notatnik naukowy
Instytutu Badawczego Leśnictwa

Od redakcji

Procesy zmian liczebności populacji zwierząt i roślin są od dawna przedmiotem intensywnych badań. Badania te opierają się głównie na opisie zjawisk populacyjnych oraz wyciąganiu wniosków z obserwacji i doświadczeń przyrodniczych przy użyciu metod statystyki matematycznej. Ich celem jest opracowanie modelu populacji badanego gatunku, aby ułatwić kontrolę zmian liczebności, a także umożliwić jej regulację.

Ostatnia gradacja strzygoni choinówki w latach 1986-1989 i szczegółowe obserwacje zachowania się tego gatunku prowadzone w Stacjach Osłony Naukowej zrodziły konieczność uogólnienia pewnych zjawisk w modelu cybernetycznej regulacji liczebności, zwłaszcza jeśli chodzi o ustalenie relacji zachodzących między populacją strzygoni a jej środowiskiem oraz o opracowanie dokładniejszej metody kontroli zagrożenia drzewostanów przez tego szkodnika.

IBL Nr 2 1991

Adam Lech

Regulacja liczebności strzygoni choinówki - model cybernetyczny

Wprowadzenie

W niniejszej pracy podjęto próbę zastosowania cybernetycznej teorii systemów autonomicznych do opisu regulacji liczebności populacji strzygoni choinówki.

Teoria systemu autonomicznego powstała w wyniku ściśle teoretycznych rozważań cybernetycznych, bez odwoływania się do jakichkolwiek dowodów pośrednich wynikających z obserwacji rzeczywistego świata żywego (Mazur 1966). Zastosowanie tej metody, będącej w ścisłym związku z teorią przepływu informacji oraz energii, może stworzyć nowe możliwości poznania mechanizmów regulujących liczebność populacji strzygoni choinówki.

System autonomiczny w teorii Mazura jest to system mający zdolność sterowania oraz zdolność przeciwdziałania utracie zdolności sterowniczych. Wobec tego system autonomiczny musi zawierać jako podsystemy odpowiednie organy, a przede wszystkim efektory, czyli organy do oddziaływania na otoczenie.

Do efektorów powinny dopływać informacje określające, które z możliwych oddziaływań mają nastąpić. Do tego natomiast potrzebny jest tor informacyjny zawierający:

- receptory, czyli organy do pobierania informacji z otoczenia oraz
- korelator, czyli organ do przetwarzania i przechowywania informacji.

Do efektorów powinna również dopływać energia umożliwiająca wykonywanie pracy niezbędnej w oddziaływaniach, a do tego potrzebny jest tor energetyczny zawierający alimentatory, czyli organy do pobierania energii z otoczenia oraz akumulator, czyli organ do przetwarzania i przechowywania energii.

I wreszcie, system autonomiczny musi zawierać homeostat, czyli organ do przeciwdziałania przepływom informacji i energii zmniejszających możność oddziaływania systemu na otoczenie.

Receptory, alimentatory i efektory są organami zapewniającymi styczność systemu autonomicznego z otoczeniem, przy czym receptory i alimentatory są wejściami sy-

autonom.edu.pl

stemu, efektory zaś jego wyjściami. Granica między systemem autonomicznym a otoczeniem jest zaznaczona symbolicznie linią kreskowaną (ryc.1)

"Korelator, akumulator i homeostat są wewnętrznymi organami systemu autonomicznego. Zdobycie informacji z otoczenia polega na wykryciu różnic między oddziaływaniami elementów otoczenia na receptory. Do wykrycia określonego oddziaływania potrzebny jest receptor wrażliwy na taki właśnie rodzaj oddziaływania, a niewrażliwy na inne rodzaje oddziaływań. Im więcej jest receptorów, z których każdy jest wrażliwy na inny rodzaj bodźców, tym więcej informacji system może zdobywać, a więc tym samym skuteczniej się sterować" (Mazur 1976 - s. 163-164).

Gromadzenie informacji w korelatorze i gromadzenie energii w akumulatorze umożliwia wykorzystanie ich niezależnie od czasu pobierania.

O ile zadania wszystkich organów występujących w torze informacyjnym i torze energetycznym są dość oczywiste, o tyle rola homeostatu wymaga bliższych objaśnień.

Sterowanie systemu autonomicznego w otoczeniu opiera się na sprzężeniu zwrotnym, czego wynikiem jest występowanie zmian nie tylko w otoczeniu, ale także w samym systemie. Zmiany w systemie autonomicznym nie powinny być ani małe ani tak duże, aby utracił on zdolność sterowania. Niebezpieczeństwo utraty zdolności sterowania jest najmniejsze wówczas, gdy stan systemu autonomicznego jest najbardziej odległy od obu tych granic. Stan taki jest określany jako równowaga funkcjonalna. Zadaniem homeostatu jest właśnie utrzymywanie systemu autonomicznego w równowadze funkcjonalnej.

