

BOER DEN, P. J., GRADWELL, G. R. (Ed.) 1971 — Dynamics of populations. Proceedings of the Advanced Study Institute on "Dynamics of numbers in populations", Oosterbeek, the Netherlands, 7—8 September 1970 — Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, 611 pp.

Książka zawiera oryginalne prace referowane w czasie sympozjum oraz sprawozdanie z dyskusji, które toczyły się po każdym referacie.

Inicjatywa zorganizowania sympozjum wyszła od ekologów holenderskich: od 1957 r., kiedy odbyło się Cold Spring Harbor Symposium poświęcone badaniom populacji, powstało wiele nowych idei i metod dotyczących tego przedmiotu. Organizacja Advanced Study Institute podjęła się zorganizowania sympozjum dotyczącego współczesnych badań dynamiki populacji. Do szczególnie istotnych celów tego sympozjum należy zaliczyć konfrontację między zwolennikami regulacji zależnej od zagęszczenia a tymi, którzy podkreślają rolę heterogenności środowiska — zarówno w czasie jak i w przestrzeni — w stabilizowaniu liczebności populacji. Ponadto organizatorzy uważali za konieczne usunięcie przepaści pomiędzy ekologią roślin i zwierząt (obie te gałęzie rozwijały się niezależnie przez długi okres czasu) i danie możliwości wymiany poglądów przedstawicielom obu kierunków.

Uczestnicy sympozjum reprezentowali prawie wszystkie metody badań ekologicznych: badania terenowe, laboratoryjne, modelowe, o nastawieniu matematycznym, genetycznym i ochrony przyrody. W opinii komitetu organizacyjnego przedyskutowane na sympozjum problemy dają reprezentatywny obraz badań dynamiki populacji, dlatego podjęto decyzję opublikowania wygłoszonych referatów.

W czasie trwania sympozjum wygłoszono odczyt inauguracyjny i 40 referatów, z których dla polskich ekologów najciekawsze wydają się być następujące:

Solomon M.E. — Elements in the development of population dynamics, pp. 29—40 (Elementy rozwoju dynamiki populacyjnej).

Autor stwierdza, że różnice w podejściu do teorii regulacji zostały do pewnego stopnia zredukowane i wyjaśnione dzięki długoterminowym badaniom terenowym, użyciu nowych metod analizy i trwającej od dawna dyskusji. Obecnie można rozpatrywać wszystkie teorie jako warianty alternatywy: 1) aby populacja istniała przez długi okres czasu, musi być poddana regulacji zależnej od zagęszczenia, 2) zróżnicowanie siedliska i adekwatne zróżnicowanie populacji wystarczająco wyjaśnia trwałość populacji. Pewne współczesne badania wykazują zanik zdolności regulacyjnych towarzyszący wzrostowi różnorodności.

Harper J.L., White J. — The dynamics of plant populations, pp. 41—63 (Dynamika populacji roślin).

Opisano schemat regulacji liczebności i biomasy populacji roślin, w którym istotną rolę odgrywają następujące elementy: 1) zasób nasion w glebie, 2) czynniki glebowe decydujące czy nasiono wejdzie w skład populacji siewek, 3) zależności w populacji siewek towarzyszące ich wzrostowi, 4) produkcja nowych nasion. Na przykładzie gatunków roślin o różnej długości życia prześledzono, w którym z powyższych czterech etapów regulacja liczebności odgrywa istotną rolę.

Boerden P.J. — Stabilisation of animal numbers and the heterogeneity of the environment: The problem of the persistence of sparse populations, pp. 77—97 (Stabilizacja liczebności zwierząt a heterogenność środowiska: Problem trwałości populacji o niskich gęstościach).

Aby uzasadnić trwałość populacji owadów o niskiej gęstości, należy założyć, że fluktuacje gęstości są niewielkie, a średni przyrost populacji jest bliski zera. Obserwacje terenowe oraz badania modelowe wykazały, że względne ograniczenie fluk-



tuacji gęstości może wynikać zarówno z heterogenności środowiska (i heterogenności populacji), jak i z liczby „czynników” wpływających na przyrost. Uzasadnia się, że w sytuacji gdy wzrostowi złożoności biocenozy towarzyszy wzrost liczby gatunków, to fluktuacje gęstości maleją i obniża się poziom gęstości.

