

POLSKA AKADEMIA NAUK  
INSTYTUT ZOOLOGII

ACTA ORNITHOLOGICA

Tom XV

Warszawa, 10 IX 1976

Nr 7

---

Mieczysław JÓZEFIK

Występowanie gawrona, *Corvus frugilegus* L. w Polsce.

Część I. Struktura przestrzenna i mechanizmy  
samoregulacyjne populacji



Mieczysław JÓZEFIK

**Występowanie gawrona, *Corvus frugilegus* L. w Polsce.  
Część I. Struktura przestrzenna i mechanizmy samoregulacyjne populacji**

[Z 54 wykresami oraz 7 tabelami w tekście]

**Abstract.** The relative numbers of colonies and the breeding population, the spatial distribution and group distribution of the Rook in Poland have been estimated on the basis of material obtained from the questionnaires in 1971. As a result of self-regulatory processes the spatial structure of the population depends as much on intrapopulation factors as on the environmental gradients. The distribution of the breeding colonies is not random but related to the tendency towards a spatial integration in the population (overcoming the limiting effect of intrapopulation isolation.) The controlling mechanism is composed of two stressing factors: intraspecific competition (a disintegrating factor) and prointegration tension resulting from a deficiency of interindividual co-operation (an integrating factor). A theoretical model of these two factors is developed. The deficiency of co-operation limiting the distribution rapidly decreases when the threshold points of breeding colony size and population dispersion are exceeded. The methods for the calculation of threshold parameters of the population spatial structure are described. The functioning of the population as a self-regulating system is represented by the lognormal distribution of colony sizes. Models of functional interrelationships among various parameters of aggregation and distribution reveal several new mechanisms of the functioning of the population. Summary – page 131.

Wstęp

Materiał i metodyka

Ankietyzacja

Charakterystyka materiału

Odpowiedzi pozytywne i negatywne

Metodyka opracowywania danych

Charakterystyki ogólne rozmieszczenia

Rozkład lognormalny wielkości kolonii

Wielkość przeciętna kolonii – parametry rozkładu

Interpretacja ekologiczna rozkładu lognormalnego

Koncentracja liczebności

Ocena względnej liczebności populacji lęgowej

Progowa wielkość kolonii lęgowych

Przesłanki wyjściowe

Kolonie ustabilizowane i sporadyczne

Metody wyznaczania progowej wielkości kolonii

Zmienność wielkości progowej kolonii

## Struktura przestrzenna populacji

Rozmieszczenie kolonii — rozproszenie krytyczne

Zagęszczenie kolonii a stopień ich stabilizacji

Zagęszczenie kolonii oraz ich wielkość

Rozmieszczenie liczebności populacji

## Integracja przestrzenna populacji

Dyspersja kolonii lęgowych

Izolacja wewnątrzpopulacyjna — odległości przeciętne oraz minimalne między koloniami

Sprzężenie wpływów pojemności ekologicznej środowiska oraz izolacji wewnątrzpopulacyjnej

## Populacja jako system

Interakcja wewnątrzpopulacyjna

Prawdopodobieństwo interakcji międzypersonicznej

Relacja stanów konkurencji oraz kooperacji — homeostaza populacji

Funkcje trendów współzależności parametrów struktury przestrzennej i grupowej

## Dyskusja i wnioski

## Piśmiennictwo

## WSTĘP

Intensyfikacja produktywności agrocenoz, jak również eko-inżynierskie przedsięwzięcia zmierzające do ukierunkowanego kształtowania środowiska człowieka stawiają zadanie kontrolowania liczebności populacji gatunków synantropijnych (ANDRZEJEWSKI 1963, 1971; MICHAJŁOW 1970; PETRUSEWICZ 1970; ROHWER, FRETWELL 1973; RYSZKOWSKI 1972; WATT 1962). Typowym ich przedstawicielem jest gawron, *Corvus frugilegus* L. 1758 — nad populacją tego gatunku zasiedlającą Polskę koncentruję przeto uwagę.

