

MICHAŁ KOZAKIEWICZ
ANNA KOZAKIEWICZ
Zakład Zoologii i Ekologii
Instytut Zoologii Uniwersytetu Warszawskiego
Warszawa

Rola migracji w ekologicznej strukturze i organizacji populacji

The role of migration in the ecological structure and organization of a population

1. Wstęp

Zagadnienia związane z procesami migracji w populacjach zwierzęcych stanowią przedmiot intensywnych badań ekologicznych za granicą. W ostatnich latach można zaobserwować wyraźny wzrost zainteresowania tymi zagadnieniami wśród ekologów zagranicznych (np. Smyth 1968, Van Vleck 1968, Nikitina 1970, Fedosenko 1972, Golikova 1972 i in.). Intensyfikacja badań nad migracją pozwoliła już nawet na stworzenie szerokich i wyczerpujących opracowań książkowych (np. Johnson 1969). W Polsce badania nad migracją rozwijały się w latach pięćdziesiątych i sześćdziesiątych, prowadzone głównie przez ówczesny Zakład Ekologii PAN. W roku 1962 w ramach Zjazdu Polskiego Towarzystwa Zoologicznego odbyło się sympozjum poświęcone zagadnieniom migracji, na którym podsumowano dotychczasowy dorobek naukowy w tej dziedzinie. Materiały z sympozjum zostały opublikowane (Andrzejewski, Kajak, Pieczyńska 1963, Breymeyer, Pieczyński 1963, Kaczmarzyk, Wierzbowska, Wrocławek 1963, Petruszewicz 1963, Stańczykowska, Wasilewski 1963). Od tego czasu w ekologii polskiej zmalało znacznie zainteresowanie zagadnieniami migracji. Nie brak natomiast opracowań zoogeograficznych jak np. praca Nowaka (1971) szeroko omawiająca rozprzestrzenianie się zwierząt i jego przyczyny.

Termin „migracja” określa bowiem nie jednorodne zjawisko, lecz cały kompleks zjawisk związanych z przemieszczaniem się zwierząt w przestrzeni. Stwarza to ogromne trudności w zdefiniowaniu tego pojęcia, potęgowane właśnie tym, że zjawiska migracji są przedmiotem badań nie tylko ekologii, lecz również innych dyscyplin biologicznych np. zoogeografii, czy etologii.

W ekologii migrację definiuje się jako „...formę przebywania organizmów w przestrzeni, czy też sposób jej używania a więc sposób organizacji życia zbiorowiska organizmów (populacji, podgatunku, gatunku) w przestrzeni...” (Petruszewicz 1965). Definicja ta dzięki wyraźnemu pod-

kreśleniu grupowego i zorganizowanego charakteru migracji wydaje się prawidłowa z punktu widzenia ekologii populacji. Ogólny charakter definicji stwarza jednak niebezpieczeństwo rozumienia pod tym pojęciem innych zjawisk ekologicznych np. terytorializmu. Dla potrzeb innych nauk np. zoogeografii czy etologii definicja taka wydaje się nieprzydatna.

Oczywista jest więc potrzeba zunifikowania pojęcia „migracja” i jego prawidłowego zdefiniowania w celu zlikwidowania chaosu wytworzonego przez jego wieloznaczność. Nie jest to jednak celem niniejszego artykułu.

Przedmiotem rozważań autorów będzie zjawisko mikromigracji, czyli migracji wewnątrzpopulacyjnej. Migracja wewnątrzpopulacyjna polega na czynnym lub biernym przemieszczaniu się zwierząt nie posiadających stałego i określonego arealu w obrębie populacji lub między populacjami sąsiadującymi ze sobą (Petrušewicz 1963). Migracja wewnątrzpopulacyjna występuje powszechnie w populacjach zarówno kręgowców jak i bezkręgowców (Rall 1936, Stickel 1946, Kalela 1954, Kaczmarek 1955, Karaseva 1956, Naumov 1956, Grüm 1959, 1962, Stańczykowska 1959, Kot 1960, Andrzejewski 1963, 1969, Kikkawa 1964, Smirin 1965, Krebs 1966). Jest ona zjawiskiem niezbędnym dla prawidłowego funkcjonowania każdej populacji zwierzęcej. W każdej populacji wyróżnić można grupę osobników osiadłych i grupę migrantów. Pomimo tego, że osobniki migrujące i osiadłe należą do jednej populacji, należy przeciwstawiać sobie te grupy zwierząt, gdyż wykazują one całkowicie odmienny stosunek do środowiska. Dlatego też, charakteryzując dowolną populację zwierzęcą, w rzeczywistości podaje się charakterystykę jej części osiadłej, gdyż głównie ona, jak się wydaje, decyduje o właściwościach populacji i jej funkcji w biocenozie.

Rozważając znaczenie zjawiska migracji wewnątrzpopulacyjnej, można rozpatrywać je z punktu widzenia genetyki populacyjnej oraz z punktu widzenia ekologii. Rola migracji wewnątrzpopulacyjnej w kształtowaniu puli genowej populacji polega przede wszystkim na mieszaniu genów w obrębie puli lub wymianie genów pomiędzy sąsiednimi populacjami lokalnymi. Zagadnienie to jest ogólnie znane i opracowane szczegółowo (np. Mayr 1947).

Celem niniejszego artykułu jest przedyskutowanie roli migracji wewnątrzpopulacyjnej w kształtowaniu ekologicznej struktury i organizacji populacji oraz określenie jej skutków dla populacji i biocenozy głównie na przykładzie populacji drobnych gryzoni.

2. Rola migracji wewnątrzpopulacyjnej w regulacji struktury populacji

Ubywanie osobników z populacji na drodze emigracji, jak również przebywanie i osiedlanie się nowych osobników w populacji (imigracja) powodują ciągłą rotację w grupie osobników osiadłych. Procesy te mogą powodować zmianę struktury socjalnej wiekowej, płciowej w populacji oraz rozmieszczenia przestrzennego osobników (struktury przestrzennej populacji). Tak więc w każdej populacji, w której mają miejsce zjawiska migracji wewnątrzpopulacyjnej, istnieje możliwość regulacji struktury drogą przechodzenia pewnych grup osobników w stan migracyjny bądź osiedlania się innych grup osobników (imigrantów). Migracja bowiem nie jest zjawiskiem losowym, lecz typowo wybiórczym dla pewnych grup

zwierząt (np. grup wieku czy płci), gdyż grupa osobników migrujących w populacji wykazuje istotne różnice fizjologiczne i ekologiczne w porównaniu z grupą osobników osiadłych.

Osobniki migrujące nornicy rudej — *Clethrionomys glareolus* (Schreb.) charakteryzują się większą śmiertelnością w pułapkach niż osobniki osiadłe, co wskazywałoby na gorszą kondycję migrantów (A n d r z e j e w s k i, W r o c ł a w e k 1961). Dale te wydają się być zgodne ze stwierdzoną przez S m i r i n a (1961) intensywniejszą przemianą materii u migrantów w populacjach drobnych gryzoni. W grupie migrantów w populacji nornicy rudej wśród samców przeważają aktywne płciowo, a wśród samic występuje mała liczba ciężarnych. Struktura wiekowa grupy migrantów jest „przesunięta” w kierunku starszych w porównaniu ze strukturą wiekową osiadłych, migranci mają mniejszy niż osobniki osiadłe ciężar ciała w odpowiednich klasach wieku i płci (M. K o z a k i e w i c z w druku). W populacji *Succinea putris* (L.) stwierdzono migrowanie osobników najcięższych i najstarszych (A n d r z e j e w s k a 1958). W populacji nutrii — *Myocastor coypus* (Moll.) oraz susła — *Citellus beecheyi* (Rich.) migrują częściej osobniki starsze, a udział samic w grupie migrantów jest mniejszy niż w grupie osiadłych (F i t c h 1948, R y s z k o w s k i 1962).

