

ANDRZEJ LEŚNIAK
Zakład Ekologii Lasu
Instytutu Badawczego Leśnictwa
Warszawa

Efekt grupy w populacjach owadów Group effect in insect populations

1. Wstęp

Do 1926 roku czarnobrunatna szarańcza wędrowna (*Locusta migratoria*) i zielona osiadła (*Locusta dannica*) uważane były za dwa różne gatunki. Hodując *Locusta dannica* w grupie Uvarov (1927) przypadkowo odkrył, że szarańczaki te zmieniają barwę upodobniając się do *Locusta migratoria*. Odkrycie to, którego wagi — jak wydaje się — Uvarov nie doceniał, wywołało u szeregu badaczy entuzjastyczne wręcz zainteresowanie. Wkrótce zaczęto odróżniać „fazy”: samotne — osiadłe (solitaria) i stadne — wędrowne (migratoria) u niemal wszystkich dużych szarańczaków (np. *Schistocerca*, *Nomadacris*, *Barbitistes*, *Orphania* itd.). Rozległe badania nad zjawiskiem przemiany „faz” dotyczyły początkowo tylko szarańczaków. Spotkały się one nie tylko z szerokim zainteresowaniem, ale i z niedowierzaniem (Chauvin 1956). Wręcz nieprawdopodobny wydawał się fakt, że hodowla zwierząt w grupie może wpływać na nie odmiennie niż hodowanie ich pojedynczo. Dopiero prace Allee'go (1938) i jego współpracowników dotyczące wzajemnego oddziaływania na siebie zwierząt żyjących w grupach rzuciły więcej światła na to zagadnienie. Jednakże większość faktów podawanych przez Allee'go dotyczyła nie „efektu grupy” lecz „efektu masy” — skutków przegęszczenia populacji. Zjawisko „efektu masy” (Grasse, Chauvin 1944) inaczej „interferencji” (Schwerdtfeger 1957), jest ogólnie i od dawna znane specjalistom zajmującym się dynamiką populacji owadów. Zagadnienie negatywnego wpływu przegęszczenia — „efektu masy” na procesy dynamiczno-populacyjne omawiał ostatnio obszernie Viktorov (1971). Natomiast wpływ na te procesy „efektu grupy” nie jest dotychczas w wystarczającym stopniu uwzględniany. Według Chauvina (1952) o istnieniu „efektu grupy” można mówić tylko wtedy, gdy niewielka ilość zwierząt nie dotkniętych przegęszczeniem żyje razem, mając do rozporządzenia nadmiar pokarmu. W większości takich przypadków życie w grupie jest dla zwierząt wyraźnie korzystniejsze niż życie w izolacji.

2. Przejawy „efektu grupy”

„Efekt grupy”, obserwowany i badany początkowo tylko u szarańczaków, okazał się zjawiskiem znacznie powszechniejszym w przyrodzie. Obecnie znane są liczne i wielokierunkowe przejawy tego efektu u wielu

bardzo zróżnicowanych organizmów, nie tylko owadów, ale i różnych kręgowców. U kręgowców efekt grupy, podobnie jak u owadów żyjących społecznie, związany jest także z innym zjawiskiem, które wyraża się zasadą „minimum populacji”. Zasada ta polega na tym, że wiele gatunków nie może normalnie się rozmnażać bądź nawet przeżywać, o ile nie zostanie zachowany warunek współwystępowania określonego, specyficznego dla danego gatunku, minimum liczebności osobników. Wg D a j o z a (1970) minimalna liczba¹ słońi w stadzie wynosi 25 osobników, stado renów musi liczyć 300—400, a kolonia południowo-amerykańskiego kormorana *Phalacrocorax bougainvillei* ponad 10000 osobników i to z zagęszczeniem trzech gniazd na 1 m² (nasze kormorany też żyją tylko w większych koloniach). Zasadę minimum populacji można uważać za odmienne zjawisko bądź ekstremalne nasilenie potrzeby „efektu grupy”. Jednakże związek między tymi zjawiskami wydaje się oczywisty. Dolna granica liczebności populacji, o której istnieniu mówi zasada minimum populacji, jest określana między innymi spadkiem ilości narodzin w mało liczebnych populacjach, w których samice mają mniej szans na zapłodnienie niż w populacjach liczebniejszych. O ile zagłada zbyt mało liczebnych populacji nie następuje w ciągu jednego pokolenia, niekorzystne działania wywierają mogą chów wsobny i dryfty genetyczne. U owadów żyjących społecznie (pszczoły, osy, termity, mrówki) izolacja powoduje śmierć osobników w ciągu kilku dni². Według badań C h a u v i n a (1967) nad etologią niewielkiej mrówki z rodzaju *Leptothorax*, odseparowanie osobników wywołuje u nich skrajne pobudzenie, nadmierną aktywność, przyspieszenie metabolizmu poza granice wytrzymałości owada i śmierć. Obecność już niewielu współplemieńców obniża tę chorobliwą aktywność. Jest to zupełnie przeciwstawne do normalnych przejawów efektu grupy występujących u wszystkich pozostałych dotychczas przebadanych organizmów.