Sprzężenie między homeostatem a korelatem jest ujemne. Sprzężenie to nie może jednak być zbieżne, gdyż wtedy ustałoby sterowanie. Sprzężenie to nie może być też rozbieżne, gdyż doprowadziłoby do utraty zdolności sterowania i zniszczenia systemu. A zatem może to być tylko sprzężenie ujemne ustalone, praktycznie zaś zbliżone do ustalonego. Tak więc oscylując między niedomiarami a nadmiarami energii homeostat funkcjonuje jako stabilizator procesów odbywających się w systemie autonomicznym.

Istotne w działaniu homeostatu jest to, że wprowadza on do zachowania się systemu autonomicznego rozróżnienie między tym, co zakłóca równowagę funkcjonalną systemu autonomicznego, a tym, co ją przywraca, czyli - mówiąc językiem potocznym - między pożądanym a niepożądanym, między użytecznym a szkodliwym, między "dobrym" a "złym".

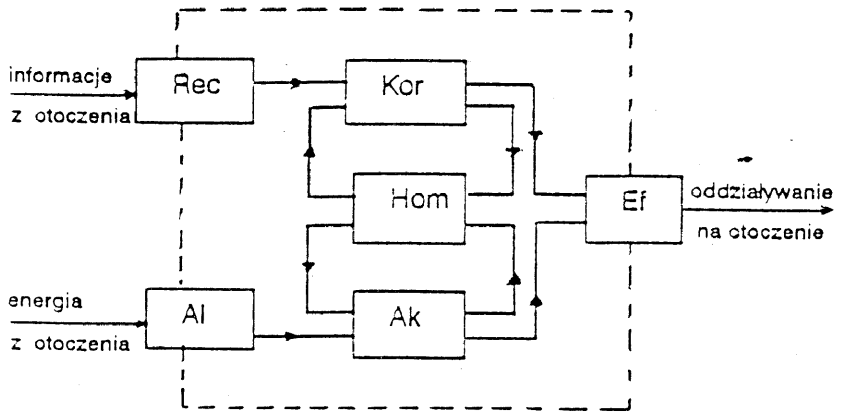
"Funkcjonowanie homeostatu przyczynia się do najskuteczniejszego sterowania się systemu, a więc do możliwie najdłuższej egzystencji systemu autonomicznego. Można powiedzieć, że dzięki funkcjonowaniu homeostatu system autonomiczny steruje się we własnym interesie. W rezultacie więc oprócz definicji systemu autonomicznego podanej w konwencji terminologicznej na początku rozważań można by wymienić rozmaite definicje pochodne, np. system autonomiczny to:

- system zdolny do utrzymywania się w równowadze funkcjonalnej,
- system dążący do utrzymania swojej egzystencji,
- system funkcjonujący we własnym interesie" (Mazur 1976 - s. 165-167).

Za uznaniem organizmów owadzich za system autonomiczny przemawiają następujące przesłanki:

- owady mają zdolność sterowania się i zdolność przeciwdziałania utracie zdolności sterowniczych,
- owady są zdolne do utrzymywania się w równowadze funkcjonalnej pomimo zmian zachodzących w otoczeniu,
- owady dążą do utrzymywania swojej egzystencji,
- owady funkcjonują i żyją we własnym interesie a nie cudzym.

"Wprawdzie (entomolog) przywykły do oglądania budowy (owadów) w atlasie anatomicznym (lub na schematach) nie dopatrzy się jej podobieństwa do schematu (z ryciny 1), ale też nie jest to schemat członów (owadziego) organizmu, lecz jego funkcji energetycznych i informacyjnych i z tego punktu widzenia należy traktować organy zaznaczone na schemacie - nieistotne jest, jak one wyglądają, lecz co robią" (Mazur 1976 - s. 168). Z tego punktu widzenia skrzydła strzygoni choinówki są efektorem (zdolne przenosić cały organizm w przestrzeni), ale również mogą odbierać informacje o stanie energetycznym otoczenia (receptor) lub też działając jako swoista bateria słoneczna



Ryc. 1. System autonomiczny (Mazur 1976)

funkcjonować jako alimentator. Hipotezy o różnych funkcjach jednego organu anatomicznego nasuwają się poniekąd same, gdyż sterownicza konstrukcja świata żywego najczęściej polega na tym, że poszczególne anatomiczne organy pełnią jednocześnie kilka funkcji sterowniczych.

System autonomiczny stanowić więc może podstawę wszelkich rozważań na temat organizmów żywych. Z filozoficznego punktu widzenia odzwierciedla jedność świata żywego wyrażoną za pomocą jednakowych zasad funkcjonowania wszystkich organizmów roślin, zwierząt i ludzi. Wspólnota życia okazuje się w tym świetle szersza. Poza bowiem wspólną materią białkową dochodzą jeszcze te same zasady oddziaływania na otoczenie, oceny stanu otoczenia i utrzymywania wewnętrznej funkcjonalnej spoistości.

Dyskusja modelu regulacji liczebności populacji strzygoni choinówki

Przyjmując, że strzygonia choinówka stanowi konkretny, szczególny przypadek systemu autonomicznego, rozpatrzmy na przykładzie pojedynczego osobnika procesy regulacji wewnętrznej, wynikające z przetwarzania przez organizm energii fizjologicznej. Ze względu na posiadany akumulator energii dogodniej jest rozpatrywać przetwarzanie energii w pewnym przedziale czasu, np. 1 dnia. Stosunek energii do czasu stanowi tu moc fizjologiczną systemu.