Podane przykłady wskazują jednoznacznie na możliwość wybiórczego „usuwania” z populacji do grupy migrantów osobników charakteryzujących się pewnymi cechami. Niektóre z wymienionych powyżej cech charakteryzujących grupę migrantów mogą być, oczywiście, skutkiem, a nie przyczyną migracyjnego trybu życia. Nie wiadomo bowiem, czy gorsza kondycja osobników sprzyja wypieraniu ich z populacji do grupy migrantów, czy pogorszenie kondycji wynika z gorszych warunków życia w stanie migracji (brak własnego areału osobniczego, trudności w zdobywaniu pokarmu itp.).

Wybiórczy charakter migracji wewnątrzpopulacyjnej świadczy o ścisłej współzależności pomiędzy migracyjnością a strukturą wiekową, czy płciową populacji, a więc ogólnie, o współzależności migracji i struktury populacji. Stwierdzenie tych współzależności doprowadza jednoznacznie do hipotezy, że poprzez wybiórcze „wyrzucanie” niejako osobników z populacji do grupy migrantów może się odbywać regulacja jej struktury. Z drugiej strony, strukturę populacji może zmieniać przybywanie i osiedlanie się osobników spoza tej populacji, a więc imigracja (np. R a m s e y, B r i e s e 1971). Wykazano, że osobniki introdukowane do populacji laboratoryjnej białych myszy (traktowane jako imigranci) „wbudowują się” w jej strukturę socjalną, zajmując w hierarchii najniższą pozycję (A n d r z e j e w s k i, P e t r u s e w i c z, W a ł k o w a 1963).

W wyniku autoselekcji poprzez migrację, populacja ma możliwość zachowania takiego składu osobniczego i takiej struktury, która w danym momencie jest najkorzystniejsza z punktu widzenia zachowania i utrzymania homeostazy wewnątrz populacji.

3. Rola migracji wewnątrzpopulacyjnej w regulacji zagęszczenia populacji

Obok funkcji regulacji „jakościowej” w populacjach zwierzęcych migracja może, oczywiście, pełnić funkcję regulacji zagęszczenia populacji. Oba te zagadnienia wiążą się ściśle ze sobą (choćby przez wzajemne

stosunki pomiędzy zagęszczeniem a strukturą populacji), zostały jednak rozmyślnie rozdzielone przez autorów dla uzyskania jasności rozważanych problemów.

Zagęszczenie populacji może być regulowane przez czynniki wewnątrzpopulacyjne oraz przez czynniki zewnętrzne (np. klimat, zasobność pokarmowa środowiska, populacja konkurencyjna, drapieżca itd.). Wśród wewnątrzpopulacyjnych czynników regulujących zagęszczenie populacji należy głównie wymienić śmiertelność (Brown 1953, Southwick 1955a, 1955b, Louch 1956, Lloyd, Christian 1969, Walkowa 1971), rozrodczość (np. Lewontin, Dunn 1960, Roman, Strong 1962, Crowcroft, Rowe 1963, Doolittle, New, Sheps 1967, Reimer, Petras 1967, Lloyd, Christian 1969, Bujalska 1970) i migrację. Rola migracji w regulacji zagęszczenia populacji polegać może na wzmaganiu procesów emigracji wraz ze wzrostem liczebności populacji. W ten sposób wzrostowi liczebności populacji towarzyszyłyby wzrost wskaźnika migracyjności (procentowego udziału migrantów w populacji), zaś spadkowi liczebności populacji — spadek wskaźnika migracyjności. Zjawisko takie w populacji nornicy rudej stwierdził M. Kozakiewicz (w druku).

Zagęszczeniozależny charakter zjawisk migracji wewnątrzpopulacyjnej w populacjach zwierzęcych został wykazany przez wielu autorów (np. Sandner 1959, Wasilewski 1961, Lidicker 1962 i in.). Analizując rolę migracji w regulacji zagęszczenia populacji *Ligidium hypnorum* Cuv.) wykazano, że zagęszczenie populacji regulowane jest na poziomie równowagi z zasobnością środowiska (Stachurski 1968). W przypadku przegęszczenia populacji obserwowano wzrost emigracji, zaś w przypadku niedogęszczenia — wzrost imigracji. W rezultacie zagęszczenie populacji osiągało moment równowagi z zasobnością środowiska. W punkcie równowagi zagęszczenie populacji nie zmieniało się, a emigracja i śmiertelność równoważone były przez imigrację (Fig. 1). W przypadku wyjściowego niedogęszczenia lub przegęszczenia układu obserwowano zmiany migracyjności populacji doprowadzające ją do stanu równowagi z zasobnością środowiska.

Analizowano również wpływ zagęszczenia na migracyjność populacji w warunkach laboratoryjnych (Sandner 1959). Stwierdzono, że w populacji wołka zbożowego — *Calandra granaria* (L.) istnieje pewne optymalne zagęszczenie populacji, przy którym chrząszcze wykazują najmniejszą migracyjność. Związek migracji z zagęszczeniem populacji stwierdzono również w populacjach ptaków (Wasilewski 1961), mięczaków (Andrzejewska 1958), gryzoni (np. Andrzejewski 1963). Stwierdzono sezonowe zmiany migracyjności w populacji nornicy rudej skorelowane z dynamiką liczebności populacji (M. Kozakiewicz w druku). Wraz ze wzrostem liczebności wzrastał procentowy udział migrantów w populacji, osiągając najwyższe wartości w okresie szczytu liczebności populacji (Fig. 2).

Rolę migracji w regulacji zagęszczenia populacji badano szczegółowo w ramach Międzynarodowego Programu Biologicznego (IBP) dla prawidłowego określenia produkcji populacji zwierzęcych. Opracowano modele teoretyczne regulacyjnej roli migracyjności, zakładając istnienie rozproszenia pre-saturation (Lidicker, mat. niepubl.).

Model I charakterystyczny jest dla populacji wysoko zorganizowanych, w których wykształciła się ewolucyjnie zdolność do samoregulacji za-