U pszczoł zjawisko skrajnie nasilonego przypadku efektu grupy skomplikowane jest jeszcze dodatkowo sprzężeniem z wielokierunkowym oddziaływaniem niezwykle trwałych feromonów. Feromony matki pszczelej oddziałują na zasadzie chemorecepcji nawet w kilka lat po jej śmierci. Stuprocentowa śmiertelność, absolutna niemożność reprodukcji są zupełnie skrajnymi przypadkami, może nie tyle efektu grupy, co jego braku. Zjawiska te w takim nasileniu występują tylko u zwierząt żyjących zawsze społecznie. Istnieją jeszcze i inne formy nasilenia zapotrzebowania efektu grupy. U *Collembola* (G ó r n y 1974) prawdopodobnie jedynie zwiększenie się zagęszczenia populacji (wywołane np. określonym czynnikiem abiotycznym) wyzwala możliwość reprodukcji. Interpretacja tego zjawiska jest jednak jeszcze dość kontrowersyjna.

Pomimo że efekt grupy badany był u bardzo wielu³ owadów, brak jest jeszcze wystarczającej liczby danych i odpowiednio ukierunkowa-

¹ Liczb tych nie należy traktować jako bezwzględne. Optymalne lub minimalne liczebności populacji zmieniają się w zależności od pojemności ekologicznej środowiska i wielu innych czynników.

² Można przypuszczać, że udatność kolonizacji mrówek, tak ważnego elementu w praktyce biologicznej metody ochrony roślin, zależy między innymi od spełnienia warunku „minimum populacji”, zapewniającego możliwość reprodukcji.

³ Istnienie zjawiska efektu grupy stwierdzono u następujących owadów: *Psocoptera* (D a j o z 1970), *Homoptera* (L e e s 1966), *Lepidoptera: Exaereta* (Š a r o v 1953), *Laphygma*, *Spodoptera* (M a t t e 1947), *Plusia* (G o o d w i n 1953), *Noctuidae* (L o n g 1953), *Leucania*, *Naranga*, *Prodenia* (I w a o 1962, 1968), *Plutella* (H i l l y e r, T h o r s t e i s o n 1969), *Hadena*, *Agrostis* (B o b i n s k a j a 1971), *Dendrolimus* (K o n i-

nych doświadczeń, aby stwierdzić, czy jego istnienie, czy też nasilenie uwarunkowane jest typem występowania owadów⁴. Wydaje się jednak prawdopodobne, że omawiane zjawisko odgrywa znacznie większą rolę w wahaniach populacji owadów przejawiających tendencje do okresowego lub stałego masowego występowania niż u stosunkowo nielicznych owadów żyjących stale w rozproszeniu.

