

HOMEOSTAZA EKOSYSTEMÓW

Lech Ryszkowski, Irena Życzyńska-Bałoniak

Zakład Biologii Rolnej i Leśnej PAN, Poznań

W związku z toczącą się dyskusją na temat narastających zagrożeń środowiska zaczynają być powszechnie używane terminy takie jak równowaga ekologiczna, samooczyszczanie się środowiska, regulacja biologiczna, homeostaza ekosystemów itp. Oczywiście, zjawiska regulacyjne w przyrodzie mają pewną określoną sprawność, a przekroczenie jej wydajności prowadzi do tego, co często określane jest w dyskusji problemów środowiskowych jako katastrofa ekologiczna. Jednak zrozumienie znaczenia używanych terminów nie idzie w parze z powszechnością ich wymieniania. Stąd wynika wiele niejasności i nieporozumień i to nie tylko w szerokiej społecznej dyskusji, ale również i w dyskusji toczonej w bardziej profesjonalnych kregach. Wynika to ciągle jeszcze ze zbyt małej znajomości ekologii w społeczeństwie.

W dalszym ciągu artykułu omówimy wybrane, najbardziej reprezentatywne współczesne koncepcje homeostazy ekosystemów nie pretendując do pełnego omówienia zagadnienia. Wydaje się, że dobrą reprezentacją współczesnych poglądów na temat stabilności i homeostazy ekosystemów jest zbiór plenarnych referatów, wygłoszonych w czasie I Kongresu Ekologii w Hadze, wydany pod redakcją van Dobberna i Lowe-McConnell [5].

Pojęcie homeostazy jako zjawiska polegającego na utrzymywaniu na stałym poziomie środowiska wewnętrznego ustroju pomimo zmienności otoczenia zostało zaproponowane w 1939 r. przez Cannona [3] w niewielkiej, ale mającej duże znaczenie teoretyczne, książce pt. *Wisdom of the body*. Należy podkreślić, że nawet w tak zintegrowa-

nym systemie, jakim jest stałocieplny organizm człowieka istniejące mechanizmy regulacji poszczególnych procesów mają bardzo zróżnicowaną wydolność oraz że niektóre układy regulacyjne mogą być słabo wzajemnie ze sobą powiązane. Tak np. słabo wyrażone są wzajemne sprzężenia pomiędzy układem regulacji termicznej ciała a układem regulacji ciśnienia krwi, co może np. być przyczyną zapaści robotników intensywnie pracujących w warunkach wysokich temperatur otoczenia. Inaczej mówiąc, nie występuje zjawisko ogólnej homeostazy, ale istnieją mechanizmy homeostazy określonych, konkretnych właściwości. Uwagi te powinny przestrzec przed tworzeniem hipotez przy omawianiu zjawisk homeostazy. Ponadto wskazują one na to, że integralność organizmu nie jest równoznaczna z wytworzeniem wszelkich możliwych regulacyjnych sprzężeń zwrotnych między wszystkimi procesami fizjologicznymi.

Przenoszenie koncepcji homeostazy na poziomy organizacji wyższe niż poziom osobniczy jest związane z wykazywaniem, czy też przypuszczeniem, że określone właściwości populacji, ekosystemu, krajobrazu, biomu itd. charakteryzują się stabilnością, co jest uwarunkowane działaniem odpowiednich procesów regulacji. Stąd stwierdzenie stabilności właściwości ekosystemu lub rozpoznanie mechanizmów regulacji zachodzących w nim procesów ma zasadnicze znaczenie dla weryfikacji koncepcji homeostazy ekosystemu. W przypadku ekosystemu trudno jest określić jego środowisko wewnętrzne od zewnętrznego. Na przykład wyróżnienie opierające się na zasadzie, że zjawiska biotyczne to środowisko wewnętrzne ekosystemu, a zjawiska abiotyczne to środowisko zewnętrzne nie ma żadnego sensu, gdy rozumie się jak przebiegają tak podstawowe dla ekosystemu procesy, jak obieg materii.

Kolejna trudność wynika z określenia, na czym polega stabilność ekosystemu. Różni ekologowie odmiennie definiują to pojęcie. Oriens [34] dyskutując różne koncepcje stabilności ekosystemów wyróżnił siedem jej określeń. Dla przykładu za Oriensem [34] można wymienić następujące znaczenia przypisywane przez ekologów pojęciu stabilności:

a/ niezmienność - gdy pewne charakterystyki ekosystemu są stałe, np. liczba gatunków, skład taksonomiczny, struktura form życiowych itd.,

b/ trwałość - im dłuższy jest czas trwania systemu, tym większa jego stabilność,

c/ bezwładność - polegająca na oporze stawianym przekształcającym czynnikiem. Tak np. MacArthur [23] wykazał, że w zależności od struktury powiązań troficznych, ta sama zmiana w liczebności jednej populacji może wywoływać większe lub mniejsze reperkusje wśród innych populacji,

d/ cykliczna stabilność - system oscyluje wokół pewnego stałego poziomu wartości analizowanych parametrów,

e/ stabilność kierunku przemian - pomimo różnic w stanach wyjściowych ekosystem osiąga ten sam stan końcowy; przykładem może być sytuacja, gdy mamy do czynienia z sukcesją różnych pionierskich ekosystemów kończących się tym samym typem monoklimaksu.

Przytoczone przykłady odmiennych definicji stabilności ekosystemu wystarczająco ilustrują dużą ich różnorodność, a jednocześnie wskazują na istnienie komplementarności między niektórymi definicjami. Tak np. niezmiennosc i trwałość mogą być pojęciami komplementarnymi itd. Wieloznaczność pojęcia stabilności ekosystemu jest istotną kolejną trudnością przy analizie koncepcji homeostazy ekosystemu. Pomimo to większość współczesnych ekologów [26, 28, 34, 42 i inni] uważa, że nie można mówić o stabilności ekosystemu jako pojęciu ogólnym, a należy określić parametry, w stosunku do których termin ten jest stosowany.