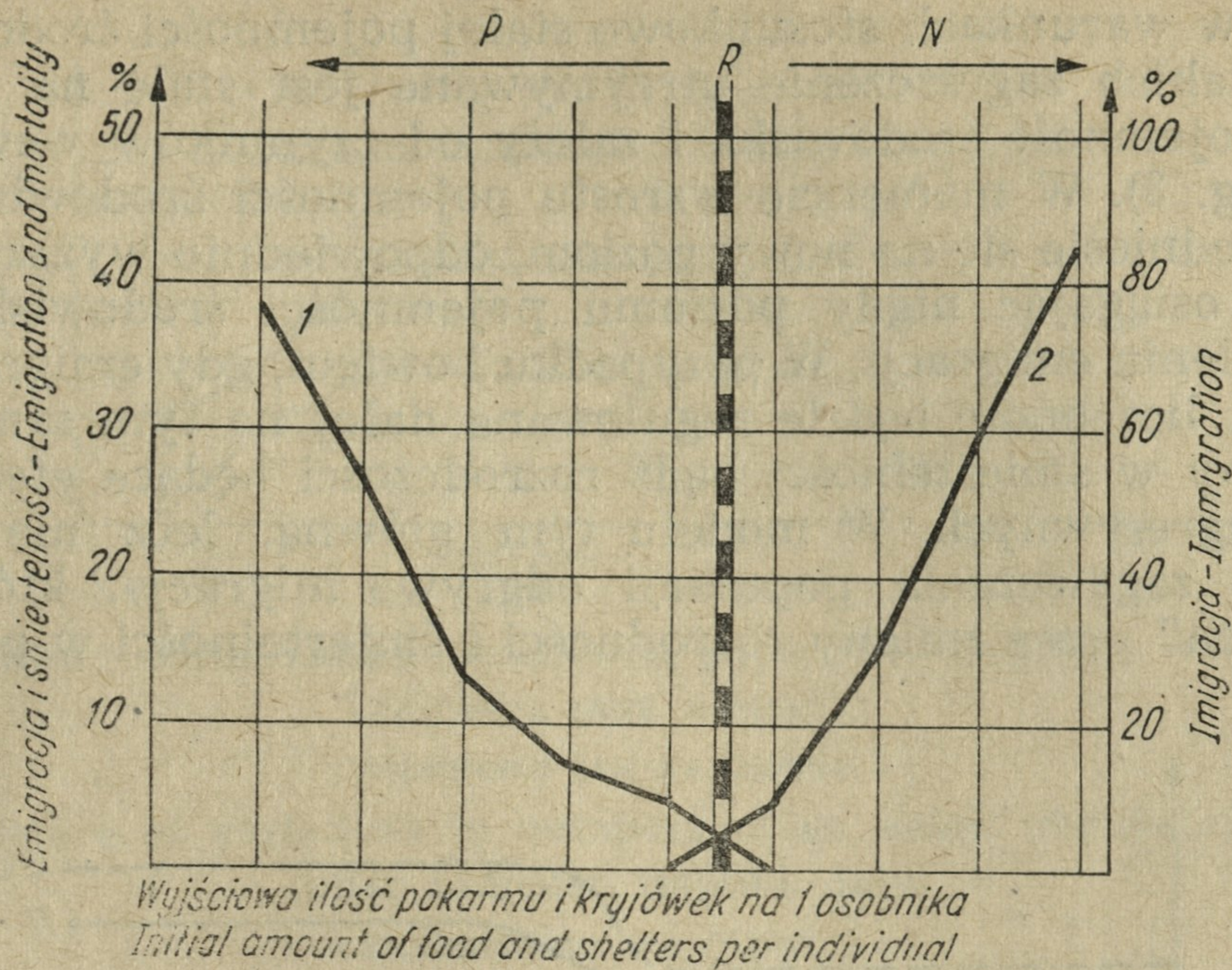


Fig. 1. Zależność pomiędzy wyjściową ilością pokarmu i kryjówek przypadających na 1 osobnika, a wskaźnikiem emigracji i śmiertelności oraz imigracji (wg Stachurskiego 1968)

1 — emigracja, 2 — imigracja, P — przegęszczenie, R — równowaga, N — niedogęszczenie
 Relation between initial amount of food and places of shelter per individual, and indexes of emigration and mortality, and imigration (after Stachurski 1968)
 1 — emigration, 2 — immigration, P — overcrowding, R — equilibrium, N — insufficient density

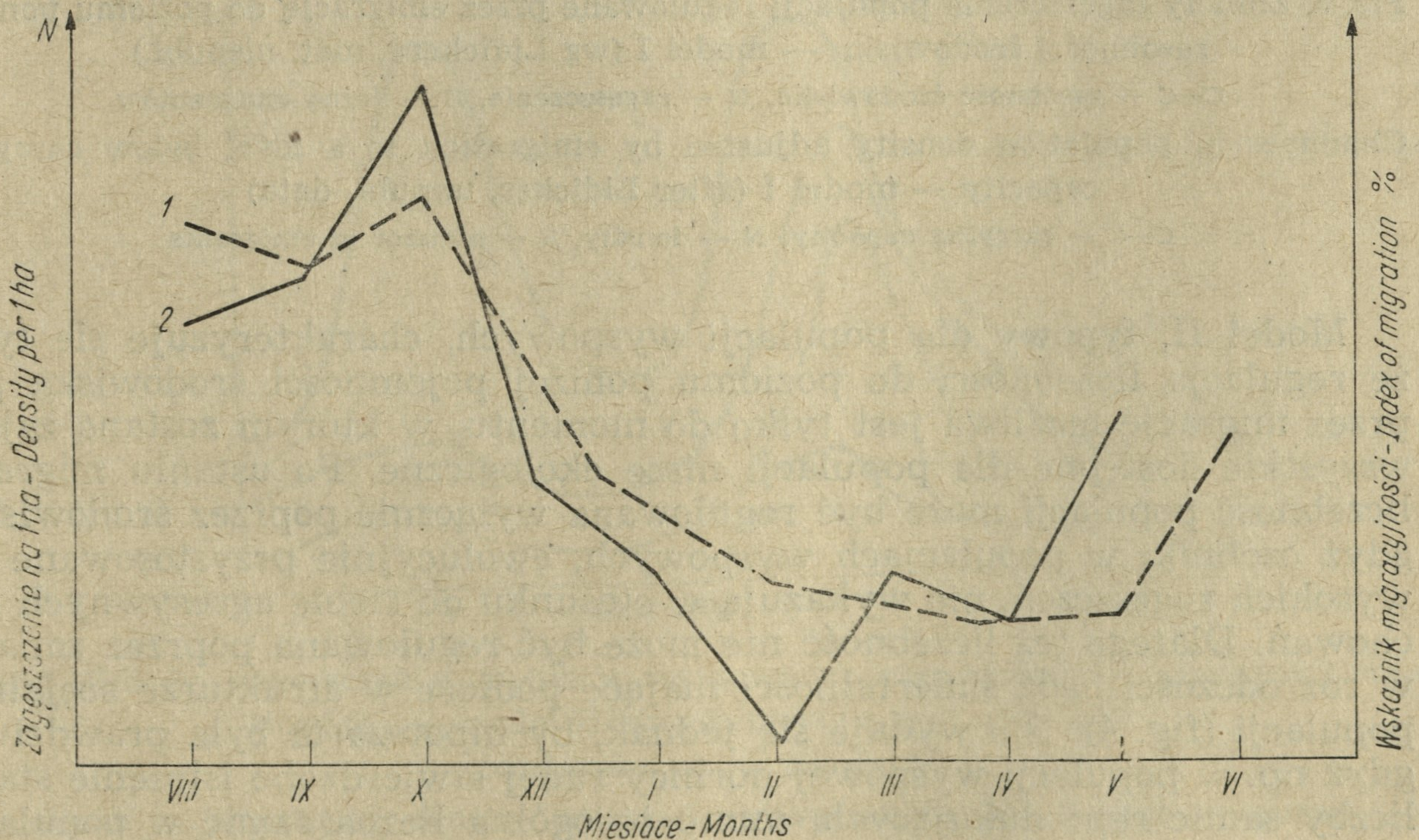


Fig. 2. Zależność pomiędzy zagęszczeniem populacji a wskaźnikiem migracyjności (wg M. Kozakiewicza w druku) — zmodyfikowane
 1 — zagęszczenie populacji, 2 — wskaźnik migracyjności
 Relation between population density and index of migratory tendencies (after M. Kozakiewicz in press) — modified
 1 — population density, 2 — index of migratory tendencies

gęszczenia w warunkach stosunkowo stałej pojemności środowiska. W populacjach takich zagęszczenie utrzymywane jest stale na poziomie niższym niż pojemność środowiska i zależy od czynników wewnątrzpopulacyjnych (fig. 3). W momencie wzrostu pojemności środowiska liczebność populacji podniesie się na nowy poziom, odpowiednio wyższy od poprzedniego, nie osiągając nigdy poziomu pojemności środowiska, nawet po uniemożliwieniu emigracji. W przypadku bowiem, gdy emigracja stanie się niemożliwa, liczebność będzie regulowana dalej na tym samym poziomie przez zmiany w śmiertelności bądź rozrodczości będące efektem wzrostu zachowań agresywnych. W modelu tym główną, lecz nie jedyną rolę w regulacji zagęszczenia populacji odgrywa migracja, która może być „zastępowana” przez zmiany rozrodczości i śmiertelności w populacji.