Znane są jednakże przykłady istnienia efektu grupy u owadów żyjących w rozproszeniu (świerszcze, motyl — pawie oko). Możliwe, że zjawiska te są dużo powszechniejsze, niż jest to obecnie znane, a ich przejawy nie zawsze są dostrzegalne bez odpowiednich wielozakresowych badań. Również z powodu braku jednolitej metodyki i zakresu wielu dotychczasowych badań nad efektem grupy, dotyczących poszczególnych taksonów owadów, trudne jest przedstawienie w sposób syntetyczny różnorodności i odmienności przejawów grupowania. Zwłaszcza trudne, a właściwie niemożliwe, jest dokonanie porównawczej analizy zróżnicowania przejawów efektu grupy w różnych rzędach owadów. O ile np. dla *Lepidoptera* podawane są w literaturze (Mattee 1947, Šarov 1953) dane o istotnych różnicach w zawartości ciała tłuszczowego u osobników zgrupowanych i izolowanych, to w odniesieniu do *Coleoptera*, czy *Homoptera* brak jest danych. Nie ma jednak żadnych podstaw do tego, aby uważać, że zmiany takie nie występują również w przypadku wszystkich pozostałych rzędów owadów.

Na podstawie danych z literatury zestawiono dalej informacje określające zakres i różnorodność typowych przejawów efektu grupy. Przejawy te można podzielić⁵ następująco:

1. Przejawy etologiczne — dotyczące odmiennego zachowania się pojedynczych, izolowanych osobników i ich współplemieńców żyjących w grupie. Np. u szarańczy izolowane samce mniej chodzą a więcej skaczą (Chauvin 1967). Według Ellisa (1951) osobniki żyjące stadnie częściej i chętniej zbliżają się do siebie i większość czasu żyją zachowując niewielkie oddalenie od siebie.

2. Przejawy morfologiczne.

a. Dotyczące zabarwienia. Przykłady nie tyle najczęściej spotykane, co najczęściej zauważane i opisywane. Najłatwiejsze do spostrzeżenia i najwcześniej zauważone były zmiany barwy zielonej u pojedynczych szarańczyków na ciemnobrunatną u przebywających w grupie i analogiczne zmiany żółtego koloru na czarny u jednolicie zabarwionych motyli. U wielobarwnych gąsienic motyli hodowanie w grupie powoduje ciemnienie w odniesieniu do osobników izolowanych.

b. Zmiany morfometryczne. Grupowanie powoduje również u szarańczyków zmiany wielkości i proporcji niektórych części ciała: np. wzrasta długość tylnych nóg, rozmiar skrzydeł, zmienia się kształt przedplecza (Chauvin 1967). Według Carera (za Chauvinem 1967) u motyli

kov 1966, Leśniak 1972), *Coleoptera* - *Trogoderma* (Burges 1963), *Phasmoptera*: *Podacanthus*, *Didymaria* (Chauvin 1967), *Orthoptera*: *Locusta* (Uvarov 1927), *Schistocerca*, *Nomadacris*, *Barbitistes*, *Orphania*, *Ephipigereus*, *Gryllus* (Chauvin 1967).

⁴ Schwerdtfeger (1957) wyróżnia następujące typy fluktuacyjne owadów: 1) typ latentny — spoczynkowy, obejmujący gatunki o niskiej amplitudzie wahań liczebności, 2) typ temporary — okresowy obejmujący gatunki, których gęstość populacji jest bardzo wysoka albo bardzo niska, 3) typ permanentny — ciągły, długotrwałego utrzymywania się wysokiego zagęszczenia.

⁵ Podział ten nie wyklucza ścisłych współzależności i współwystępowania przejawów efektu grupy zakwalifikowanych do różnych kategorii.

zmienia się także współczynnik miednicowo-biodrowy, dzięki czemu samice mogą składać więcej jaj.

3. Przejawy biologiczne i ekofizjologiczne. Według wielu autorów grupowa egzystencja badanych owadów powodowała pozytywne zmiany w szybkości i intensywności odżywiania się, ruchliwości, przeżywalności, wyrażające się zwiększeniem odporności na czynniki biotyczne (choroby, pasożyty) i abiotyczne (np. temperatura, wilgotność — jej brak) oraz zwiększoną płodnością.

4. Przejawy anatomiczne. Działanie efektu grupy powodowało wg Š a r o v a (1953) wyraźne zmiany w budowie organów rozmnażania i przewodu pokarmowego.