W tych sytuacjach stosuje się różne skomplikowane analizy matematyczne, dzięki którym [7] uzyskano wiele informacji o znaczeniu różnych czynników czy interakcji dla stabilności liczebności populacji w ekosystemie. Tak np. May [27] wykazał, że wraz ze wzrostem zróżnicowania komponentów wzrasta niestabilność systemu. Porównując system złożony z paru gatunków z systemem wielu gatunków stwierdził on, że ten pierwszy jest bardziej odporny na wprowadzone zaburzenia niż wielogatunkowy. Był to paradoksalny wniosek, ponieważ powszechnie jeszcze do niedawna panowało przekonanie, że zróżnicowanie gatunkowe ekosystemu warunkuje jego stabilność [24]. To powszechne przypuszczenie opierało się na argumentach w rodzaju np., że tropikalne lasy charakteryzują się dużą różnorodnością organizmów oraz względną stabilnością ich liczebności, podczas gdy np. w ekosystemach Arktyki występuje niewielka liczba gatunków, a ich liczebności podlegają gwałtownym fluktuacjom. Jednak, jak to podkreślił np. Orians [34] większe zróżnicowanie gatunkowe jest przeważnie skorelowane z mniejszym zróżnicowaniem warunków abiotycznych i trudno jest stwierdzić czy o wzros-

cie stabilności liczebności organizmów decyduje wzrost zróżnicowania organizmów, czy też stałość warunków fizycznych. Podobnie trudno jest rozdzielić wpływ surowych i zmiennych warunków klimatycznych Arktyki od wpływu małego zróżnicowania gatunkowego na fluktuacje liczebności organizmów żyjących w tych warunkach. Dodatkowych argumentów podważających przyczynową zależność stabilności od zróżnicowania gatunkowego organizmów dostarczył Odum [31] omawiając wyniki analizy zróżnicowania około 150 zgrupowań roślin i zwierząt. Odum oceniał różnorodność używając przekształconego wskaźnika Simpsona, tak że zakres jego wartości zmieniał się od 0 - brak zróżnicowania do 1 - maksymalne zróżnicowanie. Następnie analizując rozkład częstości występowania określonych wartości wskaźnika zróżnicowania można było stwierdzić, że rozkład ten jest dwumodalny. Wśród analizowanych zgrupowań istnieje wiele przypadków o niskiej, jak i wiele przypadków o średnio wysokiej różnorodności. Zgrupowania organizmów o niskiej różnorodności pochodziły z ekosystemów znajdujących się pod silnym zewnętrznym stresem /np. zanieczyszczone/, jak i z ekosystemów charakteryzujących się dużymi dopływami łatwo dostępnej energii /ekosystemy pobrażę mórz/. Wniosek, jaki przedstawił Odum na podstawie analizy omawianych materiałów jest taki, że przyczyną zróżnicowania jest wzrost wydajności wykorzystania energii. W sytuacji, gdy łatwo dostępne są duże zasoby energetyczne zespół organizmów może być mało zróżnicowany, a jednocześnie dopóki trwa dopływ energii cały ekosystem jest stabilny. W ekosystemach, gdzie nie ma dodatkowego importu energii z sąsiedztwa, dostępne zasoby energii słonecznej są dzielone w trakcie przebiegu sukcesji w coraz to bardziej wydajny sposób, co prowadzi do wzrostu zróżnicowania gatunkowego. Szereg innych empirycznych danych o braku zależności pomiędzy różnorodnością a stabilnością przedstawia Jacobs [15]. Wniosek Oduma, że mało zróżnicowany system gatunków może również być układem stabilnym, jest zgodny z wynikami analiz matematycznych. May [28] stwierdza, że wiele monokulturowych ekosystemów może być szczególnie stabilnych, a niestabilność rolniczych monokultur nie jest wynikiem ich prostoty, ale braku przystosowań do miejscowych warunków, co mogłoby nastąpić, gdyby uprawiane gatunki miały odpowiednio długi czas dla swojej ewolucji. Realnymi przykładami stabilnych monokulturowych ekosystemów wymienionych przez Maya są ekosystemy pobrażę wschodniej Ameryki porośnięte przez trawy

Spartina, czy też obszary Szkocji porośnięte przez paprocie. Zbieżność wniosków Maya i Oduma wynika z tego, że analiza matematyczna doprowadziła Maya do wniosku, iż stabilność warunków sprzyja zróżnicowaniu gatunkowemu ekosystemu, a nie odwrotnie. Inaczej mówiąc, czynnik stabilizacji tkwi w parametrach fizycznych, a nie biologicznej różnorodności. Odum posuwa się dalej i sugeruje, że stabilność systemu zależy od ilości i jakości energii, a zróżnicowanie gatunkowe odzwierciedla ewolucję układu w stronę lepszego wykorzystania dostępnej energii.

Analizując problem homeostazy ekosystemu należy zwrócić uwagę na jeszcze jedną trudność teoretyczną. Ewolucja homeostazy na poziomie osobniczym może być dobrze wytłumaczona, jako wynik działania doboru naturalnego. Tak np. utrzymanie stałej ciepłoty ciała wymaga przy ogólnych szacunkach około 28 razy więcej energii niż zużywa zmiennocieplne zwierzę o tej samej masie ciała [36]. Jednak ten wzrost nakładów energetycznych na termiczną homeostazę uniezależnia się od zmian temperatur otoczenia, a tym samym na aktywność, np. w warunkach niskich temperatur. Organizm stałocieplny może więc opanować środowiska niedostępne dla zmiennocieplnych, a jego szybkość reakcji na bodźce zewnętrzne jest niezależna od temperatury otoczenia itd. Są to wszystko bardzo korzystne właściwości zapewniające rozwój gatunku.

Można wykazać, że każde nowe przystosowanie gatunku powinno destabilizująco oddziaływać na biotyczną część ekosystemu, czyli biocenozę [21]. Dobór naturalny maksymalizuje przystosowanie gatunku, a nie stabilność biocenozy. Ewolucja gatunku a rozwój biocenozy to odmienne procesy. Uwzględnianie zjawisk doboru grupowego nie zmienia tego wniosku. Stąd zjawiska homeostazy ekosystemu nie mogą być wynikiem działania doboru naturalnego, tak jak to się dzieje na poziomie osobniczym organizacji układów biologicznych. Jak to wykazały analizy matematyczne przeprowadzone przez Levinsa [21], choć dobór naturalny cech tolerancji na fizyczne warunki, cech rozrodu, tempa rozwoju, preferencji pokarmowych, czy też unikania drapieżników przebiega według podobnych zasad, to wytworzenie tych różnych typów przystosowań ma bardzo odmienne znaczenie dla stabilności biocenozy. Dlatego zasad tworzenia się homeostazy ekosystemu należy szukać w oparciu o bardziej ogólne prawidłowości niż zasady ewolucji gatunków. Przy tym, jak wykazały badania prowadzone w ramach Międzynarodowego Programu Biologicz -

