomass of trophic levels and groups in various grassland ecosystems (after Breymeyer 1978); calculations for higher plants and invertebrates

Typ ekosystemu Ecosystem type	Producenci/konsumenci		Producenci
	Producers/consumers		Konsumenci
	nad ziemią above-ground	pod ziemią underground	Producers Consumers
Sawanna-rezerwat Savanna-reservation	5718	481	2227
Łąki Strzeleckie Strzeleckie Meadows	325	79	89
Łąki-Kazuń Kazuń Meadows	650	44	77
Pastwisko-Jaworki Jaworki pastures	297	100	113

stosunek biomas producentów do konsumentów otrzymuje L a m o t t e (1975), który oblicza go na 750 dla afrykańskiej sawanny. Dla sawanny panamskiej B r e y m e y e r (1978) znajduje aż 2000 razy większą biomasę autotrofów od heterotrofów. Autorka skłonna jest szukać niedociągnięć metodycznych powodujących sztuczne obniżenie faktycznie większej masy heterotrofów. Jednak dane Z l o t i n a (1970, 1975) pozwalają wyliczyć wartości jeszcze wyższe (tab. V). Według danych tego autora największe różnice w biomasach producentów i konsumentów spotyka się w środowiskach ekstremalnych: dla grupy bardzo suchych środowisk stosunek producentów do konsumentów waha się od 1375 do 3785, dla środowisk najwilgotniejszych wynosi on około 2000. Najefektywniejsza transformacja biomasy producentów w biomasę konsumentów zachodzi w ekosystemach znajdujących się w bardziej umiarkowanych warunkach środowiskowych — dla łąk stepowiejących i wilgotnych stosunek producentów do konsumentów waha się od 221 do 313. Jeszcze niższe wartości tego wskaźnika podawane są przez B r e y m e y e r (1978) dla polskich łąk i pastwisk — waha się on od 77 do 113 (tab. VI). Nie trzeba dodawać, że są to także łąki i pastwiska umiarkowanych warunków środowiskowych. Inna powtarzająca się w materiałach przedstawionych w tabeli VI prawidłowość to wielokrotnie wyższy stosunek producentów do konsumentów w piętrze nadziemnym. Ilość biomasy roślinnej przypadająca na 1 g biomasy konsumentów jest wyraźnie większa w warstwie traw niż w warstwie korzeni. Tak więc biomasa bezkręgowców glebowych jest większa zarówno w jednostkach bezwzględnych (jak wykazano w poprzednim rozdziale), jak i w stosunku do biomasy roślinności. Prawdopodobne zatem jest, że zwierzęta glebowe lepiej wykorzystują pokarm, bardziej jednak prawdopodobne, że wiele z nich żywi się cząstkami rozdrobnionej materii organicznej i mikroorganizmami znajdującymi się w glebie, a tej puli pokarmu nie potrafimy na razie ocenić ilościowo.

Na podstawie materiałów amerykańskich (tab. IV) próbowano obliczyć przepływ materii między drugim a trzecim poziomem troficznym (konsumenci I rzędu—konsumenci II rzędu). Stosunek biomas między tymi dwoma poziomami troficznymi waha się od 2 do 18, jest zatem o kilka rzędów niższy od wszystkich uprzednio obliczanych wskaźników producenci/konsumenci. Dowodzi to, że przekazywanie materii na wyższych poziomach troficznym jest efektywniejsze. Niewątpliwie bowiem stosunek biomas dwu poziomów troficznym może być traktowany jako wskaźnik wydajności przekazywania biomasy i tak go będziemy nazywać. Jest to wskaźnik obarczony niewątpliwie mniejszym błędem niż spotykany w literaturze ekologicznej wskaźnik wydajności produkcji oparty na ocenach produkcji odpowiednich poziomów troficznym. Błędy w ocenach produkcji całych poziomów troficznym muszą być bardzo duże, szczególnie na wyższych piętrach drabiny troficznej — konsumenci