5. Przejawy histologiczne. Według B o b i n s k i e j (1971) pojedynczo hodowane gąsiennice *Hadena sordida* (Lepidoptera) miały wyraźnie odmienny obraz hemolifmy — dwukrotnie mniej fagocytów i proleukocytów w porównaniu z gąsienicami tego samego gatunku, żyjącymi w grupie.

6. Przejawy biochemiczne. Związane są one bezpośrednio ze zmianami barwy, mianowicie wg C h a u v i n a (1949) pojedynczo hodowane osobniki szarańczaków miały znacznie niższą zawartość ommin i ommatyn (barwniki pigmentowe) w oskórku. Według M a t t e e (1947) odmiennne typy hodowli wywoływały ilościowe zróżnicowanie występowania kwasu mlekowego.

Z przedstawionych powyżej faktów widać, jak bardzo rozległy i istotny jest kompleks zmian wywoływanych przez omawiany czynnik biotyczny uważany przez D a j o z a (1970) za pierwszorzędny w procesach dynamiki populacji owadów i innych zwierząt.

3. Przyczyny „efektu grupy”

Pomimo, że efekt grupy został wykryty już blisko pięćdziesiąt lat temu, pełnego wyjaśnienia jego przyczyn do chwili obecnej nie dokonano. L e e s (1966) i S h a w (1970) stwierdzają, że mechanizm działania efektu grupy jest niejasny. Jedyne co można na ten temat powiedzieć dotyczy ogólnikowego stwierdzenia, że główny udział w wywoływaniu efektu grupy ma system neuroendokrylny owada. Wg J o l y P. i J o l y L. (1953, 1954) zmiany u owadów wywołane są bodźcami nerwowymi powodowanymi przez określone natężenie kontaktów z współplemieńcami. Kontakty te powoduje specyficzne działanie gruczołu *Corpora allata*. W hemolimfie zgrupowanych owadów znajduje się, w wyniku działania wspomnianego gruczołu, jakiś stymulator — prawdopodobnie steroid, którego iniekcja może wyzwolić zmianę zabarwienia. Według Š a r o v a (1953) zgrupowanie owadów powoduje u nich podwyższenie pobudliwości nerwowej, która pociąga za sobą przyspieszenie procesów metabolicznych. C h a u v i n (1967) uważa, że przyczyny efektu grupy są zmysłowe. Powstawaniu tego zjawiska można zapobiec przez amputacje różnych organów zmysłów (oczy, czułki). C y p l e n k o v (1970) przedstawia, bardzo interesującą hipotezę, że ciemniejsze zabarwienie zgrupowanych owadów powoduje istotne dla nich następstwa energetyczne różnych procesów życiowych, ze względu na podwyższenie temperatury ciała. Podwyższenie tej temperatury wywołane jest zmianą albedo oskórka. Mechanizm działania efektu grupy nie jest jeszcze dokładnie poznany, ale w literaturze przedmiotu znajduje się wiele danych na temat, w jaki sposób można powodować powstawanie omawianego zjawiska u owadów różnych grup

taksonomicznych. Fedotov (1947) wskazuje na fakt, że pojawienie się efektu grupy następuje w wyniku mechanicznego podrażniania się owadów żyjących w grupie, natomiast węch i wzrok nie odgrywają tu żadnej roli. Analogiczne wyniki uzyskał Sutherland (1969) w doświadczeniach nad mszycami, u których nawet przeciąganie samic po chropowatej tkaninie wywoływało zmiany charakterystyczne dla egzystencji grupowej. Natomiast Chauvin (1967) zauważył, że larwy pustynnej szarańczy izolowane szklanym kloszem, ale otoczone stadnymi współplemieńcami, o ile mogą widzieć swoich towarzyszy, przechodzą w formę stadną. W ciemności to zjawisko nie występowało, chyba że istniały kontakty dotykowe. Chauvin (1967) stwierdził również, że zapach u szarańczy nie powoduje powstawania zjawiska efektu grupy. Podobne stwierdzenia opublikował Norris (1954). Zdaniem Norrisa, efekt grupy powodowany jest przez kontaktową chemorepcję, która ma miejsce, ponieważ owady odczuwają potrzebę bliskości współplemieńców. Jednakże efekt ten może być również wywołany przez dotykanie osobników szarańczy papierem nasyconym tłuszczowym wyciągiem z żółtych (stadnych) współplemieńców.