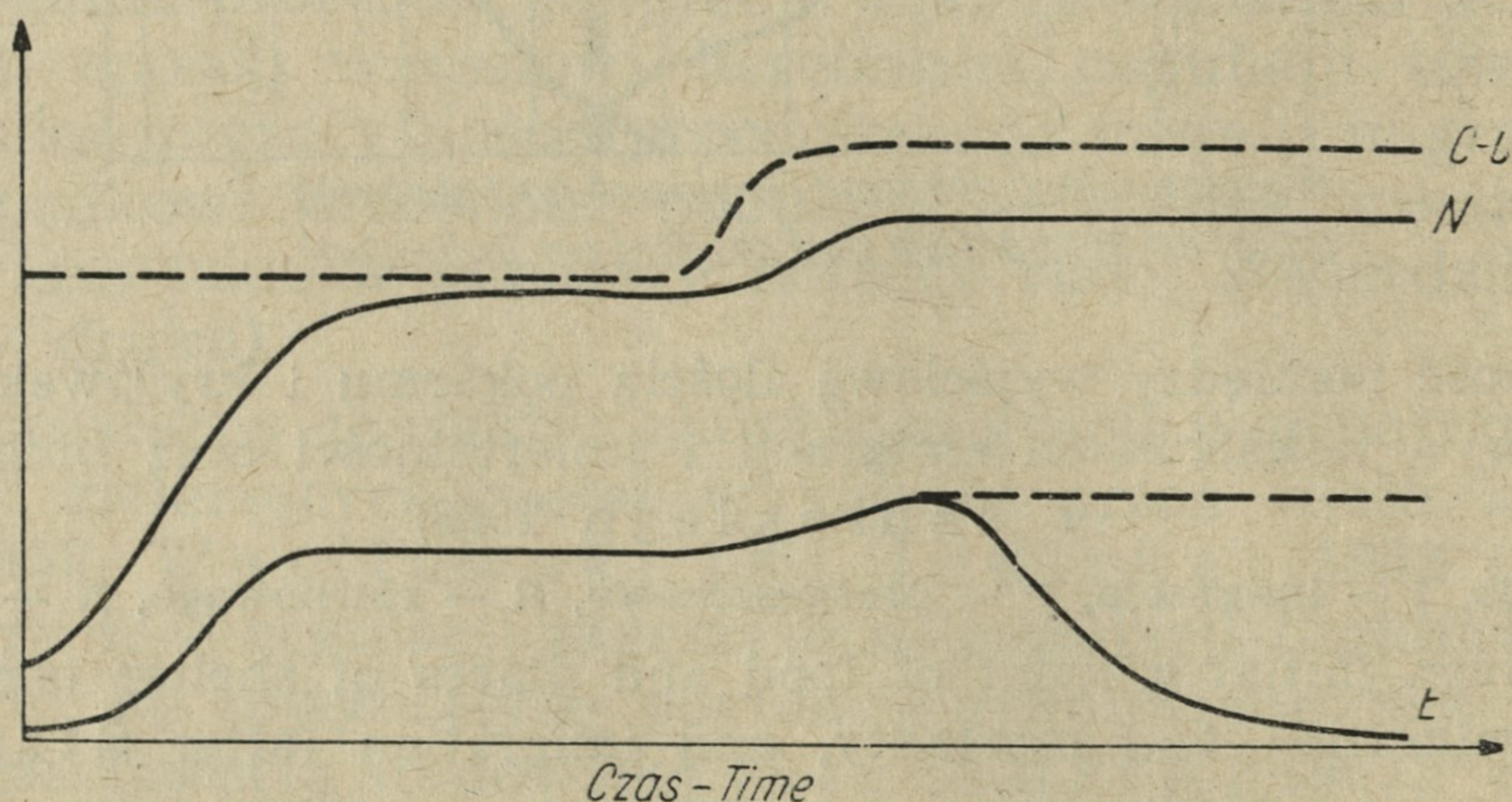


Fig. 3. Zmiany zagęszczenia populacji regulowane przez emigrację do poziomu poniżej zasobności środowiska — model I (wg Lidickera, mat. niepubl.)

C—C — zasobność środowiska, N — zagęszczenie, E — liczba emigrantów

Changes in population density adjusted by emigration to a level below carrying capacity — model I (after Lidicker, unpubl. data)

C—C — carrying capacity, N — density, E — number of emigrants

Model II, typowy dla populacji wyspowych, charakteryzuje się tym, że regulacja liczebności do poziomu poniżej pojemności środowiska poprzez migrację możliwa jest tylko do momentu, w którym zostaną zajęte wszystkie dostępne dla populacji nisze ekologiczne. Po ustaniu migracji liczebność populacji może być regulowana wyłącznie poprzez środowisko, gdyż osobniki w populacjach wyspowych, ewolucyjnie przystosowane do wysokich zagęszczeń, nie wykazują w stosunku do siebie agresywnych zachowań. Dlatego też liczebność nie może być regulowana poprzez zmiany w rozrodczości bądź śmiertelności mające podłoże w strukturze społecznej populacji (fig. 4). Nie wydaje się jednak, by hipoteza ta była prawdziwa, gdyż np. w populacji wyspowej nornicy rudej stwierdzono istnienie stałej liczby samic reprodukujących, mimo że ogólna liczba samic w populacji zmieniała się. Dopuszczane do rozrodu są tylko samice posiadające własne areały (B u j a l s k a 1970). W opisanej populacji wyspowej zachodzi więc regulacja zagęszczenia przez zmiany rozrodczości realizująca się dopuszczaniem do reprodukcji tylko części samic z populacji.

Model III stosuje się o populacji, których ewolucja odbywała się w warunkach dużych sezonowych zmian pojemności środowiska. Migracyjność stanowi w tych populacjach jedyny czynnik regulujący zagęszczenie odpo-