występują w wielkiej liczbie gatunków, których przyrosty biomasy, płodność i zagęszczenie ocenić jest trudno. Odum (1971) podaje wartości od 10 do 20% jako rozpiętość wydajności produkcji między poziomami troficznymi w różnych ekosystemach (obliczane jako NP_n/NP_{n-1}). Ciekawe wyniki w tym zakresie podaje Reichle (1971), który oblicza stosunek A_n/NP_{n-1} (gdzie A_n jest asymilacją poziomu n , a NP_{n-1} produkcją netto na poziomie $n-1$) dla kilku poziomów troficznych:

saprofagi	0,11—0,17
fitofagi	0,02—0,07
drapieżniki	0,02

Tak więc wydajność produkcji (tak nazywa ją autor, choć wydaje się, że precyzyjniej byłoby mówić o wydajności asymilacji) między poziomami troficznymi waha się od 2 do 17%, będąc najniższą dla drapieżników, a najwyższą dla saprofagów. Niska wydajność drapieżników kłóci się z wyobrażeniami ekologów o ekonomicznym wykorzystywaniu pokarmu przez tę grupę zwierząt, wyniki Reichlego wydają się bardzo dyskusyjne. Duża rozpiętość wskaźników podawanych przez różnych autorów sugeruje, że nie jest możliwe przewidywanie produkcji wtórnej ekosystemów z ich produkcji pierwotnej. „Dane współczesne nie dają podstaw do sądzenia, że heterotrofy po prostu „pasożytują” na autotrofach” — powiada O’Neil (1976). Nie byłoby zatem możliwe ocenianie biomasy, produktywności i innych wskaźników bioenergetycznych konsumentów na podstawie biomasy i produktywności producentów, ani też uzależnianie od siebie poszczególnych grup konsumentów. O’Neil analizował strukturę sześciu różnych ekosystemów i stwierdził, że nie ma zależności między biomasą heterotrofów a produktywnością autotrofów. Zachodzi natomiast wyraźna zależność między stosunkiem biomas heterotrofy/autotrofy a czasem obrotu dla całego systemu („system turnover time”). O’Neil nadużywa tu nieco naszego zaufania, trudno bowiem, znając stan dzisiejszej wiedzy uwierzyć, że możliwe jest wyznaczenie rzeczywistego czasu obrotu dla dużych, naturalnych ekosystemów lądowych. Generalna sugestia autora, że zbyt prosto wyobrażamy sobie uzależnienie pokarmowe heterotrofów od autotrofów jest jednak z pewnością słuszną. Z niezgodnego z rzeczywistością upraszczania tej zależności wynikają prawdopodobnie kłopoty przy konstruowaniu budżetów energii przepływającej między poziomami troficznymi. Trojan (1967, 1968), Ryszkowski (1972), Andrews i in. (1974) zakładali, że produktywność heterotrofów winna być proporcjonalna do produktywności autotrofów. Tymczasem jest wielce prawdopodobne, że zależność ta jest bardziej skomplikowana.