nego /np. nad obiegiem materii/, żeby zrozumieć funkcjonowania ekosystemów /w tym i ich homeostazy/ należy uwzględnić nie tylko prawidłowości odnoszące się do współistnienia różnych gatunków /biocenozy/, ale również współzależności między fizycznymi, chemicznymi i biologicznymi zjawiskami warunkującymi funkcjonowanie ekosystemów. Wydaje się, że sprowadzenie problemu stabilności ekosystemu do zagadnień stabilności liczebności tworzących go populacji jest ograniczeniem uniemożliwiającym zrozumienie zjawisk regulacji zachodzących na poziomie ekosystemu. Należy podkreślić, że sprowadzanie problemu stabilności ekosystemu do stabilności liczebności jest przykładem często popełnianego błędu, polegającego na przeniesieniu specyficznych właściwości jednego poziomu organizacji na drugi. Liczebność i dobór naturalny są ze sobą ściśle związane i są specyficznymi właściwościami populacji. Przenoszenie zasad ewolucji z poziomu populacyjnego na poziom ekosystemu jest tworzeniem hipostaz. W wyniku nabycia określonych przystosowań przez populacje mogą następować określone zmiany w ekosystemie, np. destabilizujące stosunku liczebności pomiędzy gatunkami. Wytwarzanie w wyniku działania doboru naturalnego i następnie przekazywanie różnych przystosowań poprzez system genetyczny osobników jest charakterystyczne tylko dla poziomu populacyjnego organizacji, a traci wszelki sens w odniesieniu do biocenozy. To że takie próby są podejmowane stanowi tylko przykład bezkrytycznego rozciągania prawidłowości odnoszących się do populacji na inne jednostki ekologiczne. Można tu wymienić znane rozważania Eltona [6] nt. znaczenia konkurencji i kooperacji między zespołami organizmów, biocenozami, biomasami itd. dla ich integracji, podnoszone nawet przez współczesnych autorów.

Zanim przystąpimy do wstępnej próby nakreślenia zjawisk homeostazy na poziomie ekosystemu warto przypomnieć podstawowe zasady równowagi i mechanizmy jej utrzymywania. Pozwoli to na zrozumienie, że zjawiska homeostazy nie są związane tylko z biologicznymi układami, ale odnoszą się do całego świata przyrody. Jak dobrze wiadomo, stan równowagi osiągnany jest przez określony układ, gdy szybkość przemian substratów w produkty równa się szybkości odwrotnych przemian produktów na substraty. Odnosi się to również do fizycznych procesów przemian faz, jak np. przemiany wody w parę i na odwrót. Do czynników modyfikujących poziom równowagi w odwracalnych procesach fizycznych należy temperatura i ciśnienie,

a w procesach chemicznych do powyższych czynników modyfikujących dochodzi stężenie reagentów. Reguła Le Chateliera określa zasady homeostazy warunkujące utrzymanie stanu równowagi pomiędzy składowymi systemy, gdy nastąpiły odchyłające oddziaływania. Reguła ta została przez Le Chateliera sformułowana w 1888 r. w sposób następujący: „Każdy system znajdujący się w chemicznej równowadze pod wpływem zmiany któregokolwiek z czynników równowagi podlega przemianom w takim kierunku, że gdyby występowała jedynie ta przemiana, to wywoływałaby ona zmiany przeciwstawne kierunkowi działania owego czynnika.

Czynnikami równowagi są temperatura, ciśnienie i elektromotoryczna siła odpowiadająca trzem formom energii - ciepłu, elektryczności i mechanicznej energii" /tłumaczone z cytatu podanego przez Lotkę, [22]/. Bardzo istotne znaczenie ma drugi akapit, często pomijany w wielu podręcznikach. Akapit ten określa, że czynnikami równowagi są intensywne charakterystyki energii, a więc zasada Le Chateliera stosuje się tylko wtedy, gdy zmianie podlega stanowiąca o równowadze intensywna cecha energii. Po drugie, żeby dobrze rozpoznać mechanizmy utrzymywania równowagi należy przeprowadzić analizę energetyczną, czyli analizę dynamiczną / używając terminologii stosowanej w fizyce/ systemu. Używając dalej fizycznej terminologii można powiedzieć, że analizy kinetyki systemu, choć dobrze rejestrują stan równowagi /współczynniki przyrostów mają wartość zerową/, to bez analizy dynamicznej nie pozwalają na wyróżnienie istotnych czynników równowagi /brak rozróżnienia intensywnych i ekstensywnych charakterystyk energetycznych równowagi/. Zjawiska tego rodzaju często występują w różnych procesach biologicznych. Tak np. odbywająca się w warunkach tlenowych asymilacyjna redukcja azotanów do jonów amonowych jest bardzo silnie ograniczona przez kumulację jonów amonowych [41], będących dodatkowo również silną biologicznie trucizną. W wyniku działania enzymów jony amonowe są bardzo szybko wbudowywane w ketokwasy i w ten sposób powstają podstawowe aminokwasy jak kwas glutaminowy, glutamina, kwas asparaginowy i asparagina, które następnie przekształcane są na drodze transaminacji na inne aminokwasy [8]. Jak wiadomo enzymy lub katalizatory nie zmieniają stałej równowagi reakcji, a wpływają tylko na szybkość reakcji. Wskutek działania zasady Le Chateliera i szybkiego usuwania jonu amonowego może przebiegać proces asymilacyjny redukcji azotu, będącego jedną z ważnych dróg biologicznego obiegu azotu [39].

Wracając do przykładów występowania równowagi fizycznej czy chemicznej można stwierdzić, że działanie mechanizmów homeostazy określone zasadą Le Chateliera jest wynikiem ustalania się równowagi termodynamicznej w zamkniętych zakładach. Przepływ energii od wyższych potencjałów do niższych jest siłą napędową mechanizmów homeostazy, a wytworzony stan równowagi termodynamicznej określa proporcje ilościowe między komponentami. Zasadę Le Chateliera stosuje się tylko przy zmianie intensywnych charakterystyk energii, do których, jak to obecnie wiemy, należy: temperatura, ciśnienie, stężenie, napięcie powierzchniowe, a nie ekstensywnych, jak: masa, długość, objętość, powierzchnia, ładunek itp.