Przetwarzanie mocy fizjologicznej jest możliwe, jeżeli utrzymuje się struktura systemu, jest więc zależne od trwałości tworzywa systemu. Trwałość zaś zależy od koncentracji energii w systemie. Zróżnicowane stopnie koncentracji energii powoduje powstanie różnych potencjałów energetycznych. Dzięki różnicom potencjałów w tworzywie organizmu jest możliwa wszelka transformacja energii fizjologicznej. Przyjmijmy za Mazurem (1966), że rozkład potencjałów nazwiemy jakością systemu (*a*), masę zaś tworzywa systemu nazwiemy ilością tworzywa (*c*), co w przybliżeniu praktycznym odpowiadać może wadze organizmu.

Moc fizjologiczna pojedynczego osobnika strzygoni, a ściślej rzecz ujmując każdej fazy rozwojowej od jaja do imago, zależy od jakości tworzywa, tzn. od różnic potencjałów energetycznych i ilości tych różnic, a więc od masy organizmu.

Tę proporcjonalną zależność można zapisać w postaci wzoru:

$$P = n\,a\,c$$

gdzie:

P - moc fizjologiczna,

c - ilość tworzywa,

a - jakość systemu,

n - współczynnik proporcjonalności, tzn. moc jednostkowa przypadająca na jednostkę potencjału (*a*) i jednostkę masy (*c*).

"Ponieważ wszelka różnica potencjałów powoduje przepływ energii od miejsca o wyższym potencjale do miejsca o niższym potencjale, więc koncentracja energii w miejscu o wyższym potencjale maleje, a wskutek tego maleje również różnica potencjałów, co powoduje, że również przepływ energii maleje itd." (Mazur 1976 - s. 227). Jest to więc proces samowyrównywawczy określający prawo przepływu energii w całej swej rozciągłości i z wszelkimi konsekwencjami odnoszący się do organizmów żywych.

Z podanego wzoru wynika jednak, że zmniejszenie jakości tworzywa (*a*) powoduje zmniejszenie się mocy fizjologicznej (*P*). Prowadzi to nieuchronnie do obniżenia zdolności sterowniczej osobnika. System autonomiczny posiada jednak właściwości przeciwdziałania utracie zdolności sterowniczych. Na zmniejszanie się jakości system - dzięki homeostatowi - reaguje zwiększeniem ilości tworzywa. Tak więc rośnięcie, tj. wzrost masy ciała organizmu, jest swoistą reakcją systemu autonomicznego na zachodzące w nim procesy samowyrównawcze.

Z pomiarów przeprowadzonych w roku 1989 (tab. 1) wynika, że przeciętna waga 1 jaja strzygoni choinówki wynosi ok. 5×10^{-4} g. Można zatem przyjąć, że jest to również przybliżona masa świeżo wylęgłej gąsienicy stadium L-1. Z kolei pomiary wagi poczwarek (tab. 2) wykazują, że przeciętna masa poczwarki wynosiła ok. 3×10^{-1} g. Masa poczwarki odpowiada prawie dokładnie masie ostatniego stadium gąsienicy L-5. W ciągu około 7 tygodni masa ciała gąsienicy strzygoni choinówki wzrasta więc 600 razy. Jest to więc ogromna dynamika przyrostu ilości tworzywa systemu.

W praktyce oznacza ona, że jeżeli w 40-letnim drzewostanie sosnowym II/III bonitacji znajduje się na jednym hektarze ok. 2500 drzew, a pod każdym drzewem średnio po 10 poczwarek strzygoni, to łączna masa poczwarek na hektarze wynosi 7,5 kg. Jeżeli zaś przyjąć, że w powyższych warunkach w koronie każdego drzewa znajduje się przeciętnie 200 gąsienic strzygoni w stadium L-2 i L-3 (o masie 0,15 g), to po podjęciu decyzji chemicznego zwalczania szkodnika na obszarze 1000 ha zabiciu ulegają gąsienice o łącznej masie ok. 75 ton. Liczba ta wskazuje, jak wielka masa szkodnika zasila glebę, włączając się w proces użyźniania i cykl obiegu materii.

Z bilansu mocy fizjologicznej wynika, że całkowita moc fizjologiczna zostaje w części zużyta na tzw. podstawową przemianę materii. Jest to moc jałowa (Po). Zużywana jest na utrzymanie organizmu przy życiu, nawet wtedy, gdy organizm znajduje się w całkowitym bezruchu. Na reakcje organizm wykorzystuje różnicę mocy fizjologicznej i mocy jałowej. Jest to tzw. moc dyspozycyjna (Pd), zużywana m.in. na zdobycie pożywienia, ruchy ciała czy przemieszczanie się po pniu lub gałęziach drzewa.

$$Pd = P - Po$$

Wielkość mocy jałowej jest proporcjonalna do masy organizmu. Im większa ilość tworzywa systemu, tym więcej mocy jałowej zużywa system na podstawową przemianę energii.

$Po = w\,c$

gdzie:

c - ilość tworzywa,

w - współczynnik określający, ile mocy jałowej zużywa system na jednostkę ilości tworzywa.