6. Rozważania o „strategiach” ekosystemów trawiastych

Jak już sugerowano, wydaje się oczywiste, że długowieczne, ustabilizowane ekosystemy — zanim do tej stabilizacji doszły — stawiane były w trakcie ewolucji wobec konieczności dostosowywania się do zmian klimatu i podłoża. Sposoby przystosowywania się do tych zmian nazywać będziemy, licząc trochę na wyrozumiałość czytelników, „strategiami” ekosystemów. I tak w zakres różnych strategii ekosystemów prowadzących do zapewnienia im dopływu pierwiastków inwestowanych stale w produkcję materii organicznej wchodzi różne sposoby przywracania tych pierwiastków do obiegu. Destrukcja materii organicznej należy do procesów ekologicznych bardzo czułych na zmiany w środowisku abiotycznym. W szczególności ostatni człon tego łańcucha troficznego, mikroorganizmy, wykazuje natychmiastową i ostrą reakcję na zmiany czynników abiotycznych. Dezaktywacja mikroorganizmów (przy np. glebie zbyt suchej lub zbyt wilgotnej, w czasie większych mrozów, itp.) zwalnia tempo rozkładu i prowadzi do akumulacji resztek organicznych i zawartych w nich pierwiastków biofilnych. Ekosystemy rozwijają mechanizmy wspomagające działalność mikroflory. Na przykład na łąkach w dolinie Wisły rozwija się bardzo liczna makrofauna glebowa złożona głównie z geofagów (dżdżownice) przepuszczających przez swój przewód pokarmowy wielkie ilości gleby i stymulujących w ten sposób rozwój mikroflory. W warunkach suchych stepów i prerii dżdżownice nie znajdują warunków do życia, ale liczne są tu saprofagiczne chrząszcze rozdrabniające materię roślinną, a także rozwija się ogromna masa mikroorganizmów, które mają zdolność przeżywania okresów suszy w stanie nieaktywnym i natychmiastowego uaktywniania się po deszczu. Jeszcze inna „strategia” przywracania pierwiastków biofilnych do krążenia opisywana jest dla ekosystemów sawann w wilgotnych strefach tropikalnych. Went i Stark (1968) przedstawiają teorię prostego (bezpośredniego — direct) krążenia pierwiastków biofilnych w ekosystemach tropikalnych: grzybnia rozwinięta w tamtejszych warunkach zarówno w warstwie humusowej jak i na powierzchni gleby może prawdopodobnie sama „trawić” martwe resztki organiczne i przeprowadzać następnie rozpuszczone związki odżywcze bezpośrednio do żywych komórek korzeni. Podobne sugestie wysuwają Odum, Lugo i Burns (1970) uznając, że w wilgotnym lesie równikowym mikoryza działa jako chwytacz pierwiastków biofilnych rozpuszczonych w wodzie deszczowej. W ten sposób w tropikalnych strefach wielkich deszczów pierwiastki biofilne przywracane są do krążenia zanim dotrą do gleby, gdzie grozi im szybkie wypłukanie. Badania Zlotina (1971) sugerują jeszcze inny sposób przywracania pierwiastków biofilnych do obiegu w ekosystemach trawiastych. Autor podkreśla rolę destrukcji abiotycznej, tj. rozkładu zachodzącego na skutek różnych działań fizycznych i chemicznych

na martwą materię w ekosystemach. Zlotin eliminował działanie organizmów żywych i stwierdził, że znikanie martwej materii uzyskiwane wyłącznie drogą abiotyczną stanowić może około 50% całkowitej destrukcji w ekosystemach stepowych. Tak więc ekosystemy dysponują różnymi mechanizmami przywracania pierwiastków biofilnych do obiegu. Podjęcie rozważań, które z tych mechanizmów są pierwotniejsze, które wykształciły się później i jakie są strategie „wyboru” któregoś z nich, będzie możliwe dopiero wtedy, gdy nagromadzi się więcej danych porównawczych dokumentujących charakter i tempo destrukcji materii organicznej w różnych typach ekosystemów.

Tempo przekazywania materii organicznej między poziomami troficznymi zależne jest od ilości i różnorodności konsumentów działających w systemie. W opracowaniach z ostatnich lat podkreśla się regulacyjną rolę konsumentów, niezależną od stosunkowo niewielkich biomas. Lee i Inman (1975) oraz O'Neil (1976) przedstawiają dowody matematyczne sugerujące, że konsumenci odgrywają rolę regulatorów tempa procesów ekosystemowych i zwiększają zdolność ekosystemu do powrotu do równowagi w przypadku pojawienia się zakłóceń. Wedle teoretycznego dowodu potrzebne są tylko niewielkie zmiany biomasy heterotrofów, ażeby z powrotem ustalić równowagę w systemie. Mechanizmy ekologiczne prowadzące do osiągnięcia tej równowagi mogą być prawdopodobnie różne. Dobór odpowiedniego zestawu konsumentów ustawionych w odpowiedniej długości łańcuchy daje możliwości manipulowania zarówno tempem jak i ilością materiału przekazywanego z jednego poziomu troficznego na drugi. Ekosystemy o dobrze rozwiniętej strukturze troficznej, zbudowane z dużej liczby konkurujących ze sobą gatunków, charakteryzują się wolnym przepływem materii między głównymi poziomami troficznymi, ponieważ duże porcje pierwiastków biofilnych są zawsze zamknięte w ciałach licznych i różnorodnych konsumentów. Dobrym przykładem takiego ekosystemu są Łąki Strzeleckie, łąki badane przez wiele lat w Kampinoskim Parku Narodowym, na których od chwili zakazu ich użytkowania zaczęła się powolna sukcesja w kierunku lasu. Coraz bogatszy zestaw nisz ekologicznych był zajmowany stopniowo przez coraz bardziej zróżnicowany zestaw konsumentów połączonych w długie, rozbudowane łańcuchy troficzne. Stwierdzono, że często liczba gatunków konsumentów znajdujących w obrębie pojedynczej grupy taksonomicznej lub ekologicznej przewyższa liczbę gatunków wszystkich roślin naczyniowych tego ekosystemu (Breymeyer 1971). W szczegółowo analizowanych łańcuchach troficznych doliczano się konsumentów IV, a nawet V rzędu (Breymeyer i Petal 1968, Petal i Breymeyer 1969). Tak liczni konsumenci włączający się w przekazywanie materii zwalniają tempo tego procesu. Można się spodziewać, że im zwierzęta większe, tym bardziej opóźniają przekazywanie pierwiastków biofilnych. Najszybciej przekazywane są pierwiastki bio-