Omawiając zasadę Le Chateliera należy jeszcze zwrócić uwagę na jedno bardzo ważne dla zrozumienia zjawisk biologicznych zagadnienie. Jak wiadomo reakcja zachodzi wtedy spontanicznie, gdy jej potencjał termodynamiczny /wolna energia Gibbsa/ obniża się. W warunkach stałej temperatury i ciśnienia zmiana potencjału termodynamicznego ΔG określana jest następującą zależnością:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S,$$

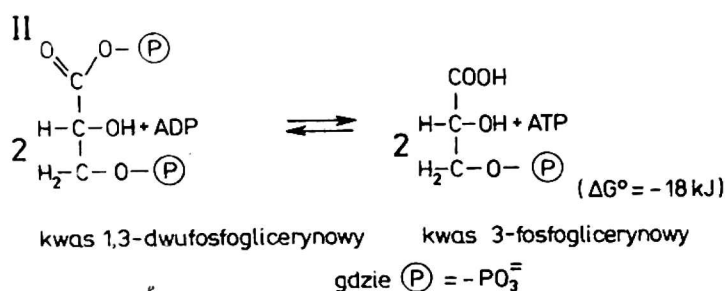
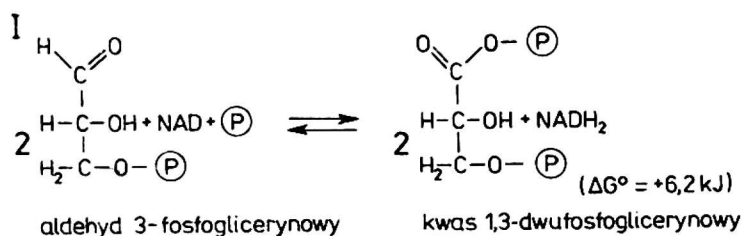
gdzie

ΔH - zmiana entalpii/ciepła tworzenia związku często określanego na podstawie prawa Hessa z pomiarów uzyskanych w bombie kalorymetrycznej/;

T - temperatura w Kelwinach;

ΔS - zmiana entropii.

Przemiany metaboliczne glukozy składają się z wielu etapów. Jednym z nich jest przemiana aldehydu 3-fosfoglicerynowego na kwas 3-fosfoglicerynowy składająca się z dwóch sprzężonych reakcji [14], które ilustruje schemat:



Pierwsza reakcja jest endoergiczna /w standardowych warunkach $\Delta G^{\circ} = + 6,2 \text{ kJ/}$, czyli sama spontanicznie nie może przebiegać. Druga jest egzoergiczna / $\Delta G^{\circ} = - 18,8 \text{ kJ/}$. Obydwie te reakcje sprzężone są przez kwas 1,3-dwufosfoglicerynowy. Zgodnie z zasadą Le Chateliera usuwany w drugiej egzoergicznej reakcji kwas 1,3 - dwufosfoglicerynowy stymuluje przemiany aldehydu 3-fosfoglicerynowego w pierwszej reakcji. Jest to możliwe, ponieważ zmiana potencjału termodynamicznego drugiej reakcji ma taką wysoką ujemną wartość, że łączna zmiana potencjału termodynamicznego tych dwóch reakcji ma również wartość ujemną:

$$G^{\circ}_{I-II} = + 6,2 \text{ kJ} - 18,8 \text{ kJ} = - 12,6 \text{ kJ}$$

W rezultacie sprzężenia dwóch reakcji poprzez wspólny związek, który jest produktem I reakcji i jednocześnie substratem II, jak i faktu, że łączna zmiana potencjału termodynamicznego dwóch bezpośrednio następujących po sobie reakcji ma wartość ujemną mamy do czynienia z działaniem zasady Le Chateliera. Jak stwierdza Buvet [2], reakcje te są bardzo rozpowszechnione w świecie ożywionym. Zdaniem tego autora większość kowalencyjnych połączeń węgla w związkach organicznych powstaje na tej drodze.

Bardzo ważny wniosek wynikający z powyższej analizy dla dalszych rozważań polega na tym, że w wyniku sprzężenia reakcji endoergicznej i egzoergicznej zostaje więcej użytecznej energii, która może następnie być wykorzystana w dalszych przemianach. Mamy więc do czynienia z mechanizmem zwiększającym użyteczną wydajność /„oszczędność“/ przepływu energii lub inaczej mówiąc minimalizującym entropię.

Jak dobrze wiadomo, systemy ekologiczne są systemami otwartymi, ponieważ istnieją dzięki ciągłej wymianie energii i materii ze swoim otoczeniem. Dlatego prawidłowości stanów równowagi energetycznej /zrównoważenie potencjałów energetycznych/ układów zamkniętych nie mogą być stosowane do analiz energetyki układów otwartych, jakimi są systemy biologiczne, ponieważ zrównoważenie energetyczne oznaczałoby śmierć organizmu wobec ustalenia się powodujących dostarczenie nowych zasobów energetycznych czy budulcowych, możliwości kierunkowego ruchu itd.

Omówione przykłady niedopuszczenia do wytwarzania się stanu równowagi przy produkcji amoniaku, czy też sprzężenia endoergicznej reakcji z egzoergiczną dotyczyły układów, w których występują

zarówno energetyczne gradienty, jak i gradienty przepływu materii. Dlatego analizę zjawisk homeostazy ekosystemów powinniśmy oprzeć na prawidłowościach energetycznych stanów stacjonarnych /ustalonych/ tworzących się wtedy, gdy przepływ energii z otoczenia do analizowanego systemu i z systemu do otoczenia wzajemnie się bilansują. Inaczej mówiąc stan stacjonarny powstaje wtedy, gdy wywołane przez działanie sił wewnętrznych przepływy z układu do otoczenia są kompensowane przez przepływy indukowane na zewnątrz układu. Problemy powstania stacjonarnych stanów są rozważone przez termodynamikę procesów nieodwracalnych lub systemów otwartych. Jest to nowa dziedzina energetyki bardzo szybko rozwijająca się w drugiej połowie XX wieku. Wiele jeszcze tu niejasności, jak i dyskusji wokół uzyskanych wyników [10]. W analizie przepływów istotną rolę odgrywa określenie szybkości, w jakiej układ wytwarza zdegradowaną energię cieplną i przekazuje ją do otoczenia. Jest to miara wyczerpywania potencjału termodynamicznego /G/, którego określenie zostało omówione powyżej. W odniesieniu do układów ekologicznych pojęcia powyższe dotyczą energetycznych kosztów utrzymania /lub w często używanej terminologii wartości energetycznej respiracji/ organizmu, populacji czy biocenozy oraz degradacji chemicznej energii związków organicznych.

Chociaż suma oddanej energii cieplnej wszystkich przepływów w układzie musi być dodatnia, to jednak w wyniku sprzężeń między przepływami jakiś określony cząstkowy proces może kumulować więcej energii niż jej tracić w postaci ciepła. Biochemiczny przykład tej sytuacji został omówiony przy dyskusji przemian aldehydu 3-fosfoglicerynowego na kwas 3-fosfoglicerynowy.