Celem opracowania było: a) nakreślenie w oparciu o materiały ankietowe z roku 1971, dotyczące inwentaryzacji kolonii gawrona, obrazu występowania tego gatunku w Polsce w okresie lęgowym; b) wykrycie współzależności między poszczególnymi parametrami struktury przestrzennej rozmieszczenia w polskiej części zasięgu; c) rozpoznanie czynników kształtujących obecny stan rozmieszczenia. Aspekty: ogólnoteoretyczny (przestrzenna organizacja i zasady procesów samoregulacyjnych populacji) i użytkowy (przygotowanie skonkretyzowanych danych dla wyjaśnienia roli gawrona w agrocenozach i przedsięwzięcia ewentualnych zabiegów kontrolno-regulacyjnych) są w pracy rozwijane szerzej, natomiast aspekt ornitologiczny (autekologia gawrona) akcentowany jest słabiej, przeważnie na stykach dwóch poprzednich.

Na opracowanie składa się cykl trzech publikacji. W pierwszej, którą stanowi niniejsza praca, problematyka koncentruje się na charakterystykach i analizie współzależności takich parametrów, jak: wielkość kolonii lęgowej, stopień jej stabilizacji, progowe i podprogowe wartości jej wielkości, charakter dyspersji

(izolacja wewnątrzpopulacyjna oraz integracja przestrzenna), zagęszczenie i koncentracja liczebności populacji, procesy samoregulacyjne jej struktury ilościowo-przestrzennej<sup>1</sup>.

\*

\*      \*

Niniejszy temat mógł być zrealizowany dzięki bezinteresownej pomocy ponad 8500 respondentów z całej Polski, którzy włożyli wiele wysiłku, by dostarczyć dokumentacji ilościowej o koloniach gawrona ze znanego im osobiście terenu. Wszystkim tym osobom wyrażam tu głęboką wdzięczność i słowa uznania. Wyrazy podziękowania składam też doc. drowi hab. Andrzejowi DYRCZOWI z Uniwersytetu Wrocławskiego, który był uprzejmy udostępnić mi do celów porównawczych własne materiały z podobnej ankiety przeprowadzonej w skali ogólnokrajowej w roku 1963 (patrz też — DYRCZ 1966). Szczególnie wdzięczny jestem prof. drowi hab. Przemysławowi TROJANOWI, doc. drowi hab. Kazimierzowi DOBROWOLSKIEMU oraz doc. drowi hab. Janowi PINOWSKIEMU, za dołączoną, krytyczną analizę poruszanych tu problemów teoretycznych, drowi Aleksandrowi WASILEWSKIEMU jak również drowi Ryszardowi ZAJĄCOWI za cenne uwagi i wskazówki udzielane mi w trakcie dyskusji nad pracą.

## MATERIAŁ I METODYKA

### Ankietyzacja

Z doświadczeń wcześniejszych ankiet wynika, że często są one obarczone błędami natury organizacyjnej i psychologicznej, co przesądza o powodzeniu ankietyzacji<sup>2</sup>. Przygotowując ankietę wychodziłem z założeń:

1) Ankietyzacja, nawet przy bardzo gęstym pokryciu ankietami obszaru kraju (np. 100 tys. ankiet) nie zapewni uzyskania danych odpowiadających absolutnej liczebności kolonii i gniazd w tych koloniach. Przyjąć więc należy poziom pokrycia gwarantujący wysoki stopień reprezentatywności układu prze-

<sup>1</sup> W części 2 cyklu, poświęconej analizie profilowej i regionalnej występowania w Polsce nakreślony zostanie przestrzenny obraz badanej populacji, jak również topografia podstawowych wskaźników struktury przestrzennej. Wydzielone zostaną strefy ekologiczne polskiej części zasięgu. Część 3 dotyczyć będzie analizy wpływu czynników biotycznych, a głównie antropogennych) kształtujących rozmieszczenie. Podjęta też zostanie konfrontacja wpływu tych czynników ze sferą czynników wewnątrzpopulacyjnych.

<sup>2</sup> Zagadnienia metodyczne ankietyzacji omawiane są też w pracach: BEDNORZ 1962; BOGUCKI 1967; DOBROWOLSKI, NOWAK 1965; DOBROWOLSKI, PIEŁOWSKI, PINOWSKI, WASILEWSKI 1962; DYRCZ 1966; LUNIAK 1972; PANFIL 1968; RYDZEWSKI, TOMIAŁOJCZAK, WITKOWSKI 1972; ZAJĄC 1963, gdzie kwestie powodzenia tej metody zbierania materiału rozpatrywane są szerzej również od strony poprawności oznaczenia gatunku, niektórych elementów środowiska itd.