filne przez populacje organizmów małych, o krótkim życiu. Ewolucja gatunków prowadzi do powstawania form większych, dłużej żyjących, które skuteczniej bronią się w walce o byt, m.in. są efektywniejsze w utrzymywaniu pierwiastków biofilnych w obrębie swego ciała. Czy ewolucja ekosystemów doprowadza do ustalania proporcji między populacjami zwierząt długo żyjących i populacjami szybkich „przekazników”? Czy ekosystemy przyjmują (utrzymują) określoną liczbę populacji obu rodzajów w zależności od możliwości materiałowych i energetycznych siedliska? Wydaje się, że w czasie ewolucji ekosystemów musiało dochodzić do wyborów strategii odpowiednich ze względu na dostępne zasoby, klimat i zestaw gatunków do obsady systemu.

Dobór konsumentów w ekosystemach rozważać można z jeszcze innego punktu widzenia: zwierzęta magazynujące w ciałach pierwiastki biofilne służą jako mechanizm rozpraszania w czasie dostawy tych pierwiastków do roślin. Całkowite uwolnienie pierwiastków związanych w ciele zwierzęcia następuje w chwili jego śmierci, a frekwencja tych śmierci zależna jest przede wszystkim od rodzaju i wielkości organizmu i od warunków klimatycznych. Southwood (1976) przedstawia dane ilustrujące zależność między rozmiarami ciała a czasem trwania generacji u rozmaitych organizmów. Lamotte i Meyer (1977) prezentują wyniki dowodzące przyspieszenia wymiany pokoleń u zwierząt żyjących w afrykańskiej sawannie, tj. w klimacie bardzo ciepłym. A zatem zwierzęta o odpowiednim tempie umierania, tj. tempie uwalniania zawartych w ich ciałach pierwiastków, mogą być dobierane w ekosystemach. Wobec stwierdzonej wyraźnej nierytmiczności w produkowaniu materii roślinnej, przetrzymywanie pierwiastków biofilnych w ciałach konsumentów i stopniowe ich uwalnianie w rytmie umierania zwierząt jest niewątpliwym mechanizmem rozciągania w czasie zarówno retencji pierwiastków w systemie, jak i ich dostawy do płynów glebowych i roślin. Czy jest to mechanizm znaczący w krążeniu materii w ekosystemach, w przekazach materii z jednego poziomu troficznego na drugi? Prawdopodobnie bywa różnie. Na przykład nie wydaje się to być ważny mechanizm w opisywanych wyżej wilgotnych sawannach tropikalnych, gdzie bardzo korzystne warunki abiotyczne stymulują tempo produkcji zielonych części roślin. Konsumenty tych ekosystemów nie przystosowali się do tak dużej produkcji masy roślinnej i, w rezultacie, biomasa zielona jest w niewielkim stopniu przez nich zużywana. Konsumenty odgrywają zatem prawdopodobnie niewielką rolę w regulacji krążenia pierwiastków w tych ekosystemach.