Stopień sprzężenia poszczególnych procesów ma szczególne znaczenie dla przekazu energii, ponieważ jak to podkreślono może maksymalizować przekaz użytecznej energii. Zagadnienie to jest określone przez jedną z podstawowych prawidłowości termodynamiki nieodwracalnych procesów, a mianowicie przez tzw. zasadę Prigegine'a [35]. Zasada ta mówi, że produkcja entropii w układzie znajdującym się w stanie stacjonarnym osiąga minimum. Z zasady Prigegine'a wynika również, że jeżeli otwarty układ nie znajduje się w stanie stacjonarnym, to podlega zmianom w kierunku minimalizacji entropii [45]. Należy podkreślić bardzo istotną zmianę pojęć, jaka dokonuje się przy przejściu od analiz termodynamiki układów zamkniętych do otwartych. Stany równowagi termodynamicznej zamkniętych

układów są niezależne od upływu czasu. Przepływ energii czy materii powodowany przez odpowiednie gradienty się zachodzi w czasie. Dlatego do funkcji termodynamicznych układów otwartych zostaje wprowadzony parametr czasu zawarty w charakterystykach szybkości przepływów. Dla podkreślenia tej różnicy mówiąc o stacjonarnym stanie używamy określenia produkcja entropii /ilość wytworzonej zdegradowanej cieplnej energii w jednostce czasu/, a nie samej entropii. Przypuszczenie, że ekosystemy rozwijając się mogą minimalizować produkcję entropii było wypowiedziane jeszcze w 1925 r. przez jednego z największych w pierwszej połowie XX wieku teoretyków ekologii, a mianowicie przez Alfreda Lotkę. Lotka [22] analizując rolę zwierząt i roślin w procesach przepływu energii stwierdza możliwość istnienia dwóch przeciwstawnych tendencji, a mianowicie maksymalizacji produkcji entropii oraz jej minimalizacji. Pięćdziesiąt siedem lat temu Lotka nie był w stanie wskazać na warunki realizacji tych dwóch możliwości.

Badając sukcesję w ekosystemach morskich Margalef [25] dochodzi do wniosku, że w miarę rozwoju ekosystemów /sukcesji/ wzrasta wydajność wykorzystania przepływu energii. Przypuszczenie to zostało powtórzone przez Oduma [30] i przez wielu innych ekologów. Na poparcie tego wniosku przytaczane są następujące argumenty. W wyniku działania znanej zależności między respiracją a masą ciała, większe organizmy charakteryzują się mniejszymi stratami energii przypadającymi na jednostkę masy ich ciała. Analizując przepływ energii przez cały zespół dzikich ssaków krajobrazu rolniczego Ryszowski [38] wykazał kilkakrotne zmniejszanie ilości produkowanej entropii w stosunku do wielkości możliwych do wyprodukowania przez ten zespół. Sytuacja ta jest wynikiem wyraźnej selekcji gatunków o dużych rozmiarach ciała. Odum wiąże wzrost homeostazy z rozwojem różnych mutualistycznych powiązań między organizmami, lepszym zachowaniem składników odżywczych, większą odpornością na zaburzenia zewnętrzne, wzrostem informacji oraz spadkiem entropii w miarę przebiegu sukcesji ekosystemu. Są to w znacznej mierze przypuszczenia niż udowodnione koncepcje. W czasie gdy Odum formułował charakterystykę homeostazy, względnie dobrze rozpoznane były energetyczne koszty utrzymania /respiracji/ ekosystemu [1, 32, 33, 40, 43]. Wyniki tych badań pozwoliły Odumowi [30] na podanie energetycznej charakterystyki sukcesji ekosystemów polegającej na stopniowym równoważeniu się produkcji pierwotnej i respiracji eko-

systemu. Dojrzały i zrównoważony stan klimaksowy ekosystemu cechuje równowaga produkcji pierwotnej i respiracji ekosystemu. Dlatego stopień zbilansowania wartości energetycznej produkcji pierwotnej i respiracji ekosystemu może być dobrą miarą rozwoju sukcesji. Zbilansowanie tych dwóch charakterystyk jest wynikiem opóźnionego w stosunku do produkcji pierwotnej rozwoju bogactw całego zespołu heterotrofów osiagającego dopiero w późnych stadiach sukcesji maksimum biomasy określonej przez dostępne zasoby roślinne. Określona przez czynniki zewnętrzne wielkość produkcji pierwotnej w niewielkim stopniu zmienia się w czasie sukcesji. Rozwój całego zespołu heterotrofów, a więc i osiaganej przez niego wielkości respiracji jest natomiast wyrazem dostosowania się do warunków określonych przez rodzaj i wielkość produkcji pierwotnej. Relacja wyprodukowanej w roku masy roślinnej do respiracji całego zespołu heterotrofów nic nie mówi ani o efektywności wykorzystywania energii /w sensie minimalizacji entropii/, ani o mechanizmach regulacji przepływu energii w ekosystemie. Jest natomiast dobrą miarą rozwoju sukcesji.

Weryfikacja empiryczna koncepcji Oduma na temat różnych aspektów homeostazy ekosystemów jest ciągle jeszcze bardzo słaba, choć niewątpliwie należy podkreślić teoretyczną słuszność niektórych koncepcji, a mianowicie, że w miarę rozwoju homeostazy wykształcają się różnego rodzaju powiązania mutualistyczne pomiędzy różnymi organizmami. Z porównań literaturowych danych na temat kosztów energetycznych wiązania cząstkowego azotu Ryszkowski i Życzyńska-Bałoniak [39] byli w stanie wykazać, że symbiotyczne wiązanie azotu wymaga około 27-krotnie mniejszych nakładów energetycznych, niż gdy ta sama ilość azotu wiązana jest niesymbiotycznie. Jeżeli w klimaksowych ekosystemach przeważa wiązanie azotu na drodze symbiotycznej, to byłby to przykład energetycznie bardzo ekonomicznego mechanizmu wiązania azotu. Zmiany udziału symbiotycznego i niesymbiotycznego wiązania azotu może więc mieć wpływ na ilość wytwarzanej entropii. Podobna być może sytuacja istnieje w odniesieniu do pobierania składników odżywczych przez rośliny w przypadku występowania mikoryzy.

Oprócz zwiększania masy ciała, intensyfikacji powiązań mutualistycznych istnieje wiele innych zjawisk zmniejszających produkcję entropii, jak np. wytwarzanie lokalnych modyfikacji warunków klimatycznych przez dominujące formy roślinne, dzięki czemu wiele

zwierząt może obniżyć energetyczne koszty swojego utrzymania, czy też wiele różnych adaptacji pozwalających na bardziej efektywne wykorzystywanie pokarmu, itd.