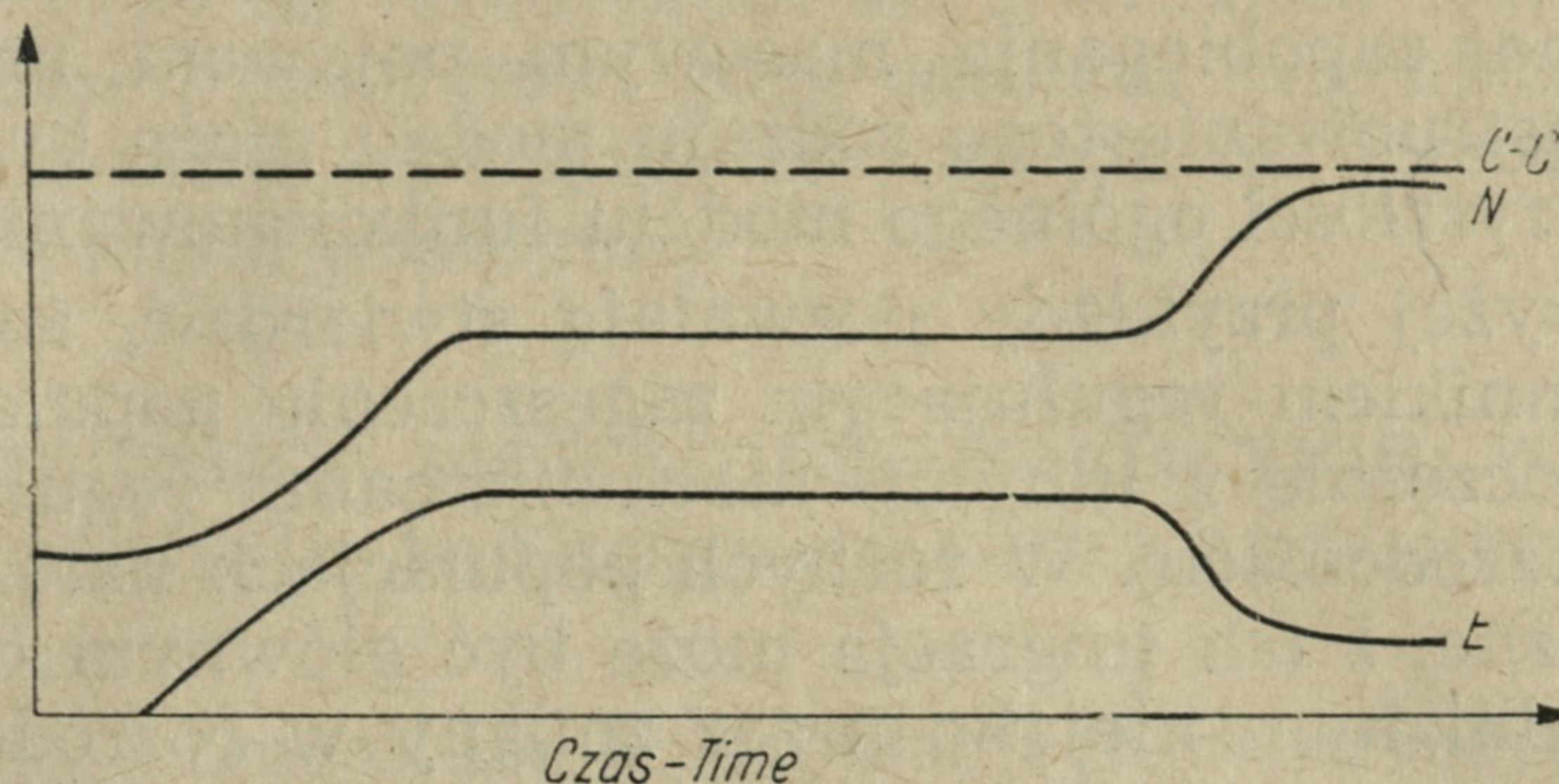


Fig. 4. Hipotetyczny obraz zmian liczebności populacji wyspowej — model II (wg Lidickera mat. niepubl.)

Objaśnienia jak na figurze 3

Hypothetical picture of variations in numbers of an island population — model II (after Lidicker, unpubl. data)

Explanations see Figure 3

wiednio do zmian zasobności środowiska (fig. 5). Populacje takie, o mniejszych zdolnościach homeostatycznych, charakteryzowałyby się znacznymi sezonowymi zmianami liczebności. W przypadku uniemożliwienia emigracji z takich populacji następowałby gwałtowny wzrost zagęszczenia spowodowany brakiem innych mechanizmów regulacyjnych. Model ten może być, jak się wydaje, charakterystyczny dla populacji, w których występują cykliczne masowe pojawy.

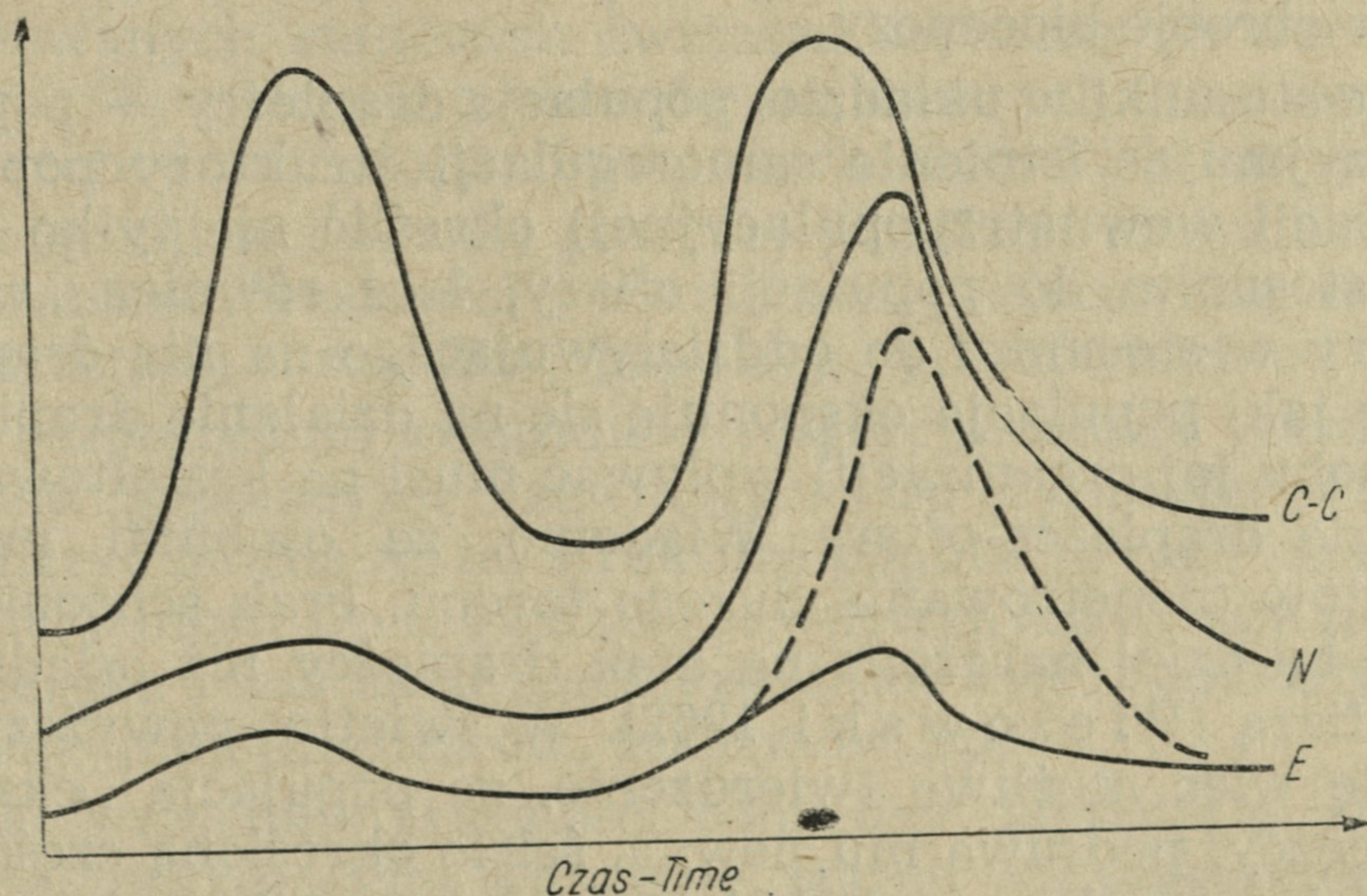


Fig. 5. Zmiany zagęszczenia populacji regulowane przez zmienność zasobności środowiska — model III (wg Lidickera, mat. niepubl.)

Objaśnienia jak na figurze 3

Variations in population density adjusted by variations in habitat resources — model III (after Lidicker, unpubl. data)

Explanations see Figure 3

Przedstawione powyżej modele mechanizmów działania emigracji jako czynnika regulującego zagęszczenie populacji wydają się być zbyt uproszczone i jednostronne. Sądzić należy, że stosować się mogą tylko do niektórych populacji drobnych gryzoni. Model III, pomimo iż znany jest

w ekologii od dawna, nie pozwolił dotychczas na opracowanie skutecznej metody ekologicznej zapobiegania masowemu pojawowi gryzoni. Wydaje się jednak, że konstruowanie tego rodzaju modeli może być pomocne dla opracowania w przyszłości ogólnego modelu funkcjonowania populacji.

Cytowane powyżej przykłady pozwalają stwierdzić, że migracyjność jest istotnym czynnikiem regulującym zagęszczenie populacji. Migracyjność działa równocześnie z innymi mechanizmami regulacyjnymi, np. śmiertelnością i rozrodczością. W różnych populacjach natężenie tych zjawisk może być różne. I tak migracja może być głównym czynnikiem regulacyjnym uzupełnianym niejako przez zmiany w rozrodczości i śmiertelności, natomiast po uniemożliwieniu migracji rozrodczość i śmiertelność mogą przejąć rolę przewodnią w regulacji zagęszczenia populacji. Dotyczy to zjawisk samoregulacyjnych zachodzących w populacjach dobrze zorganizowanych „dojrzałych”, a więc takich, które w czasie ewolucji wykształciły skuteczne mechanizmy regulacyjne. W populacjach, które dysponują gorszymi mechanizmami niemalże jedyną możliwością regulacji zagęszczenia jest migracja.

4. Rola migracji wewnątrzpopulacyjnej w oddziaływaniach międzypopulacyjnych

Każda populacja stanowi integralną część biocenozy i jest elementem jej struktury, dlatego też zjawiska wewnątrzpopulacyjne decydujące o sposobie organizacji populacji mogą wpływać na oddziaływanie pomiędzy populacjami w obrębie biocenozy.