Przy odpowiednim wyborze parametrów bilans mocy fizjologicznej gasienicy strzygoni można ująć następująco (tab. 1)

W tabeli przyjęto za maksymalną masę gąsienicy 0,3 g, osiąganą w ostatnim tygodniu życia. Jakość tworzywa (a) maleje od wartości początkowej równej 1,0 do wartości 0,35. Jest to proces samowyrównywawczy, stąd też stałe cotygodniowe zmniejszanie się tej wartości. Jako stałe przyjęto $n=1$ i $w=2$. Dobieranie tych wielkości jest metodycznym iteracyjnym procesem, stąd też dane te mogą co do rzędu wielkości być zbliżone do rzeczywistych. Jak widać z tabeli 1 maksimum mocy fizjologicznej gąsienicy występuje w szóstym tygodniu życia, a więc w fazie L-5. Maksimum mocy dyspozycyjnej występuje wcześniej, bo już w piątym tygodniu, a w czwartym tygodniu niewiele różni się od maksimum. Ponieważ wielkość mocy dyspozycyjnej (Pd) stanowi m.in. o skuteczności sterowniczej, stąd też śmiertelność wśród gąsienic maleje z każdą fazą rozwoju. Najniższa śmiertelnośc jest oczywiście w stadium L-5, tj. w fazie o najwyższej mocy dyspozycyjnej.

Jak widać z tabeli 1 od piątego tygodnia życia moc dyspozycyjna zaczyna maleć i zmalałaby do zera, gdyby nie nastąpił proces przepoczwarczania się gąsienic. Istotne w strategii życia strzygoni jest to, że praktycznie termin przepoczwarczania się przypada w połowie czerwca, a więc w okresie dużego usłonecznienia i ciepła. Są to warunki optymalne dla rozwoju organizmu. Dlaczego więc gąsienica przestaje żerować i następuje proces przepoczwarcznienia? Wyjaśnić to można przebiegiem procesów samowyrównawczych (sprzężenie dodatnie zbieżne).

Procesy samowyrównawcze przebiegają bowiem szybciej w warunkach wyższych temperatur. Stąd też przedłużenie żerowania wiązałoby się z ryzykiem całkowitej utraty zdolności sterowniczych i śmiercią osobniczą. Manewrem chroniącym strzygonię przed tą systemową katastrofą jest przepoczwarczenie się, a więc zmiana struktury, a więc zmiana systemu. Do zmiany swej struktury gąsienica wykorzystuje pozostałą część mocy dyspozycyjnej i robi to praktycznie w ostatniej chwili, gdyż przyspieszone procesy samowyrównawcze doprowadziłyby szybko moc dyspozycyjną do zera; wtedy już nic organizm nie może robić.

Zjawisko śmierci osobniczej przypisane jest każdemu systemowi autonomicznemu, a o czasie egzystencji decyduje zrównanie się mocy fizjologicznej z mocą jałową. Po tej chwili moc fizjologiczna nie wystarcza już nawet na pokrycie podstawowych potrzeb energetycznych (Mazur 1976). Proces ten przebiega wyraźnie w bilansie mocy fizjologicznej motyli (tab. 2).

Jak widać z tabeli 2 maksimum mocy fizjologicznej (P) i maksimum mocy dyspozycyjnej (Pd) przypadają na pierwsze dni życia motyla. W kolejnych tygodniach wartości mocy dyspozycyjnej maleją dość szybko, osiągając wartości zerowe w szóstym tygodniu życia.

To właśnie, że najwyższe wartości mocy dyspozycyjnej przypadają na początek życia, skłania motyle do odbywania aktów prokreacji w początkowej fazie życia. Kopulacja i składanie jaj wymagają bowiem znacznego wydatku mocy dyspozycyjnej. Jednakże złożenie jaj nie musi oznaczać końca egzystencji samic. Motyle mając pewną nadwyżkę mocy dyspozycyjnej mogą żyć jeszcze około tygodnia, choć lot ich będzie wolniejszy niż na początku rójki. Ociężałe, chybotliwe loty ginących motyli można właśnie obserwować pod koniec rójki. Pod koniec życia motyle nie mają już sił, aby zerwać się do lotu i zamierają wczepione w igliwie sosny.

Analogicznie przedstawić można bilans mocy fizjologicznej w populacji strzygoni choinówki w kolejnych latach gradacji (tab. 3).

W analizie tej ilości tworzywa systemu przyjęto dla maksimum gęstości populacji 6 kg/ha (w praktyce może być jednak znacznie więcej). Jakość tworzywa określono w procentach wartości początkowej. Również w tym przypadku przyjęto założenie, że całą populację strzygoni można potraktować jako system autonomiczny. Jak widać z tabeli 3 maksimum mocy fizjologicznej występuje w trzecim i czwartym roku gradacji. Maksimum mocy dyspozycyjnej przypada na trzeci rok gradacji, tj. w okresie wystąpienia maksimum mocy fizjologicznej.