Rozważając jednak dalej konsekwencje opisanej sytuacji można stwierdzić, że w ekosystemach tych akceleracja tempa produkcji w jednym podsystemie (na jednym poziomie troficznym) nie doprowadziła do odpowiedniego tempa rozwoju innego, zależnego podsystemu (poziomu troficznego). Tak więc rozmiary poziomu troficznego (jednego pod-

systemu) są w pewnym tylko stopniu zależne od poprzedniego poziomu troficznego (od innych podsystemów). Jaki jest stopień ich niezależności? Różne części ekosystemu mogą w różnym tempie osiągać klimaksowe zrównoważenie z ich otoczeniem (Margalef 1968, Bazilevich i Titlyanova 1980). Oznacza to, że w ekosystemie koegzystują podsystemy, które już wysycają pojemność swego środowiska oraz podsystemy, które nie osiągnęły jeszcze tego zrównoważenia. W dzisiejszych warunkach ciągłej ingerencji człowieka w naturalną sukcesję ekosystemów rozwój pewnych podsystemów bywa permanentnie hamowany lub przyspieszany i nigdy nie osiągają one zrównoważenia ze środowiskiem. W ten sposób wzajemna zależność poziomów troficznych we współczesnych ekosystemach wydaje się zmniejszać, zmniejsza się też szansa uzyskiwania wewnętrznej spójności tych systemów i związana z tym zdolność przystosowań do środowiska.

Piśmiennictwo

- Andrews L., Coleman D. C., Ellis J. E., Singh J. S. 1974 — Energy flow relationships in a shortgrass prairie ecosystem — Proc. First Int. Congr. Ecol., The Hague, 22—28.
- Anonymus 1972 — Dung beetles in the move — Rur. Res. CSIRO 75: 2—2.
- Balogh J. 1958 — Lebensgemeinschaften der Landtiere — Akademie Verlag, Budapest, Berlin, ss. 560.
- Bazilevich N. I., Rodin L. Ye., Rozov N. N. 1971 — Geographical aspects of biological productivity — Soviet Geography, Review and Translation, 293—317.
- Bazilevich N. I., Titlyanova A. A. 1980 — Comparative studies of ecosystem function (W: Grasslands, systems analysis and man. Red. A. I. Brey Meyer, G. M. Van Dyne) — Cambridge University Press, Cambridge, 713—758.
- Bourliere F., Hadley M. 1970a — The ecology of tropical savannas — Rev. Ecol. System. 1: 125—152.
- Bourliere F., Hadley M. 1970b — Combination of qualitative and quantitative approaches (W: Analysis of temperate forest ecosystems. Red. D. Reichle) — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1—6.
- Brey Meyer A. 1967 — Preliminary data for estimating the biological production of wandering spiders (W: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Red. K. Petruszewicz) — PWN, Warszawa, Kraków, 821—835.
- Brey Meyer A. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. XIII. Some regularities in structure and function of the ecosystem — Ekol. pol. 19: 249—261.
- Brey Meyer A. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains. XI. The role of coprophagous beetles (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*) in the utilization of sheep dung — Ekol. pol. 22: 617—634.
- Brey Meyer A. 1978 — Analysis of trophic structure of some grassland ecosystems — Pol. ecol. Stud. 4: 52—128.
- Brey Meyer A., Jakubczyk H., Olechowicz E. 1975 — Influence of coprophagous arthropods on microorganisms in sheep faeces — laboratory investigations — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol. 23: 257—262.
- Brey Meyer A., Kajak A. 1976 — Drawing models of two grassland ecosystems, a mown meadow and a pasture — Pol. ecol. Stud. 2: 41—49.