W o l d a H. — Ecological variation and its implications for the dynamics of populations of the landsnail *Cepaea nemoralis*, pp. 98—108 (Zmienność ekologiczna i jej znaczenie dla dynamiki różnych populacji ślimaka lądowego *Cepaea nemoralis*).

Zwrócono uwagę, że w naturalnych populacjach obserwuje się dużą zmienność ekologicznie ważnych cech, takich jak płodność, dyspersja, przeżywanie w danych warunkach i tempo wzrostu. Żadna z powyższych cech nie może być pomijana w badaniach populacyjnych. Udokumentowano to na przykładzie różnych populacji *C. nemoralis*, które cechowało duże zróżnicowanie tempa wzrostu osobniczego. Różnice te wpływają w sposób istotny na liczebność dorosłych osobników w populacji.

B i r c h L.C. — The role of environmental heterogeneity and genetical heterogeneity in determining distribution and abundance, pp. 109—128 (Rola heterogenności środowiska i heterogenności genetycznej w determinowaniu rozmieszczenia i liczebności).

Autor omawia problem przeżywania i rozmnażania gatunku na tle genetycznej i środowiskowej heterogenności, które wpływają na zmniejszenie szans wygaśnięcia gatunku. Populacje myszy i królików na półpustynnych terenach Australii przeżywają dzięki istnieniu małych obszarów stanowiących schronienia w sezonie niekorzystnym. W sezonach sprzyjających inne obszary są bardziej atrakcyjne, ale gatunek nie może tam występować ciągle. Stąd schronienia służą jako centra odnowienia populacji. Podobne zjawisko zaobserwowano u *Dacus tryoni*, *D. neohumeralis* oraz *Cactoblastis cactorum*. W populacjach tych selekcja jest bezkierunkowa w miejscach stałego występowania i kierunkowa — w okresowo zasiedlanych.

W i l b e r t H. — Feedback control by competition, pp. 174—188 (Konkurencja jako czynnik regulacji na drodze ujemnego sprzężenia zwrotnego).

Regulacja może być opisana jako integralna część systemu, w którym logarytm przyrostu netto jest zmienną „na wejściu”, a logarytm liczebności populacji jest zmienną „na wyjściu”. Przyrost netto zależy częściowo od stopnia nasycenia populacji pewnymi rekwizytami. Stopień ten zawiera w sobie obfitość rekwizytów oraz wymagania zwierząt i ich zdolność poszukiwawczą. Jeśli zwierzęta konkurują o rekwizyty, konkurencja działa jako regulator wprost proporcjonalny i w konsekwencji hamuje zakres fluktuacji wywołanych przez zmienne niezależne (zaburzające), ale nie może sprowadzić ich do zera. Stąd określony stan końcowy gęstości populacji jest przypisany kombinacji zmiennych zaburzających i sterujących. Stan taki jest prawdopodobnie rzadko osiąganym, ponieważ zaburzenia występują zbyt często. Stopień nasycenia rekwizytami wchodzi w skład drugiej pętli sprzężenia zwrotnego i jest regulowany przez behavior zwierząt, działający również jako regulator wprost proporcjonalny zmieniający zdolność poszukiwawczą. Obie pętle sprzężenia zwrotnego wpływają jedna na drugą.

A n d r e w a r t h a H.G. — The concept of local population and the mechanism of negative feedback in natural populations, pp. 189—198 (Koncepcja populacji lokalnej i mechanizmy ujemnego sprzężenia zwrotnego w naturalnych populacjach).

W poszukiwaniu dokładnej analizy populacji ekologowie powinni rozróżnić między prawdopodobnym i nieprawdopodobnym. Dlatego, zakładając, że każda populacja może posiadać strukturę przestrzenną, lepiej jest pobierać próby metodą systematyczno-losową niż zwykłą metodą losowania prób. Ekologowie również winni wziąć pod uwagę fakt, że u gatunków cechujących się terytorializmem zasoby niekoniecznie muszą działać w ten sposób, iż populacja rozwija się w zależności od potrzeby zachowania tych zasobów dla przyszłych generacji.



Gruys P. — Mutual interference in *Bupalus piniarius* (Lepidoptera, Geometridae), pp. 199—207 (Wzajemne zależności u *Bupalus piniarius* (Lepidoptera, Geometridae)).