Przedstawione dane są sprzeczne tylko pozornie. Świadczą one o różnorodności powodów pochodzenia omawianego zjawiska uzależnionego od systematycznej przynależności poszczególnych owadów.

4. Próba zdefiniowania zjawiska „efektu grupy”

Zdefiniowanie omawianego zjawiska jest utrudnione zarówno ze względu na jego zróżnicowanie uzależnione od stanowiska systematycznego poszczególnych owadów, jak i z powodu niedostatecznej jeszcze ilości odpowiednio ukierunkowanych badań. Jednakże reasumując przedstawione uprzednio fakty i poglądy, zjawisko „efektu grupy” można zdefiniować w następujący sposób: Efekt grupy jest to zwiększenie potencjału biotycznego owadów (a także i innych zwierząt), wywołane przez określone — specyficzne dla danego gatunku — nasilenie kontaktów z osobnikami tego samego lub także niektórych innych gatunków. Efekt grupy jest zjawiskiem pochodzenia neuroendokrylnego, wyrażającym się kompleksem zmienności: etologicznych, morfologicznych, biologiczno-ekofizjologicznych, anatomicznych, histologicznych i biochemicznych. Efekt grupy występuje w przeciętnych warunkach egzystencji przy pełnym zabezpieczeniu potrzeb pokarmowych.

Wyjaśnienie istoty zjawiska efektu grupy pozostaje nadal otwarte i wymaga dalszych badań. Badania te powinny być prowadzone nie tylko w laboratoriach, jak to na ogół miało miejsce dotychczas, ale i w warunkach terenowych. Pogłębienie znajomości omawianego zjawiska pozwoli na uściślenie prognozowania masowych pojawów owadów, a więc przynieść może znaczne korzyści gospodarcze.

Piśmiennictwo

- Allee W.C. 1938 — The social life of animals — New York, 568 pp.
 Bobinskaja S.G. 1971 — Fizjologičeskie otličja v sostojanii populacji *Hadena sordida* na raznych urovniach dinamiki jej čislenosti — Ent. Obozr. 50: 504—513.
 Burgess H.D. 1963 — Studies on the dermestid beetle *Trogoderma granarius* Everts — Bull. ent. Res. 54: 571—587.
 Chauvin R. 1949 — Physiologie des insectes — Paris, 494 pp.