- Breymeyer A., Pétal J. 1968 — Influence des fourmis sur le population des araignes — XII Entom. Congress, Moscow, 3: 357—358.
- Breymeyer A. I., Van Dyne G. M. (Red.) 1980 — Grasslands, systems analysis and man — Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, ss. 950.
- Clarke G. L. 1954 — Elements of ecology — John Wiley and Sons, ss. 534.
- Coleman D. C., Andrews R., Ellis J. E., Singh J. S. 1976 — Energy flow and partitioning in selected man-managed and natural ecosystems — Agro-ecosystems, 3: 45—54.
- Coupland R. T. (Red.) 1979 — Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses — IBP 18, Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, Melbourne, ss. XXVIII + 401.
- Coupland R. T., Van Dyne G. M. 1979 — Systems synthesis (W: Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Red. R. T. Coupland) — Cambridge University Press, Cambridge, 97—106.
- Dyer M. I. 1979 — Consumers (W: Grassland ecosystems of the world. Red. R. T. Coupland) — Cambridge University Press, Cambridge, 73—86.
- Elton Ch. 1966 — Animal ecology — Chapman and Hall, London.
- Ferrar P. 1973 — CSIRO dung beetle project — Wool Technol. Sheep Prod. 20: 73—75.
- Fischer Z. 1961 — Cannibalism among the larvae of the dragonfly *Lestes nympha* Selys. — Ecol. pol. B, 7: 33—39.
- Fleharty E. D., Olson L. E. 1969 — Summer food habits of *Microtus ochrogaster* and *Sigmodon hispidus* — J. Mammal. 50: 475—486.
- French N. R., Steinhorst R. K., Swift D. M. 1979 — Grassland biomass trophic pyramids (W: Perspectives in grassland ecology. Red. N. French) — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 59—87.
- Gillard O. 1967 — Coprophagous beetles in pasture ecosystems — J. Austr. Inst. agric. Sci. 33: 30—30.
- Golley F. B., Gentry J. B. 1964 — Bioenergetics of the southern harvester ant, *Pogonomyrmex badius* — Ecology, Lond. 54: 217—225.
- Gyllenberg G. 1980 — Bioenergetic parameters of the main groups of herbivores (W: Grasslands, systems analysis and man. Red. A. I. Breymeyer, G. M. Van Dyne) — Cambridge University Press, Cambridge, 238—252.
- Heal O. W., McLean S. F. 1975 — Comparative productivity in ecosystems — secondary productivity (W: Unifying concepts of ecology. Red. W. H. Van Dobben, R. H. Love) — McConnell, The Hague, 89—109.
- Horn-Mrozowska E. 1976 — Energy budget elements of an experimental nest of *Formica pratensis* Retzius 1783 (Hymenoptera, Formicidae) — Pol. ecol. Stud. 2: 55—98.
- Kajak A. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountain. XVII. Analysis of the transfer of carbon — Ecol. pol. 22: 711—732.
- Kajak A. 1980 — Invertebrate predators subsystem (W: Grasslands, systems analysis and man. Red. A. I. Breymeyer, G. M. Van Dyne) — Cambridge University Press, Cambridge, 539—590.
- Kira T., Shidei T. 1967 — Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific — Jap. J. Ecol. 17: 70—87.
- Kleiber M. 1961 — The fire of life: an introduction to animal energetics — J. Wiley and Sons, Inc., New York, ss. 454.
- Kovalev R. V. (Red.) 1974 — Struktura, funkcionirovanie i evoljucija sistemy biogeocenzov Baraby. I. Biogeocenozy i ich komponenty — Nauka, Novosibirsk, ss. 305.
- Kovalev R. V. (Red.) 1976 — Struktura, funkcionirovanie i evoljucija sistemy