Kontakt między larwami *B. piniarius* utrzymywany za pośrednictwem zwracania treści przewodu pokarmowego redukuje wzrost osobniczy, a w rezultacie wpływa na mniejszą płodność osobników dorosłych. Takie rezultaty uzyskano w warunkach terenowych w zakresie stosunkowo niskich gęstości populacji. Autor sugeruje, że nie jest to mechanizm autoregulacji, lecz przystosowanie do unikania, poprzez dyspersję, śmiertelności zagęszczeniowej.

Way M.J., Cammell M.E. — Self regulation in aphid populations, pp. 232—242 (Samoregulacja w populacjach mszyc).

Zwierzęta o populacjach niestabilnych (wykazujących duże zmiany ilościowe) mogą również dobrze mieć rozwinięte mechanizmy stabilizujące jak gatunki z bardziej stałą liczebnością. Te ostatnie mogą zawdzięczać swą stabilność wrodzonej bezwładności reakcji na zmiany środowiskowe. Mechanizmy stabilizujące mogą być bardziej konieczne dla takich gatunków jak mszyce — które muszą dostosowywać się do niestabilnego środowiska — niż dla gatunków żyjących we względnie stabilnym środowisku.

Podane są możliwe mechanizmy samoregulacji mszyc. Wynikają one ze złożonych związków między cechami zachowania się gatunku, gęstością populacji oraz jakością i ilością pokarmu.

Krebs C.J. — Genetic and behavioral studies on fluctuating vole populations, pp. 243—256 (Badania genetyki i behawioru fluktuujących populacji norników).

Opisano mechanizm demograficzny tworzący fluktuacje liczebności w populacjach *Microtus orchogaster* i *M. pennsylvanicus*. Szczególny nacisk położono na zmiany w składzie genetycznym i agresywności norników. Powtarzalny syndrom zmian rozrodczości, śmiertelności i tempa wzrostu osobników towarzyszył fluktuacjom liczebności. Wykazano zmiany agresywności i genotypu stowarzyszone ze zmianami demograficznymi.

Coulson J.C. — Competition for breeding sites causing segregation and reduced young production in colonial animals, pp. 257—268 (Konkurencja o miejsca odpowiednie dla rozrodu jako przyczyna podziału populacji na grupy osobników oraz zmniejszonej produkcji młodych u zwierząt żyjących w koloniach).

U gatunków żyjących w koloniach rozmnażanie jest ograniczone do odpowiednich do tego celu miejsc na terenie zajmowanym przez kolonię. Stąd wynika ostra konkurencja o te miejsca, a także segregacja zwierząt w zależności od ich wieku i dorodności. Jak stwierdzono u *Halchoerus grypus* wzrost gęstości dorosłych może zmniejszyć znacznie przeżywalność młodych w ciągu pierwszych pięciu tygodni życia. U *Phalacrocorax aristotelis* redukcja populacji dorosłych osobników spowodowała poprawienie jakości miejsc lęgu i z kolei zwiększenie przeżywalności piskląt. U *Rissa tridactyla* osobniki znajdujące się w centrum kolonii przeżywały lepiej i przyrastały na ciężarze szybciej niż osobniki z peryferii kolonii.

Wit de C.T. — On the modelling of competitive phenomena, pp. 269—281 (O modelowaniu konkurencji).

Zwykle dynamikę liczebności jednego z pary gatunków konkurujących przedstawia się jako stosunek liczebności tego gatunku występującego łącznie z konkurentem, do jego liczebności w warunkach braku konkurenta. Wykazano, że można symulować dynamikę liczebności jednego z pary konkurentów na podstawie obserwacji jego dynamiki w warunkach braku konkurenta. W tym celu przedstawiono odpowiednie równania.



Zwölfer H. — The structure and effect of parasite complexes attacking phytophagous host insects, pp. 405—418 (Struktura i działanie kompleksu pasożytów atakujących owady roślinożerne).