strzenno-ilościowego badanej populacji w okresie 20 IV – 10 V w stosunku do powierzchni: a) prostokątów 30' dł. geogr.  $\times$  30' szer. geogr. (średnio  $34 \text{ km} \times 56 \text{ km} = 1904 \text{ km}^2$ ); b) kwadratów 10' dł. geogr.  $\times$  6' szer. geogr. ( $11,3 \text{ km} \times 11,2 \text{ km} = 126,5 \text{ km}^2$ ); c) średniej powierzchni powiatu dla następujących parametrów: wielkość kolonii, liczba kolonii, liczebność gniazd (liczebność populacji lęgowej), stopień stabilizacji kolonii (kolonie sporadyczne i ustabilizowane), wskaźnik zagęszczenia (liczba kolonii oraz gniazd przypadająca na powierzchnię nie niższą, niż  $100 \text{ km}^2$ ), stopień izolacji wewnątrzpopulacyjnej (przeciętne i minimalne odległości między koloniami), rozmieszczenie w poszczególnych kategoriach środowisk (zadrzewienia lęgowe, agrocenozy, urbicenozy).

2) Na statystycznego respondenta nie może przypadać obszar większy, niż zawarty w promieniu 5 km od jego siedziby, tj.  $78,5 \text{ km}^2$ , bowiem rozeznanie terenowe respondentów powyżej tej granicy prawdopodobnie gwałtownie spada. Połowa wspomnianej powierzchni powinna być oprócz tego, objęta przez sąsiednich respondentów, co przy uzyskaniu w ten sposób „półtorakrotnego” pokrycia pozwoli otrzymać wyniki w pewnym stopniu dublujące się, a więc umożliwiające w określonej mierze weryfikację danych. Pokrycie powinno być co najmniej równoległe w dwóch różnych pionach administracyjnych (np. sołectwa i GRN-y).

3) Zebranie danych i odesłanie ankiety powinno być maksymalnie ułatwione – odpowiedź na 5 zasadniczych pytań i dwa fakultatywne można było sformułować przy użyciu 12 słów. Odpowiedzi negatywne, zaakcentowano to

Tabela 1. Wyniki ankietyzacji liczebności i rozmieszczenia gawrona w Polsce w roku 1971

Respondenci	Liczba wysłanych ankiet		Liczba otrzymanych odpowiedzi		Odsetek odpowiedzi w stosunku do liczby ankiet w danej kategorii respondentów (% %)
	j. abs.	% %	j. abs.	% %	
(1)	(2)		(3)		(4)
Sołectwa (5)	14000	65,12	4203	49,55	30,02
Gromadzkie Rady Narodowe (6)	4672	21,73	2250	26,53	48,16
Miejskie i Dzielnicowe Rady Narodowe (7)	794	3,69	491	5,79	61,84
Powiatowe Rady Narodowe (8)	391	1,82	174	2,05	44,49
Nadleśnictwa Państwowe (9)	750	3,49	621	7,32	82,80
Inne instytucje oraz osoby prywatne (10)	893	4,15	743	8,76	83,20
Razem (11) (średnio)	21500	100,00	8482	100,00	39,45

w liście towarzyszącym, pod względem naukowym są równocześnie z pozytywnymi.

Do nie zrealizowanych w 1971 roku założeń włączyłem przeprowadzenie terenowego testu weryfikującego wiarygodność ankietyzacji (pełna inwentaryzacja na wybranej powierzchni)<sup>3</sup>.

W okresie 12 – 17 kwietnia 1971 r. rozesłano 21500 ankiet według rozdzielnika podanego w tabeli 1. Uzyskano 8482 odpowiedzi, w tym 4323 (50,97 %) pozytywne i 4159 (49,03 %) negatywne. Niemal natychmiast, bo do 23 kwietnia otrzymano 31,15 %, w okresie 24 kwietnia – 30 czerwca – 63,83 % (łącznie z poprzednimi – 94,98 %) oraz w okresie 1 lipca – 30 września – dalszych 5,02 %. Ponieważ statystyczne opracowywanie materiałów rozpoczęto 1 lipca, materiał uzyskany po tym terminie był wykorzystany nie do wszystkich analiz statystycznych.