Analizując matematyczne modele współoddziaływań roślinności i roślinożerców lub roślinożerców i drapieżników wielu autorów wykazywało niestabilność tych układów troficznych. Typowym wynikiem powyższych analiz może być wniosek, że np. roślinożercy zniszczą całą roślinność, a następnie sami zginą. May [27] jest jednym z pierwszych, którzy wykazali, że jeżeli rozważyć jednocześnie trzy poziomy troficzne: roślinność - roślinożercy - drapieżniki, to w pewnych sytuacjach można oczekiwać, że system taki będzie względnie trwały. Stabilność systemu jest tu rozpatrywana w kategoriach trwałych, używając omówionej na wstępie klasyfikacji pojęć stabilności przedstawionej przez Oriansa [34]. Trwałość systemu: roślinność - roślinożerca - drapieżnik występuje wtedy, gdy czas regeneracji roślinności w stosunku do szybkości wyczerpywania zasobów roślinnych przez roślinożercę będzie odpowiednio krótki, a sytuacja ta wywołana jest przez presję drapieżników na roślinożerców, obniżając ich liczebność, nie dopuszczającą do zbyt intensywnego wyjadania roślinności. Mamy tu do czynienia, zdaniem Maya [27], z dwoma jednakowo ważnymi oddziaływaniami, a mianowicie roślinności na roślinożerców oraz drapieżników na roślinożerców. Innym przykładem rozpoznania warunków zwiększających trwałość układów troficznych jest zróżnicowanie środowiska zapewniające choćby czasowe schronienie ofiarom przed drapieżnikami. Już klasyczne doświadczenia Gausego [9] empirycznie udowodniały duże znaczenie takiej sytuacji dla współistnienia gatunków.

Choć obydwie powyższe sytuacje mogą mieć duże znaczenie dla stabilności biocenozy, to nie jest pewne, w jakim stopniu wywołane przez nie zjawiska regulacji liczebności przyczyniają się do minimalizacji entropii całego ekosystemu. Dla rozważań prowadzonych w tym opracowaniu istotne znaczenie ma to, że tego typu oddziaływania regulacyjne wytwarzają się w wyniku odpowiedniego zbilansowania parametrów charakteryzujących zmiany komponentów /szybkość regeneracji, intensywność rozrodu i śmiertelność itp./ tworzących dany układ. Jest to zależne w dużym stopniu od intensywności aktualnych powiązań troficznych, a nie jest wyłącznie zdeterminowane dziedzictwem genetycznym. Inaczej mówiąc, wytwarzanie się takich układów regulacyjnych w głównej mierze zależy od aktualnych oddziaływań między komponentami.

Można wysunąć przypuszczenie, że wytwarzanie się układów regulacyjnych, których charakterystyczną cechą jest modyfikujące oddziaływanie środowiska na intensywność antygonistycznych oddziaływań pomiędzy organizmami /konkurencja, relacja drapieżnik - ofiara, żywiciel - patogen itp./, przeciwdziała destabilizującym biocenozę efektom doboru naturalnego wśród poszczególnych gatunków. Byłby to bardzo ważny, specyficzny dla ekosystemu mechanizm homeostazy liczebności. Przy tym, można dzięki działaniu tych mechanizmów homeostazy wytłumaczyć empirycznie stwierdzone ustalenie się względnej stabilności biocenozy, pomimo że ciągle wytwarzane są przez dobór naturalny adaptacje, które zgodnie z omówionymi powyżej wynikami matematycznymi analiz Levinsa [21] powinny bardzo destabilizująco wpływać na biocenozę.

Drugim zagadnieniem, które zostanie trochę szerzej omówione, to mechanizmy homeostazy związane z obiegiem materii. Jednym ze specyficznych funkcjonalnych właściwości ekosystemu jest to, że różne związki chemiczne podlegające procesom utleniania /reakcje egzoergiczne/ i redukcji /reakcje endoergiczne/ tworzą częściowo zamknięte cykle obiegu pierwiastków. Ekologiczną konsekwencją intensywności wzajemnych powiązań pomiędzy różnymi organicznymi i nieorganicznymi procesami krążenia materii w danym ekosystemie jest stopień zamknięcia małego /lokalnego/ obiegu. Choć ekosystemy nie są układami zamkniętymi, to stopień zamknięcia małego obiegu i jego pojemność kumulacyjna określa zasoby pierwiastków, a zwłaszcza biogenów w ekosystemie. Im większy stopień zamknięcia obiegu materii, tym większa autarkia gospodarki materiają ekosystemu. Analizując układ o zamkniętym obiegu można wykazać, że szybkość całego cyklu krążenia zależy od ogniwa charakteryzującego się najwolniejszymi przemianami. Zależność ta komplikuje się, gdy mamy do czynienia ze skomplikowaną siecią powiązań różnorodnych procesów, tym niemniej prawie we wszystkich lądowych ekosystemach tempo obiegu materii determinowane jest przez szybkość rozkładu materii organicznej gleby. Mikroorganizmy, jak to dobrze wiadomo, spełniają podstawową rolę w rozkładzie materii organicznej. Jak natomiast wykazują współczesne badania, omówione ostatnio w piśmiennictwie polskim przez Ryszkowskiego [37], działalność zwierząt stanowi jeden z mechanizmów regulacji szybkości rozkładu. Jak skomplikowane są procesy rozkładu materii organicznej gleby dobrze mogą zilustrować wyniki badań nad aktywnością drobnoustrojów

w glebie prowadzone w ramach programów koordynowanych przez Zakład Biologii Rolnej i Leśnej PAN w Poznaniu. Zmiana dopływu materiału organicznego, a zwłaszcza łatwo przyswajalnych związków energetycznych z jednej strony modyfikuje intensywność rozkładu materii organicznej, a z drugiej strony zmianom podlega efektywność syntezy próchnicy, czy też ponownego wykorzystania masy obumarłych komórek bakterii przez ich kolejne generacje oraz zmienia się wydajność i intensywność przebiegu szeregu procesów bioenergetycznych samych mikroorganizmów [4, 12, 13, 18-20].

Procesy powyższe są ściśle związane nie tylko z uwalnianiem różnych chemicznych związków z próchnicy, ale wpływają na szereg innych właściwości obiegu materii. Tak np. zmiany dostępności łatwo przyswajalnych zasobów energetycznych wpływają na intensywność wiązania azotu atmosferycznego przez niesymbiotyczne mikroorganizmy, oddziałują na intensywność przebiegu procesów nitrifikacji [16, 17, 29].