Gatunki pasożytów wykorzystujące tego samego gospodarza (owada roślinożernego) konkurują ze sobą w okresie rozwoju larwalnego. Kompleks pasożytów takich gatunków, jak *Operophtera brumata*, *Rhyacionia buoliana*, *Neodiprion sertifer*, *Thymelicus lineola* i *Choristoneura murinana* dostarcza przykładu mechanizmów wpływających na zdolność pasożytów do poszukiwania ofiary, reakcje pasożytów (wybór gatunku dostępnego przy wysokiej gęstości populacji) oraz na wydajność rozrodczą (superpasożytyzm, multipasożytyzm itp.). Szczególne znaczenie ma konkurencja „counter-balanced” (zrównoważona) pozwalająca na koegzystencję pasożytów wyspecjalizowanych z gatunkami mniej wyspecjalizowanymi. Wyniki współczesnych badań sugerują, że pasożyty wyspecjalizowane o cyklu rozwojowym zsynchronizowanym z cyklem żywiciela są często upośledzone na skutek działania zrównoważonej konkurencji, lecz są one zdolne do całkowitego wykorzystania swego potencjału biotycznego, jeśli je wprowadzić na obszar pozbawiony konkurentów.

Gulland J.A. — The effect of exploitation on the numbers of marine animals, pp. 450—468 (Wpływ eksploatacji na liczebność zwierząt morskich).

Eksploatacja przez człowieka zwiększyła śmiertelność u wielu gatunków ssaków i ryb. Wiele populacji wielorybów i fok przy braku odpowiednich ograniczeń połowów doprowadzono niemal do zaniku, ale w warunkach właściwej eksploatacji niektóre populacje wykazują zdolność do utrzymywania swojej liczebności. Populacje waleni w okolicach Antarktydy są regulowane od dwudziestu kilku lat, ale aż do chwili obecnej limity połowów były nieco większe niż rekrutacja młodych. Rekrutacja ta wynosi ok. 10% stanu populacji. Jak się wydaje obecnie, w populacjach tych dojrzałość płciowa osiągana jest w młodszym wieku i rozrodczość jest podwyższona.

Myers K. — The rabbit in Australia, pp. 478—506 (Królik w Australii).

Rozrodczość i przeżywalność tego gatunku różni się znacznie w zależności od biotmu, w którym żyje. Współzależność między rozrodczością i śmiertelnością ujawnia się w populacjach o różnej strukturze płciowej i wiekowej, a w konsekwencji o różnych możliwościach wzrostu ilościowego. Najbardziej produktywne populacje występują na obszarach o klimacie zbliżonym do śródziemnomorskiego. Królik w Australii nie posiada wrodzonych fizjologicznych lub behawioralnych mechanizmów regulacji liczebności, stąd wykształcił się układ, w którym zewnętrzne czynniki śmiertelności (głównie drapieżnictwo) są niezbędne do utrzymywania stabilności populacji. Mimo to podstawowa reakcja królika na wzrost gęstości, a mianowicie spadek rozrodczości i emigracja stymulowana przez czynniki socjalne wskazuje, że wrodzona reakcja na wzrost gęstości była prawdopodobnie ważnym czynnikiem w procesie ewolucji tego gatunku.

Przed rokiem 1950 (wprowadzenie wirusa myksomatozy) liczebność populacji zmieniała się wprost proporcjonalnie do sprzyjających warunków klimatycznych, a niezależnie od masowych polowań przez człowieka. Po wprowadzeniu wirusa myksomatozy liczebność wahała się wokół niskich średnich, z wyjątkiem tych siedlisk, do których przenikanie wirusa było sporadyczne lub ograniczone. Jest to przykład pospolity w dzisiejszym świecie, że gatunek o dużej walencji ekologicznej przeniesiony z systemu będącego w równowadze do nowych warunków siedliskowych nie zostaje przyjęty przez nowy układ. Podobne przykłady dotyczą myszy, szczura, jak również i człowieka.

Kluyver H.N. — Regulation of numbers in populations of Great Tits (*Parus m. major*), pp. 507—523 (Regulacja liczebności w populacjach sikory bogatki).