#### Charakterystyka materiału

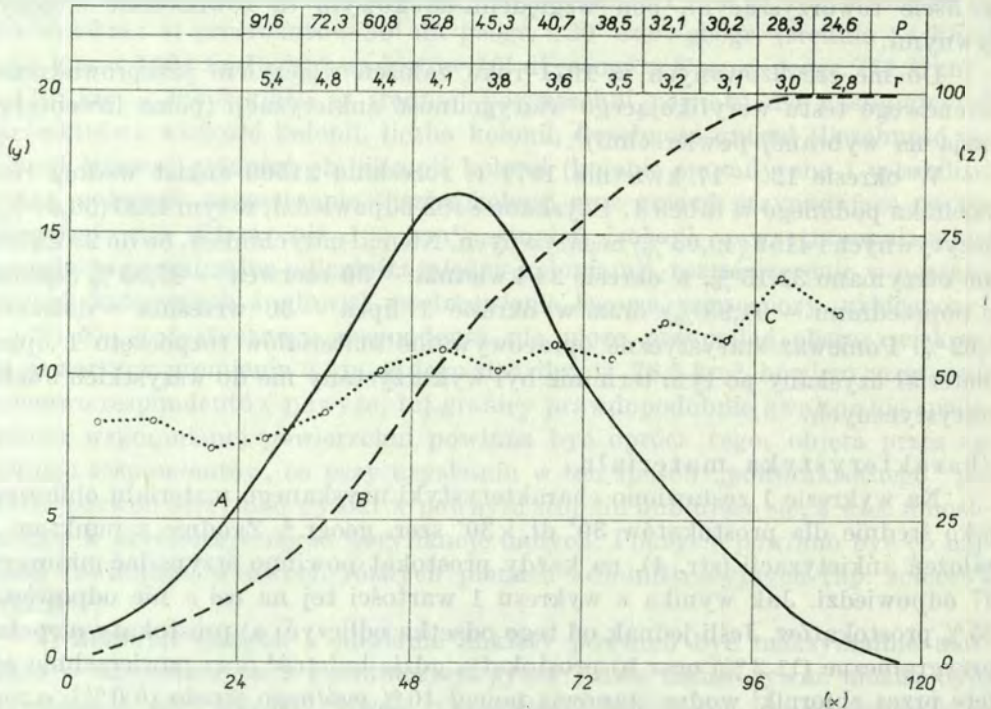
Na wykresie 1 zestawiono charakterystyki uzyskanego materiału obliczone jako średnie dla prostokątów 30' dł. × 30' szer. geogr.<sup>4</sup>. Zgodnie z punktem 2 założeń ankietyzacji (str. 4), na każdy prostokąt powinno przypadać minimum 37 odpowiedzi. Jak wynika z wykresu 1 wartości tej na osi  $x$  nie odpowiada 25 % prostokątów. Jeśli jednak od tego odsetka odliczyć: a) prostokąty niepełne przygraniczne (11,2 %) oraz b) prostokąty, gdzie lesistość oraz powierzchnie zajęte przez zbiorniki wodne stanowią ponad 40 % ogólnego areалу (6,0 %), o niedostatecznym pokryciu, pozostanie 8% prostokątów (9,75 % ogólnej powierzchni kraju).

Dobre i bardzo dobre pokrycie obejmuje ponad 50 % obszaru kraju, gdzie promień „półtorakrotnego” pokrycia (vide – str. 6) jest mniejszy od 4 km. Uzyskano stąd blisko 15 % danych dublujących się, które po bardzo szczegółowej weryfikacji na mapach 1 : 200 000 wyeliminowano z dalszej analizy.

Ogółem, po odliczeniu „dubletów”, uzyskano dane o 5867 koloniach lęgowych, w których naliczono 761084 gniazd. Na jedną pozytywną odpowiedź przypada średnio 1,357 kolonii. Stwierdzono następujące błędy popełniane najczęściej przez respondentów: a) sumaryczne podawanie liczby gniazd dla kilku blisko siebie w jednej miejscowości położonych kolonii. Stąd ocena liczby kolonii

<sup>3</sup> Postulat ten zrealizowano w sezonie lęgowym 1973. w prostokącie zawartym między 22°00' oraz 22°30' dł. geogr. E oraz 49°30' i 50°00' szer. geogr. N. Rezultaty podane zostaną w części 2 opracowania. Pełną inwentaryzację w stosunku do powierzchni powiatu zrealizował wcześniej LUNIAK (1972) – pow. Siedlce. W skali regionu (b. Prusy Wschodnie) dokonali tego: THIENEMANN (1907), DOBBS (1964) – hrabstwo Nottinghamshire oraz kilku innych autorów brytyjskich, obecnie zaś w trakcie realizacji jest prowadzona przez Société d'Etudes Ornithologiques AVES totalna inwentaryzacja kolonii gawrona w Belgii (TRICOT 1972, 1973).