- biogeocenozy Baraby. II. Biogeocenozy — Nauka, Novosybirsk, ss. 500.
- Lamotte M. 1975 — The structure and function of a tropical savannah ecosystem (W: Tropical ecological systems. Red. F. B. Golley, E. Medina — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 179—222.
- Lamotte M., Meyer J. M. 1977 — Use of the turn-over rate P/B in the analysis of the energetic functioning of ecosystems (W: Resúmenes recibidos para el IV simposium Internacional de Ecología Tropical. Red. H. Wolda) — Panama, 65—67.
- Lauenroth W. K. 1979 — Grassland primary production: North American grasslands in perspective (W: Perspectives in grassland ecology. Red. N. R. French) — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 3—21.
- Lee J. J., Inman D. L. 1975 — The ecological role of consumers — an aggregated systems view — *Ecology*, 56: 1455—1458.
- Margalef R. 1968 — Perspectives in ecological theory — University of Chicago Press, Chicago, ss. 112.
- Mispagel M. E. 1978 — The ecology and bioenergetics of the acridid grasshopper, *Boettia punctatus* on the creosotebush, *Larrea tridentata*, in the northern Mojave Desert — *Ecology*, 59: 779—788.
- Moss R. 1969 — A comparison of Red Grouse (*Lagopus L. Scoticus* Stochs) with the production and nutritive value of heather (*Calluna vulgaris*) — *J. Anim. Ecol.* 28: 103—112.
- Numata M. (Red.) 1979 — Ecology of grasslands and bamboolands in the world — VEB Gustav Fischer Verlag, Jena, ss. 299.
- Odum E. P. 1971 — Fundamentals of ecology — W. B. Saunders Comp., Philadelphia, London, Toronto, ss. 574.
- Odum H. T., Lugo A., Burns L. 1970 — Metabolism of forest floor microcosm (W: A tropical rain forest. Red. H. T. Odum, R. F. Pigeon) — Nat. Tech. Inform. Service, Springfield, 35—56.
- Olechowicz E. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountain. X. Sheep dung and the fauna colonizing it — *Ekol. pol.* 22: 589—616.
- Olechowicz E. 1976 — The role of coprophagous dipterans in a mountain pasture ecosystem — *Ekol. pol.* 24: 125—165.
- O'Neil R. W. 1976 — Ecosystem persistence and heterotrophic regulation — *Ecology*, 57: 1244—1253.
- Petal J. 1967 — Productivity and the consumption of food in the *Myrmica laevinodis* Nyl. population (W: Secondary productivity of terrestrial ecosystems. Red. K. Petruszewicz) — PWN, Warszawa, Kraków, 841—857.
- Petal J. 1977 — The role of ants in ecosystems (W: Production ecology of ants and termites. Red. M. V. Brian) — Cambridge University Press, Cambridge, 293—325.
- Petal J., Breymeyer A. 1969 — Reduction of the wandering spiders by the ants — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol.* 18: 239—244.
- Phillipson J. 1966 — Ecological energetics — Edward Arnold Ltd., ss. 83.
- Reichle D. E. 1971 — Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates (W: Productivity of forest ecosystem. Proceedings Brussels Symposium. Red. P. Duvigneaud) — 465—477.
- Reichle D. E., Dinger B. E., Edwards N. T., Harris W. P., Sollins P. 1973 — Carbon flow and storage in a forest ecosystem (W: Carbon and the biosphere. Red. G. W. Woodell, E. V. Pecan) — US At. En. Commission, Upton, 354—365.