Tabela 1. Bilans mocy fizjologicznej gąsienicy strzygoni choinówki w poszczególnych tygodniach życia

Tygodnie	1	2	3	4	5	6	7	8
$c(g)$	0,01	0,05	0,1	0,15	0,2	0,25	0,30	0,30
a	1,0	0,95	0,85	0,75	0,65	0,55	0,45	0,35
n	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3,0	3.0	3,0
w	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
$P=nac$	0,03	0,1425	0,255	0,3375	0,39	0,4125	0,405	0,315
$Po=wc$	0,01	0,05	0,1	0,15	0,2	0,25	0,30	0,30
$Pd=P-Po$	0,02	0,0929	0,155	0,1875	0,19	0,1625	0,105	0,015
$Z = \frac{Pd}{T}$	2	1,4	1,5	1,2	0,95	0,6	0,3	0,02

Tabela 2. Bilans mocy fizjologicznej pojedynczego motyla strzygoni choinówki w poszczególnych tygodniach życia

Tygodnie	1	2	3	4	5	6	7	8
c(g)	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30
a	0,6	0,58	0,56	0,54	0,52	0,50	0,48	0,
n	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
w	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
P=nac	0,36	0,348	0,336	0,324	0,312	0,30	0,288	0,276
Po=wc	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30	0,30
Pd=P-Po	0,060	0,048	0,036	0,024	0,012	0,00	-	-

Można zatem domniemywać, że maksimum mocy dyspozycyjnej wystąpi w fazie progradacji, a w fazie kulminacji gradacji zacznie już maleć. Tym bowiem można wyjaśnić, że załamanie gradacji może następować częściej w fazie kulminacji niż progradacji. Chodzi tu o załamania gradacji wywołane działaniem czynników biotycznych, zwłaszcza grzybów pasożytniczych.

W progradacji moc dyspozycyjna może być większa niż w fazie kulminacji, stąd też większa skuteczność sterownicza, czego wynikiem jest m.in. osiągnięcie kulminacji gęstości populacji. W fazie kulminacji skuteczność sterownicza populacji byłaby już niższa niż w fazie progradacji, stąd większa podatność na uleganie czynnikom bio- i abiotycznym.

Z analizy bilansu wynika stwierdzenie, że w fazie retrogradacji moc dyspozycyjna jest najniższa w porównaniu do poprzednich dwóch faz. W szóstym roku gradacji byłaby niższa niż w pierwszym. Oznacza to bardzo małą skuteczność sterowniczą populacji. Wynika więc stąd przesłanka praktyczna dotycząca zachowania znacznej ostrożności przy podejmowaniu decyzji chemicznego zwalczania szkodników. Niewątpliwie wzmożona obserwacja zachowania się strzygoni choinówki powinna poprzedzić decyzje użycia środków chemicznych.

W ostatnim roku teoretycznej analizy wartość mocy dyspozycyjnej jest już praktycznie zerowa. Oznacza to całkowite wyczerpanie sił populacji i obniżenie poziomu gęstości do tzw. żelaznego zapasu. Istotne jest, że na tym poziomie nie jest możliwe utrzymanie dokładnej odnawialności populacji, tzn. takiej przy której tyle samo osobników rodziłoby się, co starych wymierało. Indywidualne zróżnicowanie sterowniczych właściwości osobniczych poniekąd wymusza tezę o koniecznych oscylacjach na poziomie "żelaznego zapasu". Mamy więc do czynienia ze specyficznym rodzajem sprzężenia zwrotnego między populacją strzygoni, traktowaną jako system, a otoczeniem populacji (środowiskiem), również traktowanym jako system. Jest to sprzężenie ujemne ustalone. Sprzężenie to będzie spełnione, jeśli reaktywność jednego systemu będzie ujemna, a drugiego dodatnia. Oznacza to, że jeden z systemów jest przenośnikiem oddziaływań, tzn. ze wzrostem natężenia bodźca wzrasta natężenie reakcji, drugi system odwraca oddziaływanie, tzn. że ze wzrostem natężenia bodźca maleje nażenie reakcji.

Wydaje się, że przyroda nieożywiona ma cechy systemu będącego przenośnikiem oddziaływań, a homeostaza organizmów wskazuje na cechy systemu zdolnego do odwracania oddziaływań.

Z tego punktu widzenia identyfikacja systemów przedstawiałaby się prosto, gdyby nie fakt, że w otoczeniu populacji strzygoni znajduje się prawie cała (bo tylko z wyjątkiem strzygoni) przyroda ożywiona.

Przejście z poziomu "żelaznego zapasu" do fazy progradacji wymaga zmiany rodzaju sprzężenia. Progradacja jest bowiem charakterystyczna dla sprzężenia zwrotnego typu dodatniego rozbieżnego. Oznacza to teoretycznie, że jeden z systemów musi zmienić charakter swojej reaktywności z ujemnej na dodatnią lub odwrotnie.

Jeżeli przyjąć, że system "strzygonia" zachowuje niezmiennie reaktywność ujemną, to system "otoczenie" zmieni reaktywność z dodatniej na ujemną. Świadczy to tylko o tym, że nie mógł zadziałać w prosty sposób żaden pojedynczy czynnik przyrody nieożywionej, który uruchomiłby mechanizm gradacyjny. Czynnik taki musiałby wywołać całą serię zmian w przyrodzie ożywionej otoczenia strzygoni, aby całe otoczenie zmieniło swoją reaktywność z dodatniej na ujemną. Taki pojedynczy czynnik musiałby więc wyzwolić w otoczeniu wielką reakcję przeciwdziałania.