- Chauvin R. 1952 — L'effet de groupe — Symp. int. Insect. soc. CNRS, 81—90.
- Chauvin R. 1956 — Vie et moeurs des insectes — Paris, 245 pp.
- Chauvin R. 1967 — Le monde des insectes — Paris, 238 pp.
- Cyplenkov E.P. 1970 — Vrednye šarančovyje v SSSR — Leningrad, 271 pp.
- Dajoz R. 1970 — Précis d'écologie — Paris, 357 pp.
- Ellis P.E. 1951 — The mauling behavior of hoppers of the African migratory locust, *Locusta migratorioides* in the laboratory — Antilocust Bull. 7, 46.
- Fedotov J.M. 1947 — Izmenenija vnutrennego sostojanija imago vrednej čerapaški, *Eurygaster integriceps* L. v tečenie goda (Sborn. vred. Čerapaška) — Moskva 45—57 pp.
- Górny M. 1974 — Zoekologia gleb leśnych — Warszawa.
- Goodwin T.W. 1953 — The pigments in colour phase of the larvae of *Plusia gamma* — Bioch. J. 55: 834—838.
- Grasse P.P., Chauvin R. 1944 — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés animales — Rev. Sci. 82.
- Hillyer R.J., Thorsteinson A.J. 1969 — The influence of the host plant or males on ovarian development or oviposition in the diamondback moth *Plutella maculipennis* (Curt.) — Canad. J. Zool. 47: 805—816.
- Iwao S. 1962 — Studies on the phase variation and related phenomena in some lepidopterous insects — Mem. Coll agric. Kyoto Univ. 84: 8 pp.
- Iwao S. 1968 — Some effects of grouping in lepidopterous insects — Coll. int. Centre nat. Res. Sci. 173: 185—210.
- Joly P., Joly L. 1953 — Results de greffes de corpora allata chez *Locusta migratoria* L. — Ann. Sci. nat. (Zool.) 15: 331—345.
- Joly P., Joly L. 1954 — Resultats d'implantation systematiques de corpora allata à des jeunes larves de *Locusta migratoria* — C.R. Soc. Biol. (Paris) 184: 579—583.
- Konikov A.S. 1966 — Vlijanie efekta grupy na dinamiku čislennosti sibirskogo selkoprijada — Sbornik Fauna i Ekologija Členistonogich Sibirii, 55—57 pp.
- Lees A.D. 1966 — The control of polymorphism in aphids — Adv. Ins. Physiol. 3: 207—277.
- Lees A.D. 1967 — The production of the apterous and alate forms in the aphids *Megoura viciae* Buct. with special references to the role of crowding — J. Ins. Physiol. 13: 289—318.
- Leśniak A. 1972 — Możliwości zastosowania kolorimetrii obiektywnej w badaniach ekologiczno-genetycznych nad zmiennością zabarwienia owadów — Wiad. ekol. 18: 41—43.
- Long D.B. 1953 — Effect of population density on larvae of *Lepidoptera* — Trans. R. ent. Soc. 104: 541—591.
- Mattee J.J. 1947 — Phase variation in the lovn caterpillar *Spodoptera abyssinie* Guen. — J. ent. Soc. South Africa, 10: 146—157.
- Norris M.I. 1954 — Sexual maturation in the desert locust (*Schistocerca gregaria*) with special reference to the effect of grouping — Antilocust Bull. 18.
- Shay M.J.P. 1970 — Effects of population density on alienicolae of *Aphis fabae* Scop. — Ann. appl. Biol. 65: 191—196.
- Schwerdtfeger F. 1957 — Die Waldkrankheiten — Hamburg, Berlin, 543 pp.
- Southerland O.P. 1969 — The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* — J. Ins. Physiol. 15: 1385—1410.
- Šarov A.G. 1953 — Ilmovyj nogočhvost — Zool. Ž. 32: 594—618.
- Uvarov B.P. 1927 — Šarańča i kobyłki — Bibl. Chlopkovid. Del. Promizdat. Kniga 8, 87 pp.
- Viktorov M.P. 1971 — Trofičeskaja i sintetičeskaja teorij dinamiki čislennosti nasekomych — Zool. Ž. 50: 361—372.

Summary

An attempt is made in this article at a synthesis of all available data in literature on the subject of manifestations and causes of group effect.

This phenomenon has been defined as follows:

Group effect is increase in the biotic potential of insects (and also of other animals) caused by given intensification, specific to the given species, of contacts with individuals of the same or also certain other species. Group effect is a phenomenon of neuroendocrine origin expressed in a certain field of changes: ethological, morphological, biological and ecophysiological, anatomical, histological and biochemical. Group effect occurs when food requirements are fully satisfied.

Manifestations of group effect — differences in individuals forming a group in comparison with isolated individuals — have been classified into six categories. These are as follows:

1. Ethological — relating to differences in behaviour.
2. Morphological — expressed in changes in colour or certain body dimensions.
3. Biological-ecophysiological — relating to different intensivity of metabolic processes, resistance to biotic and abiotic factors, viability and fecundity.
4. Anatomical — in relation to the structure of internal reproductive organs and the alimentary tract.
5. Histological — relating to differences in the haemolymph picture.
6. Biochemical — relating to the level of occurrence of certain chemical components of the body.

The causes forming the phenomenon of group effect have not as yet been fully explained. It is considered that these causes consist in the different activity of the glands of the neuroendocrine system, e.g. corpora allata, due to increase in the number of stimuli received from contacts between insects belonging as a rule to one species.