- Rigler F. H. 1973 — Zalety i wady koncepcji przepływu energii oraz koncepcji krążenia biogenów — *Wiad. ekol.* 19: 194—203.
- Rigler F. H. 1975 — The concept of energy flow and nutrient flow between tropic levels (W: *Unifying concepts of ecology*. Red. H. W. Van Dobben, R. H. Love) — *McConnell*, The Hague, 15—26.
- Rodin L. Ye., Bazilevich N. I. 1965 — Production and mineral cycling of terrestrial vegetation — *Oliver and Boyd*, Edinburgh, London, ss. 285.
- Rogers L., Lavigne R., Miller J. N. 1972 — Bioenergetics of the western harvester ant in shortgrass plain ecosystem — *Envir. Entom.* 1: 763—768.
- Runge M. 1973 — Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme — *Scr. Geobot. Göttingen*, 4: 1—71.
- Ryszkowski L. (Red.) 1972 — Ekologiczne efekty intensywnej uprawy roli — *Zesz. nauk. Inst. Ekol. PAN*, ss. 430.
- Schwerdtfeger F. 1963 — *Autökologie* — *Paul Parey Verlag*, Hamburg, Berlin, ss. 461.
- Sims P. L., Coupland R. T. 1979 — Producers (W: *Grassland ecosystems of the world*. Red. R. T. Coupland) — *Cambridge University Press*, Cambridge, 49—72.
- Sims P. L., Singh J. S. 1971 — Herbage dynamics and net primary production in certain grazed and ungrazed grasslands in North America (W: *Preliminary analysis of structure and function in grasslands*. Red. N. R. French) — *Fort Collins*, 59—124.
- Singh J. S. 1976 — Structure and function of tropical grassland vegetation in India — *Pol. ecol. Stud.* 2: 17—34.
- Singh J. S., Joshi M. C. 1979 — Tropical grasslands. Primary production (W: *Grassland ecosystems of the world*. Red. R. T. Coupland) — *Cambridge University Press*, Cambridge, 197—218.
- Singh J. S., Trlica M. J., Risser P. G., Redmann R. E., Marshall J. K. 1980 — Autotrophic subsystem (W: *Grasslands, systems analysis and man*. Red. A. I. Breymer, G. M. Van Dyne) — *Cambridge University Press*, Cambridge, 59—200.
- Southwood T. R. E. 1976 — Bionomic strategies and population parameters (W: *Theoretical ecology*. Red. R. May) — *Blackwell Scientific Publications*, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 26—49.
- Trojan P. 1967 — Investigation on production of cultivated field (W: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*. Red. K. Petrusewicz) — *PWN*, Warszawa, Kraków, 546—561.
- Trojan P. 1968 — Agrocenoza jako biologiczny układ produkcyjny — *Polskie Pismo ent.* 38: 647—655.
- Walter H. 1964 — *Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung* — *Fischer Verlag*, Jena, ss. 592.
- Went P. W., Stark N. 1968 — Mycorrhizae — *Bioscience*, 10: 1035—1039.
- Wiens J. A. 1972 — Pattern and process in grassland bird communities — *Ecol. Monogr.* 43: 237—270.
- Wrigley R. 1972 — Tropical agriculture — *Faber and Faber*, ss. 368.
- Zemanek M. 1972 — Food and feeding habits of rodents in a deciduous forest — *Acta theriol.* 17: 315—325.
- Zlotin R. I. 1970 — Struktura i produktivnost gornych biogeocenozov Tian-Šan — *Nauka*, Moskva, ss. 32.
- Zlotin R. I. 1971 — Invertebrate animals as a factor of the biological turnover (W: *IV Colloque International de la Fauna du Sol*, Dijon) — *Dijon*, 455—462.

Summary

This is a review and analysis of the latest ecological works on the trophic structure of grassland ecosystems. The analysis has been made as follows: (1) Introduction to the topic and definitions of basic terms used, (2) Autotrophs—vascular plants in grassland ecosystems, this including (2.1.) Production, (2.2.) P/B index, (2.3.) Vertical distribution of organic matter. The series of measurements of productivity of grassland ecosystems are compared (Table I) showing great similarity on the large areas of North America and Soviet Union. The difference between the highest and the lowest primary production is about ten-fold. The relationship between the above-ground plant production and the precipitation (Fig. 1) looks quite distinct. The prevalence of underground organic matter over the green one increases with the decreasing amount of water available in the environment (Figs. 2, 3, Table II). Grassland ecosystems have a very high P/B index which proves their high production efficiency as compared with other terrestrial ecosystems. (3). Heterotrophs — their ecological characteristics and role in matter cycling in the ecosystem. Distinct conditioning of trophic structure by ecosystem utilization, e.g., grazing, mowing is shown (Fig. 4). As a result of grazing in the grassland ecosystems a trophic chain of coprophagous forms is developed (Fig. 5). An analysis of the biomass distribution of various invertebrate consumers shows that the absolute prevalence is obtained usually by soil fauna, consisting mainly of saprophages (Table III). As regards bioenergetics characteristics, consumers of grassland ecosystems show a great variety (Fig. 6, analyses of indices A/C , P/A , R/A , in the paper). But always the expenditure of energy on living costs distinctly exceeds that on production of body tissues. (4) Trophic pyramids in grassland ecosystems and (5) Quantitative relations among trophic levels. On the basis of American (Fig. 7) and French literature (Fig. 8) trophic pyramids of different grassland ecosystem types are discussed and then the quantitative relations among trophic levels are calculated (Tables IV—VI). It has been found that even several thousands (2000—3000) units of heterotrophe biomass fall per a unit of autotrophe biomass — as it happens in ecosystems under bad, extreme abiotic conditions. Whereas it is 70—300 in ecosystems of temperate zones. The biomass ratio for levels of consecutive consumers (phytophages/predators) ranges from 2 to 18 and thus is several rows lower. The last chapter „Remarks on the strategy of grassland ecosystems” is a discussion of various possible ways of evolution of grassland ecosystems.