Rozważając stosunki w układzie: populacja drapieżcy — populacja ofiary można (przyjmując istnienie samoregulacji struktury populacji przez zjawiska migracji wewnątrzpopulacyjnej) określić nie tylko wybiórczość drapieżcy w stosunku do populacji ofiary, lecz również „wybiórczość” populacji ofiary w stosunku do oddziaływującego na nią drapieżcy. Sposób bowiem w jaki populacja eksponuje się na działanie drapieżcy (wynikający ze sposobu jej organizacji) wpływać musi na kształtowanie stosunków w układzie drapieżca-ofiara. Wiadomo, że osobniki migrujące są z wielu powodów (penetrowanie dużego terenu, brak schronienia, gorsza kondycja itp.) bardziej narażone na atak drapieżcy niż osiadłe i częściej padają jego ofiarą (Pielowski 1962). W świetle powyższych rozważań wydaje się więc możliwe twierdzenie, że populacja „eksponuje” na działanie drapieżcy, podsuwa mu pewną, ściśle określoną część osobników wybranych nie losowo, lecz tych, które przeszły w stan migrujący (a więc osobników nie mieszczących się w adekwatnej do warunków środowiska strukturze i organizacji populacji). Hipoteza taka będąca nie tyle przeciwieństwem, ile uzupełnieniem głęboko zakorzenionej dotychczas w ekologii tezy o wybiórczości wyłącznie drapieżców w stosunku do osobników wybieranych z populacji ofiary, byłaby interesująca z punktu widzenia teorii drapieżnictwa.

Stwierdzono, że osobniki migrujące charakteryzują się inną niż osiadłe fauna zarówno ektopasożytów (Janion 1960a, 1960b, 1961), jak i endopasożytów (Sroczyńska mat. niepubl.). Należy więc przypuszczać, że migracyjność populacji żywicieli wpływa również na kształtowanie stosunków pomiędzy populacjami żywicieli i ich pasożytów. Wzrost migracyj-

ności populacji żywicieli stwarzałyby korzystniejsze warunki do wzrostu liczebności populacji pasożytów, gdyż osobniki migrujące są bardziej podatne na zapasożycenie (choćby ze względu na gorszą kondycję w porównaniu z osobnikami osiadłymi).

5. Rola migracji wewnątrzpopulacyjnej w ogólnym modelu funkcjonowania populacji

Utrzymywanie homeostazy w populacjach zwierzęcych jest wynikiem wielu złożonych oddziaływań pomiędzy osobnikami w obrębie populacji, integrujących populację w organizacyjną i funkcjonalną jednostkę biologiczną. Większość zjawisk wewnątrzpopulacyjnych nie została dotychczas poznana dostatecznie dokładnie by móc wyjaśnić je w oparciu o posiadaną wiedzę teoretyczną. Nie udało się również dotychczas skonstruować pełnego modelu funkcjonowania populacji, gdyż na przeszkodzie staje ogromna różnorodność oddziaływań wewnątrzpopulacyjnych. Wzajemne stosunki pomiędzy migracją, a strukturą i zagęszczeniem populacji są tylko niewielkim wycinkiem całości tych oddziaływań, a sama migracja — jednym z wielu zjawisk integrujących populację.

Dobry przykład obrazujący złożoność tych oddziaływań podała B o c k (1972). Autorka stwierdziła, że w populacji nornicy rudej środowiska preferowane (najwilgotniejsze) zajmują osobniki najstarsze w populacji. Osobniki młodsze zasiedlają głównie środowiska suche. Młodzież pochodząca z rozrodu osobników starych emigruje z terenów zajmowanych przez rodziców, zasiedlając obszary niepreferowane, przy czym zajmowanie niepreferowanych stanowisk zwiększa się wraz ze wzrostem liczebności populacji. Wymieranie osobników najstarszych umożliwia osobnikom młodszym przechodzenie do preferowanych środowisk i osiedlanie się.

Procesy migracji w opisanej powyżej populacji uzależnione są równocześnie od zasobności środowiska w siedliska preferowane, struktury wiekowej, przestrzennej i socjalnej populacji, jak również od zagęszczenia.

Czynniki bezpośrednio związane z migracją można podzielić na dwie grupy: wewnątrzpopulacyjne i zewnętrzne. Do czynników wewnątrzpopulacyjnych zaliczyć można m. in. strukturę populacji, zagęszczenie oraz rozrodczość i śmiertelność. Do czynników zewnętrznych należy zaliczyć przede wszystkim szeroko rozumianą zasobność środowiska, oddziaływanie populacji konkurencyjnej, drapieżców, pasożytów itp.

Rozważając wzajemne zależności pomiędzy migracją a pewnymi parametrami charakteryzującymi populację, takimi jak zagęszczenie, struktura wiekowa, płciowa, socjalna, przestrzenna, należy zrezygnować z przedstawienia pełnego obrazu tych zależności dla jasnego i przejrzystego pokazania wybranych dróg oddziaływań. Tak też postąpili autorzy opracowując uproszczony schemat roli migracji w funkcjonowaniu populacji (fig. 6). Poszczególne komponenty proponowanego modelu przedstawiono w postaci strzałek mających obrazować ich kierunkową zmienność: 1) „postarzenie” struktury wiekowej populacji, 2) — wzrost udziału samców w populacji, 3) — zmniejszanie się areałów osobniczych lub wzrost stopnia ich zachodzenia na siebie, 4) — nasilanie się oddziaływań agresywnych w populacji, 5) — wzrost wskaźnika migracyjności populacji, 6) — wzrost liczebności populacji drapieżców i pasożytów, 7) — wzrost zasobności środowiska, 8) — wzrost zagęszczenia populacji. Strzałki łączące poszczególne kompo-