<sup>4</sup> Na całość powierzchni Polski składa się sieć 195 prostokątów (średnic powierzchnia prostokąta = 1904 km<sup>2</sup>), z czego 11,2 % stanowią prostokąty niepełne (przygraniczne). Za pełne przyjęto te prostokąty, których 90 % powierzchni leży w granicach kraju.



Wykr. 1. Wyniki ankietyzacji stanu ilościowo-przestrzennego lęgowej populacji gawrona w Polsce w 1971 r.  $x$  – liczba odpowiedzi z obszaru prostokątów 30' dł. geogr.  $\times$  30' szer. geogr.;  $y$  – % prostokątów (skala dla A);  $z$  – % prostokątów (skala dla B, C);  $p$  – maksymalna powierzchnia (w km<sup>2</sup>) przypadająca na 1 respondenta;  $r$  – promień terenu obserwacji respondenta; A – rozkład procentowy liczby prostokątów według liczby otrzymanych odpowiedzi; B – kumulanta rozkładu; C – % odpowiedzi pozytywnych w obrębie poszczególnych klas.

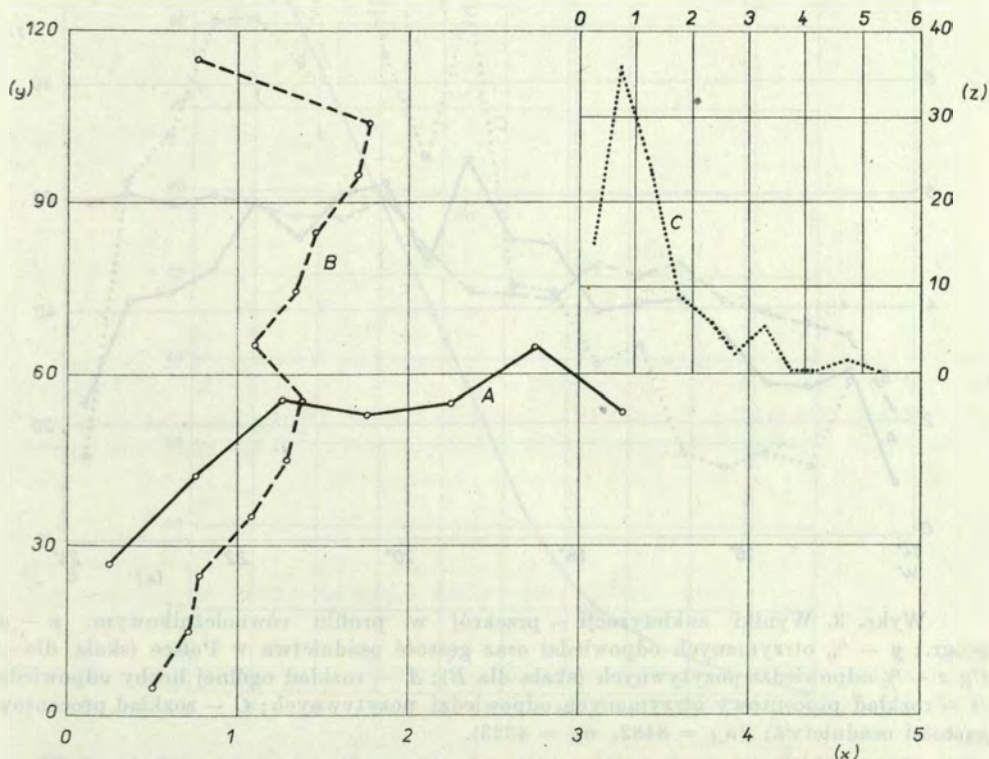
jest prawdopodobnie zaniżona, zaś wielkość kolonii zawyżona; b) w dużych koloniach, gdzie liczba gniazd była szacowana pośrednimi metodami, z reguły ocena była zaniżona, z wyjątkiem tych przypadków, kiedy respondenci tendencyjnie podawali stany przewyższające rzeczywiste; c) w niektórych przypadkach zamiast gawrona podawano liczebność wrony siwej, charakterystyczną dla danej miejscowości; d) w kilku przypadkach zamiast kolonii podano stan na noclegowiskach z okresu zimy.

Pewne światło, na prawidłowość oceny ilościowej gniazd w kolonii, rzucają rozbieżności wyników ankiet dublujących się. Dla małych kolonii do 30 gniazd nie przekraczają one 5 %, w przypadku kolonii większych (powyżej 100 gniazd) rozbieżność sięga nierzadko powyżej 25 %. Jeśli jednak zważyć, że analiza ilościowa materiału opiera się na szeregach logarytmicznych, błąd ten w znacznej mierze ulega niwelacji.