Tabela 3. Bilans mocy fizjologicznej w populacji strzygoni choinówki w kolejnych latach gradacji

Lata gradacji	Progradacja			Kulminacja		Retrogradacja		
	1	2	3	4	5	6	7	8
c(kg/ha)	0,1	1,0	3,0	6,0	5,0	3,0	1,0	0,1
a (%)	100	50	25	12,5	6,25	3,125	1,5	0,6
n	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0
w	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,,0	1,0	1,0
P=nac	20	100	150	150	62,5	18,75	3,0	0,12
Po=wc	0,1	1,0	3,0	6,0	5,0	3,0	1,0	0,1
Pd=P-Po	19,9	99,0	147,0	144,0	67,5	15,75	2,0	0,02

Sprawa komplikuje się dodatkowo, jeśli wziąć pod uwagę możliwości działania kilku czynników jednocześnie i ich różne wypadkowe. Jest to niewątpliwe zagadnienie odrębnej szczególnej dyskusyjnej wadze. Gradacje strzygoni choinówki zaczynają się na wschodzie kraju, kończą zaś na zachodzie. Można więc domniemywać, że regularność kierunku ruchu gradacji wynikać może rzeczywiście z działania czynnika o globalnym znaczeniu, nie zaś z oddziaływań lokalnych. Nowak (1974) przytacza przykłady pięciu gatunków motyli, których kierunek ekspansji przebiega właśnie ze wschodu na zachód. Strzygonia nie byłaby więc wyjątkiem. Jednakże w historii notowano gradacje postępujące w kierunku odwrotnym. Gradacja strzygoni z lat 1922-24 zaczęła się na terenie Holandii, a skończyła na obszarach ZSRR (Śliwa 1989). W XVII i XIX stuleciu centra gradacyjne rejestrowano na południu Polski. Od lat jest to zjawisko niespotykane. Dane historyczne świadczą, że swego czasu musiało nastąpić odwrócenie kierunku ekspansji strzygoni. Trudno jest dziś określić datę zmiany kierunku, tym bardziej, że był to prawdopodobnie proces, nie zaś akt jednorazowy. Na proces ten mogło wpływać w sposób decydujący stwierdzone przez Hromowa (1956) ocieplenie globu ziemskiego. Powyższe rozważania wskazują, że zasadnicze trudności zbudowania kompleksowego programu walki z gradacjami strzygoni choinówki mogą mieć swoje źródła w nie ustalonych wpływach nierozpoznanych czynników klimatycznych lub fizykoatmosferycznych.

Faza retrogradacji charakterystyczna jest dla sprzężenia zwrotnego dodatniego zbieżnego (ryc. 1). Oznacza to, że w fazie kulminacji nie dokonuje się żadna przełomowa zmiana reaktywności systemów. Zmienia się rodzaj sprzężenia dodatniego z rozbieżnego na zbieżne, ale dokonuje się to dzięki zmianie wartości parametrów. Pozostaje to w zgodzie z analizą bilansu mocy fizjologicznej populacji strzygoni (tab. 3), podczas której stwierdzono gwałtowne zmniejszanie się mocy dyspozycyjnej po przejściu przez fazę kulminacji.

W zakończeniu dyskusji należałoby podkreślić, że z cybernetycznego punktu widzenia istnienie pojedynczych osobników i populacji wynika wyłącznie z utrzymywania regulowanego przepływu przez system autonomiczny energii i informacji. Przepływ energii możliwy jest dzięki różnicy potencjałów i określonym drogom przewodzącym energię. Brak przepływu energii, a więc równowaga energetyczna stanowi koniec życia. Używanie zatem pojęcia "równowagi" w odniesieniu do organizmów i ich populacji jest poniekąd terminologicznym nieporozumieniem lub nielogicznością. Strategia życia osobnika polega bowiem na nieustannym wyszukiwaniu w swoim otoczeniu nierównowagi, tj. różnic stanowiących źródła energii zasilającej (miejsca o podwyższonym potencjale energetycznym w stosunku do organizmu) oraz obszarów reakcji, oddziaływania na otoczenie (miejsc o niższym potencjale energetycznym w stosunku do organizmu).

Należy wyjaśnić, że przedstawiane w literaturze ekologicznej (Obmiński 1977, Szujecki 1980, Watt i Leather 1984, Remmert 1985, Begon i Mortimer 1989) rzeczywiste krzywe wzrostu zagęszczenia populacji rzadko kiedy mają idealny kształt monotoniczny lub oscylacyjny. Może to wynikać z faktu, że między populacją a jej otoczeniem skokowy typ sprzężenia zwrotnego wyrażony tylko jednym równaniem jest pewną teoretyczną idealizacją. W rzeczywistości elementarne rodzaje sprzężeń nakładają się na siebie tworząc pewną wypadkową, co daje mieszany obraz wzrostu, np. oscylacyjny. W dodatku uwzględniając różnice potencjałów pomiędzy populacją a jej otoczeniem sądzić można, że bardziej adekwatnymi modelami byłyby nie skokowe oddziaływania, lecz oddziaływania typu ciągłego. Komplikuje to jednak w znacznym stopniu stosowanie prostych modeli, nie zmienia natomiast w żadnej mierze sensu sprzężeń elementarnych.