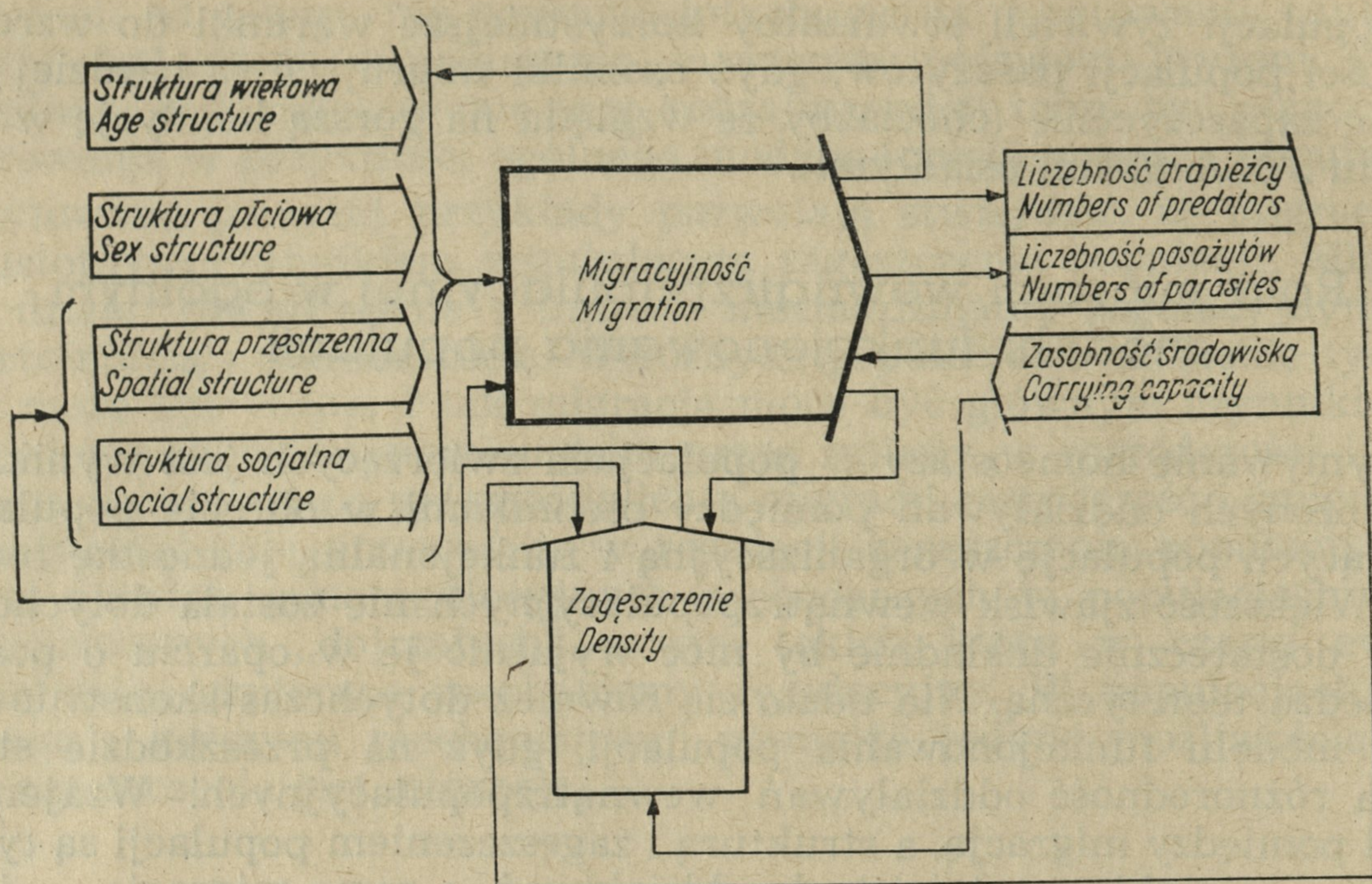


Fig. 6. Rola migracji w uproszczonym modelu funkcjonowania populacji (objaśnienia w tekście)

The role of migration in a simplified model of population functioning (explanations in text)

nenty modelu pokazują więc nie tylko istnienie oddziaływań, lecz również ich kierunek i efekty. „Postarzanie” struktury wiekowej populacji, wzrost liczby samców w populacji oraz związany z nim wzrost oddziaływań agresywnych pomiędzy osobnikami, jak również zmiany struktury przestrzennej polegające na zmniejszaniu się areałów osobniczych powodują wzrost liczby migrantów w populacji. Wzrost liczby migrantów realizuje się przez przechodzenie w stan migrujący pewnych grup zwierząt, zmienia strukturę wiekową populacji „odmładzając” ją, strukturę płciową (zmniejszając liczbę osiadłych samców), powoduje też zmianę w strukturze przestrzennej i socjalnej populacji. Pomiedzy strukturą populacji a liczbą migrantów istnieje więc zależność określona jako ujemne sprzężenie zwrotne. Kierunkowe zmiany w strukturze populacji powodują bowiem nasilenie przeciwstawiających się im zjawisk migracyjnych. Ujemne sprzężenie zwrotne występuje również pomiędzy liczbą migrantów w populacji a jej zagęszczeniem. Wzrost zagęszczenia populacji (mierzony np. ilością i częstością kontaktów międzyosobniczych) powoduje nasilenie się procesów emigracji (mierzonych np. wielkością wskaźnika migracyjności) zmniejszających zagęszczenie, a spadek zagęszczenia — nasilenie procesów imigracji i osiedlania się zwierząt. Pomiedzy zagęszczeniem z jednej strony a liczbą emigrantów i imigrantów z drugiej strony utrzymuje się więc pewien stan równowagi dynamicznej opisany np. przez Stachurskiego (1968) dla populacji *Ligidium hypnorum*. Wzrost zagęszczenia populacji powoduje nasilenie się oddziaływań agresywnych i zmianę struktury przestrzennej populacji, może wpływać więc na migracyjność populacji również pośrednio.

Wzrastająca zasobność środowiska powodować może spadek liczby migrantów przez stworzenie dogodnych warunków do osiedlania się, może również przez umożliwienie wzrostu zagęszczenia działać stymulująco na wzrost liczby migrantów w populacji. Wzrost liczby migrantów spowodowany zwiększeniem się zasobności środowiska, zmianą struktury bądź zagęszczenia populacji powodować może sprzyjające warunki dla wzrostu liczebności populacji drapieżców i pasożytów, gdyż zwiększa się liczba migrantów narażonych bezpośrednio na ich oddziaływanie. Wzrost liczebności populacji drapieżców i pasożytów powoduje oczywiście spadek zagęszczenia omawianej populacji i wszystkie związane z tym konsekwencje dla struktury populacji i liczby zwierząt migrujących.

Procesy migracji wewnątrzpopulacyjnej, zależne od wielu czynników wewnątrzpopulacyjnych i zewnętrznych, wpływają więc na drodze sprzężenia zwrotnego bądź skomplikowanych oddziaływań pośrednich na własności populacji i sposób jej funkcjonowania.

Piśmiennictwo

- Andrzejewska L. 1958 — Przypadek masowej migracji *Succinea putris* L. — Ekol. Pol. B 4: 63—66.
- Andrzejewski R. 1963 — Processes of incoming, settlement and disappearance of individuals and variations in the numbers of small rodents — Acta theoriol. 7: 170—214.
- Andrzejewski R. 1969 — Analiza wyników połowów drobnych ssaków metodą „Kalendarza złowień” — Zesz. nauk. PAN 2: 1—104.
- Andrzejewski R., Kajak Z., Pieczyńska E. 1963 — Efekty migracji — Ekol. pol. B 9: 161—172.
- Andrzejewski R., Petruszewicz K., Walkowa W. 1963 — Absorption of newcomers by a population of white mice — Ekol. pol. A 11: 223—240.
- Andrzejewski R., Wrocławek H. 1961 — Mortality of small rodents in traps as an indication of the diminished resistance of the migrating part of population — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 9: 491—492.
- Bock E. 1972 — Use of forest associations by Bank vole population — Acta theriol. 17: 203—219.
- Breymeyer A., Pieczyński E. 1963 — Przegląd stosowanych w Zakładzie Ekologii PAN metod badania migracji — Ekol. pol. B. 9: 129—144.
- Brown R. Z. 1953 — Social behaviour, reproduction and population changes in the house mouse — Ecol. Monogr. 3: 217—240.
- Bujalska G. 1970 — Reproduction stabilizing elements in an island population of *C. glareolus* (Schreber, 1780) — Acta theriol. 15: 381—412.
- Crowcroft P., Rowe F. P. 1963 — Social organization and territorial behaviour in the wild house mouse (*Mus musculus*) — Proc. zool. Soc. London, 140: 517—531.
- Doolittle, D. P., New M. L., Sheps M. C. 1967 — Biologic determinant of birth intervals in mice — Fertil. Steril. 18: 381—392.
- Fedosenko A. K. 1972 — Materiały po ekologii lesnej myśli (*A. sylvaticus*) i obyknovЕННОj polevki (*M. arvalis*) v Dzungarskom Alatau — Teriologija 1: 381—389.
- Fitch H. S. 1948 — Ecology of the California ground spirrel of grazing lands — Amer. Midl. Natur. 39: 513—596.
- Golikova V. L. 1972 — O sezonnych migracijach lesnych myšej (*A. sylvaticus* L.) i ryżich polevok (*C. glareolus*) — Teriologija 1: 378—381.