Wiele z powyższych procesów bardzo ściśle związanych jest z intensywnością produkcji entropii. Tak np. względna łatwość z jaką mikroorganizmy mogą przestawiać procesy określające wydajność produkcji ich własnej biomasy może odgrywać pod tym względem bardzo dużą rolę. Jednak wobec ciągle jeszcze dużej fragmentaryczności naszej wiedzy na temat przemian materii organicznej trudno jest obecnie ocenić stopień minimalizacji entropii towarzyszący rozkładowi próchnicy. Niewątpliwie, jak to podkreśla wielu ekologów [26], im większe zróżnicowanie gatunkowe, tym lepsze wykorzystanie w biocenozie energetycznych i materiałowych zasobów oraz mniejsze uzależnienie od importu materii z zewnątrz ekosystemu. Nie ma jednak obecnie podstawy do przypuszczenia, jak o tym pisaliśmy powyżej, że wzrost zróżnicowania gatunkowego jest przyczyną wzrostu stabilności liczebności organizmów. Wysuwane są nawet koncepcje, że występujące masowe pojawy roślinożerców są wyrazem homeostatycznych mechanizmów zabezpieczających obieg materii w ekosystemach, w których znaczną część składników odżywczych roślin zostaje zmagazynowana w różnych formach materii organicznej /np. trudno rozkładająca się ściółka, pnie drzew, próchnica itp./ i przez to wycofana jest z małego obiegu materii [11, 44]. Zgodnie z tymi koncepcjami masowy rozwój liczebności roślinożerców i związana z tym większa konsumpcja, podobnie jak pożar, spełniają bardzo ważną rolę w uruchomieniu wycofanych czasowo z obiegu składników odżyw-

czych roślin. Mamy tu do czynienia z wyraźną odmiennością mechanizmów regulacji na populacyjnym i ekosystemowym poziomie organizacji.

Jak to podkreśla Buvet [2], spośród wszystkich kinetycznie możliwych stechiometrycznych reakcji dla danych substratów zachodzą te, które są najłatwiejsze energetycznie. Ta energetyczna prawidłowość leży u podstaw oportunistycznego procesu ewolucji. Zasady termodynamiki wraz z regułą Le Chateliera umożliwiają zrozumienie wzajemnego sprzężenia egzo- i endoergicznych procesów stanowiących jeden z zasadniczych procesów wydajniejszego wykorzystania przepływu energii /obniżenie intensywności produkcji entropii/ zarówno przez układy nieożywione, jak i ożywione. Zasada Prigogin'e'a postuluje, że termodynamicznie otwarte układy dążą do osiągnięcia stanu stacjonarnego, który charakteryzuje się minimalizacją produkcji entropii. Zasada ta umożliwia zrozumienie powstawania mechanizmów homeostazy ekosystemu wraz z wskazaniem na ogólny kierunek zachodzących przemian. W ten sposób zostały stworzone najogólniejsze podstawy dla analiz zjawisk homeostazy stosujące się zarówno do nieożywionych, jak i biologicznych układów o dowolnym stopniu skomplikowania elementów. Wydaje się, że w ciągu ostatnich dekad ekologia, zwłaszcza dzięki wielkiej stymulującej roli Międzynarodowego Programu Biologicznego, zebrała taką ilość empirycznych informacji, że w niedługim czasie będzie możliwe bardziej szczegółowe rozpoznanie mechanizmów homeostazy ekosystemów. Każdy postęp wiedzy w tym kierunku będzie miał bardzo istotne znaczenie dla praktycznego zapobiegania zagrożeniom środowiska, jak i dla określenia zasad tworzenia ekosystemów charakteryzujących się dużą odpornością na różnego rodzaju zaburzenia.

LITERATURA

1. Beyers R.J.: *Ecol. Monogr.*, 33, 1962, 281-306.
2. Buvet R.: *Energetics of coupled biochemical processes and of their chemical models. Living systems as energy converters* /Eds. Buvet R., Allen M.J., Massure J.P./ Noth Holland, Amsterdam 1977, 21-39.
3. Cannon W.B.: *The wisdom of the body*. W. Norton and Co., New York 1932.

4. Dębosz K., Gołębiowska J.: Pol. Ecol. Stud., 1, 1975, 43-52.
5. Dobben van W.H., Lowe-McConnell R.H.: Unifying concepts in ecology. Junk, Haga 1975.
6. Elton C.S.: Animal ecology and evolution. Clarendon Press, Oxford 1930.
7. Federow W.D., Gilmanow T.G.: Ekologia. Izdat. Moskovskogo Univ. 1980.
8. Gaudy A., Gaudy E.: Microbiology for environmental scientists and engineers. McGraw-Hill, New York 1980.
9. Gause G.F.: The struggle for existence. Williams and Wilkins. Baltimore 1934.
10. Glaser R.: Wstęp do biofizyki, PZWL, Warszawa 1975.
11. Golley F.B., Ryszkowski L.: Sokur J.T.: The role of small mammals in temperate forests, grasslands and cultivated fields. Small mammals their productivity and population dynamics /Eds. F.B. Golley, K. Petrusewicz, L. Ryszkowski/ Cambridge Univ. Press., London 1975, 223-241.
12. Gołębiowska J., Margowski Z., Ryszkowski L.: An attempt to estimate the energy and matter economy in the agrocenosis. /Ed./ Ryszkowski L.: Ecological effects of intensive agriculture. PWN, Warszawa 1974, 19-40.
13. Gołębiowska J., Ryszkowski L.: Energy and carbon fluxes in soil compartments of agroecosystem. Soil organisms as components of ecosystem /Eds. Lohm U., Persson T./ Ecol. Bull./Stockholm/ 25 1977, 274-283.
14. Gymer R.G.: Chemistry: an ecological approach. Harper, New York 1973.
15. Jacobs J.: Diversity, stability and maturity in ecosystems influenced by human activities. Unifying concepts in ecology. /Eds. W.W. van Dobben, R.H. Lowe-McConnell/ Junk, Haga 1975, 187-207.
16. Kaczmarek W.: Pol. J. Soil Sci., 5, 1972, 133-140.
17. Kaczmarek W.: The influence of organic compounds on nitrification. Part III Mechanisms of the influence of organic compounds on nitrification. Pol. J. Soil Sci., 6, 1973, 49-56.