Relacje populacji strzygoni choinówki z wybranymi elementami środowiska

Wyodrębniając z ekosystemu gatunek strzygoni pozostawiamy w jego otoczeniu praktycznie całą resztę świata bio- i abiotycznego. W ekosystemie, tj systemie otoczenia, należy również wyodrębnić przynajmniej podstawowe jego elementy składowe będące, w myśl reguły analizy systemowej, pewnymi fragmentami rzeczywistości. Liczba wyodrębnionych elementów może być różna, zależna od dokładności i szczegółowości celu postawionego zadania badawczego. Im więcej wyróżnionych elementów, tym bardziej szczegółowy staje się przyszły model, tym trudniej go opisać matematycznie.

Przyjmijmy istnienie czterech elementów (ryc. 2), a mianowicie:

- inne szkodniki pierwotne,
- drzewostan,
- pasożyty szkodników pierwotnych (w tym i pasożyty strzygoni),
- powietrze atmosferyczne.

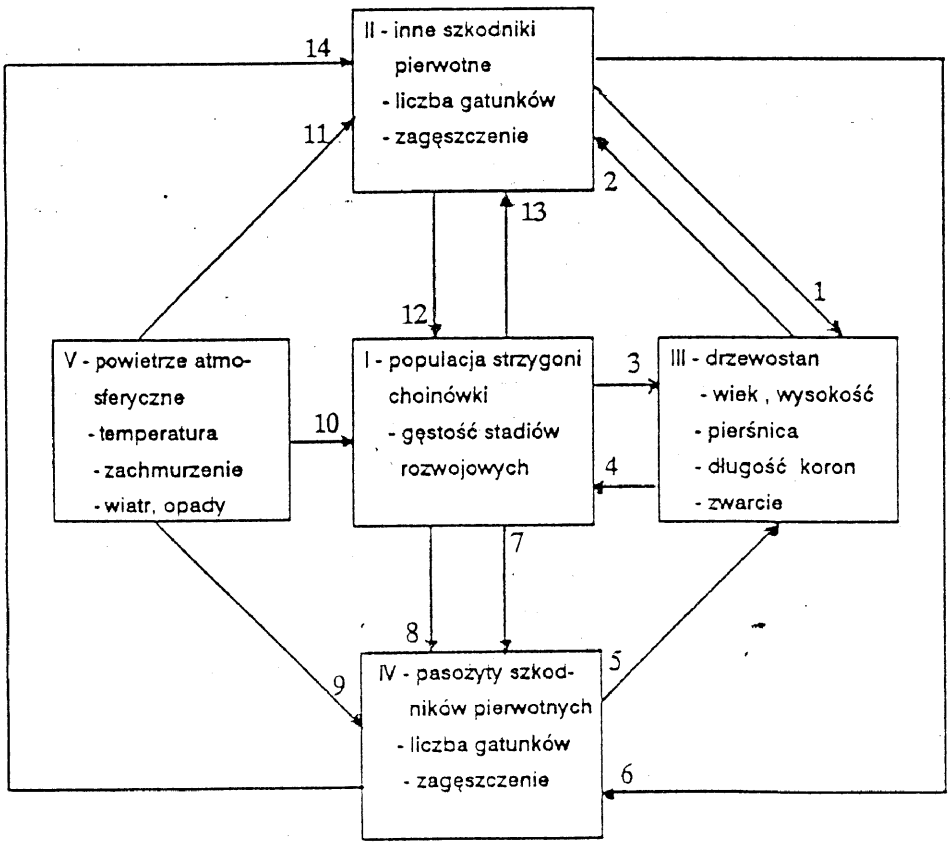
Wyróżnione cztery elementy "materialne", same będące systemami, a właściwie podsystemami ekosystemu otoczenia, cechują się pewnymi parametrami. Parametry te można określić następująco:

- inne szkodniki pierwotne drzew - liczba gatunków i zagęszczenie;
- drzewostan - wiek, wysokość, pierśnica drzew, długość koron, zwarcie;
- pasożyty szkodników pierwotnych - liczba gatunków i zagęszczenie
- warunki meteorologiczne, tj. temperatura, zachmurzenie, wiatr, opady.

W myśl reguł systemowych zmiana wartości dowolnego parametru jest reakcją systemu (podsystemu), a reakcja systemu jest bodźcem dla innego systemu (podsystemu). Uwzględniając znaczenie siły oddziaływań, tj. reakcji między poszczególnymi podsystemami, można zaproponować schemat systemowy uwzględniający powyższe reguły.

Jak widać z ryciny 2 pomiędzy pięcioma elementami wyróżniono 14 relacji (sprzężeń prostych). Nie uwzględniono oddziaływań nielogicznych (jak oddziaływanie pasożytów na warunki meteorologiczne) lub oczywistych, ale nie wnoszących do schematu nic istotnego i pominiętych w niniejszych badaniach (jak relacje między drzewostanem a klimatem). Relacji można wyróżnić więcej, jednakże pod warunkiem wprowadzenia do schematu dodatkowych elementów, np. szkodników wtórnych. W rozważanym kontekście nie wydało się to celowe. Inaczej jednak przedstawiałby się schemat, gdyby rozważać problematykę reakcji drzewostanu (w aspekcie np. jego przyrostu i zdrowotności) i elementów wpływających na te dwa parametry.