- Grüm L. 1959 — Sezonowe zmiany aktywności biegaczowatych (*Carabidae*) — Ekol. pol. A 7: 255—268.
- Grüm L. 1972 — Horizontal distribution of larvae and imagines of some species of *Carabidae* — Ekol. pol. A 10: 73—84.
- Janion S. M. 1960a — Flea infestation of three species of mice: *A. agrarius*, *C. glareolus*, and *A. flavicollis* during particular weeks of their occurrence on the experimental area — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 8: 363—367.
- Janion S. M. 1960b — Quantitative dynamics in fleas (*Aphaniptera*) infesting mice of Puszcza Kampinoska — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 8: 213—218.
- Janion S. M. 1961 — Studies on the differentiation of a house mice population according to the occurrence of fleas (*Aphaniptera*) — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 9: 501—506.
- Johnson C. G. 1969 — Migration and dispersal of insects by flight — London, 766 pp.
- Kaczmarek W. 1955 — W sprawie czynników kształtujących lokalne migracje stonki ziemniaczanej *Leptinotarsa decemlineata* Say — Ekol. pol. A 3: 65—83.
- Kaczmarzyk K., Wierzbowska T., Wrocławek H. 1963 — Sposoby badania migrantów i stopnia migracyjności u drobnych gryzoni — Ekol. pol. B 9: 145—150.
- Kalela O. 1954 — Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als populationsökologischer Faktor — Ann. zool Soc. zool. — bot. fenn. „Vanamo” 16: 1—48.
- Karaseva E. V. 1956 — Nekotorye osobennosti razvitja epizootii leptospiroza u polevok-ekonomok, izučenyje metodom mečeniija zverkov — Zool. Ž. 35: 1384—1389.
- Kikkawa J. 1964 — Movement, activity and distribution of the small rodents *C. glareolus* and *A. sylvaticus* in woodland — J. Anim. Ecol. 33: 259—299.
- Kot J. 1960. — Rozlot kruszynka — *Trichogramma evanescens* Vest. — Pol. Pismo ent. B 4: 23—30.
- Kozakiewicz M. (w druku) — Migracyjność populacji i charakterystyka migrantów nornicy rudej — Acta theriol.
- Krebs C. J. 1966 — Demographic changes in fluctuating populations of *Microtus californicus* — Ecol. Monogr. 36: 239—273.
- Lewontin R. C., Dunn L. C. 1960 — The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse — Genetics 45: 705—722.
- Lidicker W. Z. 1962 — Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity — Amer. Nat. 96: 29—33.
- Lloyd J. A., Christian J. J. 1969 — Reproductive activity of individual females in three experimental freely growing populations of house mice (*Mus musculus* L.) — J. Mammal. 50: 49—59.
- Louch C. D. 1956 — Andenocortical activity in relation to the density and dynamics of three confined populations of *Microtus pennsylvanicus* — Ecology 37: 307—313.
- Mayr E. 1947 — Ecological factor in speciation — Evolution 1: 263—288.
- Naumov N. P. 1956 — Mečenie mlekopitajuščich i izučenie ich vnutrividovyh svjazej — Zool. Ž. 35: 3—15.
- Nikitina N. A. 1970 — O postojanstve isplolzovanija territorii gryzunami — Fauna i ekologija gruzunov 9: 110—133.
- Nowak E. 1971 — O rozprzestrzenieniu się zwierząt i jego przyczynach — Zesz. nauk. IE PAN 3, 255 pp.
- Petrusewicz K. 1963 — Zagajenie sympozjum poświęconego zagadnieniom migracji — Ekol. pol. B 9: 125—129.
- Petrusewicz K. 1965 — Dynamika liczebności, organizacja i struktura ekologiczna populacji — Ekol. pol. B 11: 299—316.
- Pielowski Z. 1962 — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) — Zool. Jb. Syst. 89: 479—500.

- R a l l J. M. 1936 — Charakter peredviženija myševidnych gryzunov na nebolšych ploščadkach — Zool. Ž. 51: 427—482.
- R a m s e y P. R., B r i e s e L. A. 1971 — Effects of immigrants on the spatial structure of small mammal community — Acta theriol. 16: 191—202.
- R e i m e r J. D., P e t r a s M. L. 1967 — Breeding structure of the house mouse, *Mus musculus*, in a population cage — J. Mamm. 48: 88—99.
- R o m a n L., S t r o n g L. C. 1962 — Age gestation, mortality and litter size in mice — J. Gerontol. 17: 37—39.
- R y s z k o w s k i L. 1962 — Differences in trapping frequency of coypu — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 10: 91—94.
- S a n d n e r H. 1959 — Dalsze badania nad rolą i charakterem zagęszczenia populacji u wołka zbożowego (*Calandra granaria* L.) — Ekol. pol. B 5: 261—265.
- S m i r i n J. M. 1961 — Osobennosti' termoregulacii myševidnych gryzunov, obita-juščych v različnych tipach lesa Podmoskovja — Pervoe vsjesojuz. Sovešč. Mlekopit. 2: 87—88.
- S m i r i n J. M. 1965 — Sezonova dinamika populacii lesnych gryzunov v Podmoskovju — Zool. Ž. 70: 13—20.
- S m y t h M. 1968 — The effects of the removal of individuals from a population of bank voles (*C. glareolus*) — J. Anim. Ecol. 37: 167—184.
- S o u t h w i c k C. H. 1955a — Regulatory mechanisms of house mouse population: social behaviour affecting litter survival — Ecology 36: 627—634.
- S o u t h w i c k C. H. 1955b — The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food — Ecology 36: 212—225.
- S t a c h u r s k i A. 1968 — Migracja i śmiertelność jako czynniki regulacji zagęszczenia względem zasobności środowiska u populacji *Ligidium hypnorum* (L.) — Ekol. pol. B 14: 351—355.
- S t a Ń c z y k o w s k a A. 1959 — Rozmieszczenie i dynamika liczebności żyworódki paskowej *Viviparus fasciatus* Müll. na terenie łachy Konfederatka — Ekol. pol. B 5: 55—60.
- S t a Ń c z y k o w s k a A., W a s i l e w s k i A. 1963 — Przyczyny i przebieg migracji — Ekol. pol. B 9: 151—161.
- S t i c k e l L. F. 1946 — The source of animals moving into a depopulated area — J. Mamm. 27: 301—307.
- V a n V l e c k D. 1968 — Movements of *M. pennsylvanicus* in relation to depopulated areas — J. Mamm. 49: 92—103.
- W a l k o w a W. 1971 — The effect of exploitation on the productivity of laboratory mouse populations — Acta theriol. 16: 296—328.
- W a s i l e w s k i A. 1961 — Certain aspects of the habitat selection of birds — Ekol. pol. A 9: 111—137.

Summary

The authors consider the possibilities of regulating population structure and density by intrapopulation migration. The examples which they cite from literature show that migrants form a group of individuals differing ecologically and physiologically from settled individuals. Intrapopulation migration is thus a phenomenon which is typically selective and leads to the "removal" from the population, into the migrant group, of those individuals which cannot accommodate themselves in the population structure adequate to the habitat. There is a close interrelation between tendency to migration and population structure (age, sex structure etc.) and a tendency to migration is a factor capable of controlling population structure.

Intrapopulation migration is also an important factor controlling population density. Intensification of immigration and emigration processes depends on the current population density (Fig. 1, Fig. 2). Theoretical models of the controlling role of migration tendencies are given in this paper (Lidicker unpubl. data). The first of such models is concerned with highly organized populations, in which density is constantly maintained by intrapopulation factors on a level lower than habitat capacity (Fig. 3). Under the conditions found on an island (model II), control of population numbers after all possible habitats have been occupied can only take place through the medium of the environment. The individuals in such populations are adapted to high population density, do not exhibit aggressive behaviour towards each other and numbers cannot be controlled by intrapopulation factors (Fig. 4). The third model applies to populations which have evolved under conditions of marked seasonal variations in carrying capacity. Tendencies to migration form the only factor controlling density in such populations (Fig. 5).

Migration as an intrapopulation phenomenon determining the way in which a population is organized also exerts an influence on interaction between populations within a biocenosis, and in particular interaction in the predator-prey and host-parasite systems. The population "drives" certain individuals to a state of migration, exposing them (as they move to larger areas without permanent places in which to take shelter) to more frequent attacks by predators or invasion by parasites.

The functioning of a population, including in this control of population numbers and population structure, consists of very complicated processes, depending on a large number of intrapopulation and habitat factors acting by means of feed-back or complicated indirect action, as is shown in diagram form (Fig. 6).