18. Kaczmarek W., Kaszubiak H., Pędziwiłk Z.: *Ekol. Pol.*, 24, 1976, 399-406.
19. Kaszubiak H., Kukielska C., Kaczmarek W.: *Pol. Ecol. Stud.*, 2, 1976, 53-61.
20. Kaszubiak H., Kaczmarek W., Durska G.: *Ekol. Pol.*, 1976, 24, 391-397.
21. Levins R.: *Evolution in communities near equilibrium. Ecology and evolution of communities* /Eds. M.L. Cody, J.M. Diamond / Belknap Press, Cambridge 1975, 16-50.
22. Lotka A.J.: *Elements of mathematical biology*. Dover Publications, New York 1956.
23. MacArthur R.H.: *Ecology.*, 36, 1955, 533-536.
24. MacFadyen A.: *Animal ecology*. London, Pitman and sons. 1963.
25. Margalef R.: *Perspectives in ecological theory*. Univ. Chicago Press, Chicago 1968.
26. Margalef R.: *Diversity, stability and maturity in natural ecosystems. Unifying concepts in ecology* /Eds. W.H. van Dobben, R.H. Lowe-McConnell/. Junk, Haga 1975, 151-160.
27. May R.M.: *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton 1974.
28. May R.M.: *Stability in ecosystems - some comments.: Unifying concepts in ecology* /Eds. W.H. van Dobben, R.H. Lowe-McConnell/ Junk, Haga, 1975, 161-168.
29. Muszyńska M.: *Pol. J. Soil Sci.*, 7, 1974, 151-158.
30. Odum E.P.: *Fundamentals of ecology*. Saunders. Philadelphia 1971.
31. Odum E.P.: *Diversity as a function of energy flow. Unifying concepts of ecology* /Eds. W.H. van Dobben, R.H. Lowe McConnell/ Junk, Haga 1975, 11-14.
32. Odum H.T.: *Ecol. Monogr.*, 27, 1957, 55-112.
33. Odum H.T., Hoskin Ch.M.: *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas.*, 4, 1957, 115-133.
34. Orians G.H.: *Diversity, stability and maturity in natural eco-*

- systems. Unifying concepts in ecology /Eds. W.H.vanDobben, R. H. Lowe-McConnell/, Junk, Haga 1975, 139-150.
35. Prigegine J.: Introduction to thermodynamics of irreversible processes. Wiley, New York 1967.
 36. Ryszkowski L.: Energy and matter economy of ecosystems. Unifying concepts in ecology /Eds. Dobben W.H.van, Lowe McConnell R.H./. Junk, Haga 1975, 109-126.
 37. Ryszkowski L.: Zesz. Probl. Post. Nauk Roln., 1981, 233, 7-38.
 38. Ryszkowski L.: Acta Zool. Fennica., 169, 1982, 45-59.
 39. Ryszkowski L., Życzyńska-Bałoniak I.: Modele obiegu azotu. Mikrobiologiczne przemiany związków azotowych w glebie w różnych warunkach ekologicznych /Ed. Maliszewska W./. JUNG, Puławy 1982, 71-92.
 40. Teal J.M.: Ecol. Monogr.: 27, 1957, 283-302.
 41. Tiedje J.M., Sorensen J., Chang Y.Y.L.: Assimilatory and dissimilatory nitrate reduction: perspectives and methodology for simultaneous measurement of several nitrogen cycles processes. Terrestrial nitrogen cycles. /Eds. Clark F.E., Rosswall T./. Ecol. Bull. /Stockholm/, 33, 1981, 331-342.
 42. Whittaker R.H.: The design and stability of plant communities. Unifying concepts in ecology /Eds. W.H. van Dobben, R.H.Lowe-McConnell/. Junk, Haga 1975, 169-181.
 43. Woodwell G.M., Whittaker R.H.: Amer. Zool., 8, 1968, 19-30.
 44. Zlotin R., Khodashova K.S., Rol zhivotnykh v biologicheskoy krugavorote lesostepnykh ekosistem. Nauka, Moskwa 1974.
 45. Zotin A.J.: The second law, negentropy, thermodynamics of linear irreversible processes. Thermodynamics of biological processes. /Eds. Lamprecht I., Zotin A.I./ De Gruyter, Berlin. 1978, 19-30.

Лех Рышковски, Ирена Жичиньска-Балоняк

Гомеостаз экосистем

Резюме

Рассматриваются наиболее солидные современные концепции стабильности и гомеостаза, с одновременной оценкой использования этих концепций для изучения функционирования экосистем.

Рассмотрены последовательно механизмы гомеостаза на уровне организации особи, популяции и экосистемы. Сравняется принцип Пригорена, согласно которому в стационарном состоянии, при неизменных внешних параметрах, продукция энтропии минимальна, с доступными эмпирическими данными касающимися функционирования экосистемы.

Внимание уделяется также регулированию циркуляции материи, разложению органического вещества, взаимосвязям: растение – травоядное животное – хищник. Рассматривая механизмы регулирования циркуляции материи, особое внимание уделяется энергетике сопряженных биохимических реакций и применению к этим реакциям принципа Ле Шателье. Одним из механизмов минимизирования продукции энтропии являются разные взаимные воздействия организмов, такие как, например, симбиотическое связывание азота, микориза и т.п. Таким образом можно доказать, что производительность потока энергии на уровне системы иллюстрирует принцип Пригорена. Этот принцип составляет также основу для изучения процессов гомеостаза на уровне организации экосистемы.

Lech Ryszkowski, Irena Życzyńska-Bałoniak

HOMEOSTASIS OF ECOSYSTEMS

S u m m a r y

The most representative contemporary concepts of stability, and homeostasis were discussed simultaneously with evaluation of their application for understanding of the ecosystems functioning. Hierarchic system of the homeostatic mechanisms was presented for individual, population and ecosystem level of organization. Prigorine's theorem that in the stationary state and with unchanged external parameters, the rate of entropy production in the system is minimum was contrasted against available empirical data on ecosystem functioning like control of matter cycling, control of organic matter decomposition, plant - herbivore - predator relationships, and so on. While discussing control mechanisms of matter cycling a special attention was paid to energy of biochemical coupled reactions and application to those reactions Le Chatelier principle. An increased size of organisms is one of the ways to minimize the entropy production in various populations. Another example of minimizing the entropy production are various mutualistic relationships between organisms like symbiotic nitrogen fixation, probably mycorrhiza and so on. Thus it can be shown that efficiency of energy flow is an expression of Prigorine's theorem at the ecosystem level, which also provide a basis for understanding of operation of homeostasis at this level of ecological organization.