Powyższy schemat uwidacznia między innymi złożoność prac prowadzonych w Stacjach Osłony Naukowej (SON) zwalczania strzygoni choinówki. Uwzględniając 14 relacji oraz 4 stadia rozwojowe prowadzący SON musi mieć dobrą praktykę, aby podjąć decyzję zwalczania na podstawie oceny 56 (4x14) relacji. Każda relacja jest wyrażona zbiorem liczb. Przetwarzanie tych zbiorów liczbowych w warunkach wielkoobszarowych kontroli jest w całości prawie niemożliwe. Z konieczności więc prace SON koncentrują swoją uwagę na danych krytycznych (liczba poczwarek pod okapem, jaj i larw w koronie). Pozostała część niepomierzonych relacji znajduje ocenę na podstawie wiedzy, doświadczenia i w intuicji prowadzącego stacje.



Ryc. 2. Relacje populacji strzygoni choinówki z wybranymi elementami środowiska

Z ryciny 2 wynika, że gęstość populacji strzygoni zależna jest bezpośrednio od czterech współzależnych relacji, tj. oddziaływań innych szkodników pierwotnych (konkurencja międzygatunkowa), drzewostanu (wieku, struktury, jakości), zagęszczenia pasożytów (relacje drapieżnik-ofiara oraz warunków klimatycznych. Natomiast dróg regulacji jest 14. Wyróżniony na rycinie 2 system jest niczym innym jak tylko uproszczonym schematem dopasowywania się elementów ekosystemu do stanu tzw. równowagi funkcjonalnej. Równowagę tę można teoretycznie (wg schematu) zakłócić na 14 sposobów zmieniając każdą pojedynczą reakcję podsystemu, tzn. zmieniając parametry dowolnego elementu. Biorąc pod uwagę fakt, że jednocześnie może zachodzić oddziaływanie dowolnej kombinacji reakcji podsystemów, to cały system może znajdować się w 91 skokowych stanach energetycznych ($14^2 - 14$) : 2. Część z nich (lub jeden) odpowiedzialny jest za gradację szkodnika. Innymi słowy, istnieje więc zbiór stanów energetycznych systemów, dla których ujemne sprzężenie podsystemu populacji strzygoni i podsystemu otoczenia zmienia się na sprzężenie dodatnie rozbieżne.

Wątpliwe jest zatem, aby gradacje strzygoni choinówki obejmujące wielkie obszary mogły mieć swoje źródło jedynie w lokalnych zmianach środowiskowych. Przypuszczalnie czynnik wywołujący gradacje działa w makroskali. Czynnikiem tym może być powolna reakcja jednego podsystemu, jak np. warunki klimatyczne lub zmienna w czasie struktura wiekowa drzewostanów. Mogą to być wspólne reakcje kilku podsystemów lub wypadkowa tych reakcji. Najbardziej prawdopodobne wydaje się być jedno i drugie, tzn. wspólne działanie kilku czynników wraz z ich wypadkową. Rozważania te prowadzą do postawienia hipotezy o sy-

nergetycznych przyczynach gradacji strzygoni.

Konsekwencją synergetycznego charakteru gradacji jest niestety stwierdzenie, że współczesny program walki z gradacjami sprowadzać się będzie do chemicznych zabiegów ratowniczych i postulatu wzmocnienia biologicznej odporności drzewostanu, przy zastosowaniu metod hylotechnicznej, ogniskowo-kompleksowej i biologicznej.

Pewne nadzieje można również wiązać z metodami biotechnicznymi. Postęp w dziedzinie wykrywania i stosowania nowych preparatów (benzoylomocznikowe lub etofenprox) przynieść bowiem może szybsze od przebudowy drzewostanów sposoby walki ze szkodnikami.

Literatura zagadnienia

Mazur M. - *Cybernetyczna teoria układów samodzielnych*. PWN, Warszawa 1966

Mazur M. - *Cybernetyka i charakter*. PIW, Warszawa 1976

Nowak E. - *Zwierzęta w ekspansji*. Seria "Omega". WP, Warszawa 1974

Nota o autorze

Adam Lech jest absolwentem wydziału leśnego SGGW w Warszawie i wieloletnim pracownikiem Instytutu Badawczego Leśnictwa. Głównym obszarem jego zainteresowań i badań jest zastosowanie w leśnictwie statystyki matematycznej i cybernetyki. Jest autorem i współautorem ponad trzydziestu opracowań naukowych i publikacji wydanych m.in. w Akademii Nauk ZSRR, Polskiej Akademii Nauk, w RFN, Francji i materiałach kongresów IUFRO.

Wydaje: Komitet Redakcyjny Instytutu Badawczego Leśnictwa 00-973 Warszawa, skr. poczt. 61, ul. Bitwy Warszawskiej 1920 roku 3, tel. 22 32 01 do 09.

Druk : Dział Poligrafii IBL, kod: C:\NOTA\LECH.CHP (NOTATNIK.STY)