Sikora bogatka należy do ptaków posiadających terytoria osobnicze i żyje w la-



sach i ogrodach. Często ma dwa lęgi w roku. Liczba młodych ptaków opuszczających gniazda znacznie przewyższa śmiertelność dorosłych w skali rocznej. Wiele ptaków ginie wkrótce po opuszczeniu gniazd. Wczesne ubywanie (śmiertelność lub emigracja) jest tym większe, im później w danym sezonie młode zostały urodzone, nawet wówczas gdy pokarm jest wystarczająco obfity. Młode urodzone późno częściej emigrują niż urodzone wcześniej; emigracja ta jest bardziej intensywna, gdy gęstość pozostałej części populacji jest wyższa. Regulacja populacji jest w zasadzie zakończona wczesną jesienią, tj. w czasie gdy brak pokarmu nie może być czynnikiem ograniczającym. Przyczyna wydaje się leżeć raczej w konkurencji wewnątrzgatunkowej niż w braku pokarmu.

Perrins C.M. — Population studies on the Great Tit, *Parus major*, pp. 524—531 (Badania populacyjne nad sikorą bogatką).

Wśród czynników wpływających na populacje sikory bogatki najlepiej poznano: 1) wielkość lęgu — może być ona modyfikowana w zależności od środowiska, 2) przeżywalność młodych — jest głównym czynnikiem wywołującym zmiany liczebności w kolejnych latach. Przeżywalność zmienia się pod wpływem zmian zasobności pokarmowej, 3) behawior terytorialny — ogranicza zagęszczenie w optymalnych siedliskach, ale nie działa w zależności od zagęszczenia, powoduje natomiast hamowanie rozrodczości części populacji. Wielkość lęgu i liczba wyklutych piskląt są jedynymi elementami, które zmieniają się w sposób zależny od zagęszczenia i to wystarcza dla regulacji. Wśród czynników słabo poznanych znajdują się następujące: 1) ogólna ekologia młodych ptaków po opuszczeniu gniazda, 2) przypuszczalny mechanizm zależności między gęstością populacji a wielkością lęgu, 3) względne znaczenie różnych czynników w różnych populacjach.

Dhondt A.A. — The regulation of numbers in Belgian populations of Great Tits, pp. 532—547 (Regulacja liczebności w belgijskich populacjach sikory bogatki).

Z dziesięcioletnich badań wynika, że: 1) przeżywalność młodzieży koreluje się z temperaturą i zagęszczeniem w okresie rozrodu. Zmiany przeżywalności młodzieży w różnych latach wywołane są przede wszystkim przez zmiany temperatury w okresie rozrodu (poprzez dostępność pokarmu) i amplituda ich jest tłumiona przez zagęszczenie; 2) Behawior terytorialny w okresie jesieni wywołuje emigrację młodzieży zależną od zagęszczenia, przy czym młode ptaki z drugiego lęgu emigrują w większym stopniu; 3) Behawior terytorialny w okresie wiosny może ograniczać liczebność par rodzicielskich w siedliskach optymalnych. Osobniki podporządkowane zmuszone do emigracji osiedlają się i rozmnażają na skraju arealu populacji. Stąd behawior terytorialny w tym okresie nie wszędzie ogranicza liczebność tego gatunku.

Watson A. — Key factor analysis, density dependence and population limitation in red grouse, pp. 548—564 (Analiza czynnika kluczowego, zależności od zagęszczenia i ograniczanie liczebności populacji pardwy szkockiej).

Czynnikiem kluczowym wpływającym na liczebność pardwy wiosną na jednym obszarze była śmiertelność zimowa, natomiast na drugim z badanych terenów — zarówno śmiertelność zimowa, jak i śmiertelność młodzieży. Czynniki kluczowe wykazywały opóźnioną zależność od zagęszczenia, przy czym ubytki były większe w czasie spadku liczebności populacji niż w okresie wzrostu.

Watt K.E.F. — Dynamics of populations: A synthesis, pp. 568—580 (Dynamika populacji: Synteza).

Artykuł jest próbą syntezy dotychczasowych danych i teorii dotyczących dynamiki liczebności. Po pierwsze — przedstawiono podstawowe braki w obecnej naszej wiedzy, po drugie — przedyskutowano pewne zjawiska dostarczające klucza do



poznania, po trzecie — naszkicowano zestaw istotnych zasad, które mogą dostarczyć podstawy teoretycznej dla poznania prawidłowości dynamiki liczebności, po czwarte — określono właściwości rozważanych zasad. Na koniec zaprezentowano i wyjaśniono podstawowe zasady i wykazano ich wzajemne związki.

*G. Bujalska i L. Grüm*