## Odpowiedzi pozytywne i negatywne

Dla ustalenia bardziej precyzyjnego obrazu występowania gawrona w poszczególnych regionach, równoległe do poziomu odpowiedzi pozytywnych uwzględniono liczebność odpowiedzi negatywnych. Przy weryfikacji materiału na mapach 1 : 200 000 miało to szczególne znaczenie. Stosunek odpowiedzi pozytywnych do negatywnych ujęty jako współczynnik  $z$  w konfrontacji z obrazem zagęszczenia gniazd na danym terenie pozwala upewnić się, że rysowany na podstawie materiałów ankietowych obraz reprezentuje realny układ stosunków ilościowo-przestrzennych badanej populacji<sup>5</sup>. Sądząc z wykresu 2,



Wykr. 2. Korelacja współczynnika  $z$  (stosunek liczby ankiet pozytywnych do negatywnych ( $z = p/n$ )) oraz ogólnej liczby odpowiedzi otrzymanych z prostokątów 0,5-stopniowych.  $x$  – współczynnik  $z$  ( $z < 1$  – przewaga odpowiedzi negatywnych);  $y$  – liczba odpowiedzi w prostokącie;  $z$  – % prostokątów; A – regresja liczby odpowiedzi względem wartości  $z$ ; B – regresja  $z$  względem liczby odpowiedzi; na małym wykresie (krzywa C) podano rozkład procentowy liczby prostokątów według klas wartości współczynnika  $z$  ( $n = 155$ ).

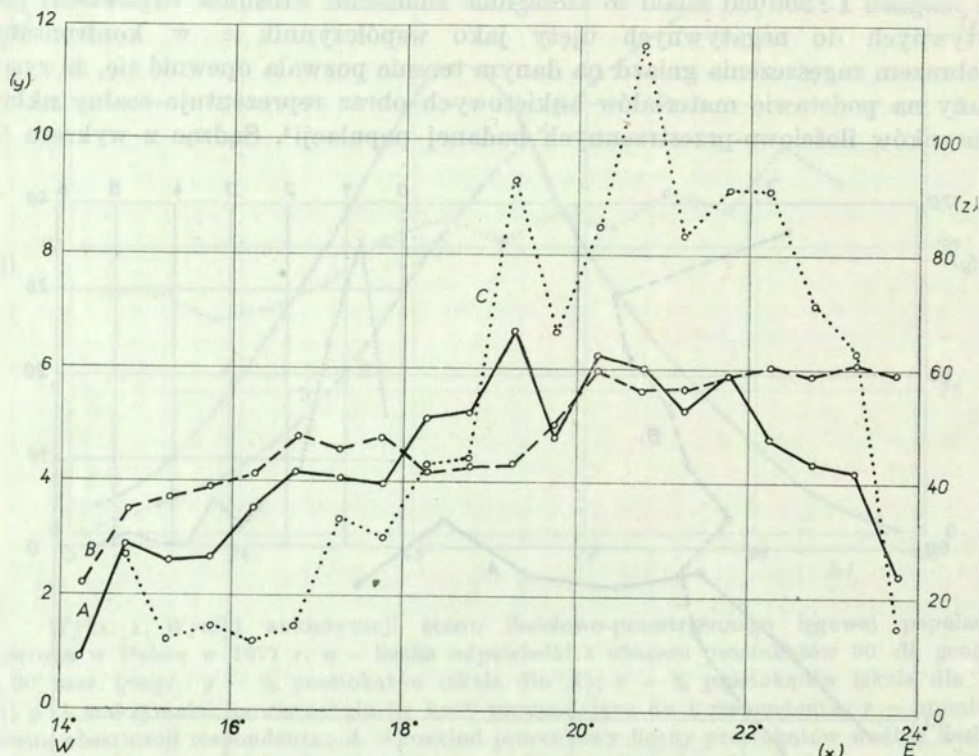
5

$$z = p/n,$$

(1)

gdzie  $p$  – liczba odpowiedzi pozytywnych,  $n$  – liczba odpowiedzi negatywnych.

między ogólną liczbą odpowiedzi z danego prostokąta a współczynnikiem  $z$  zachodzi korelacja jedynie na odcinku niskich wartości obydwu parametrów<sup>6</sup>. Zależność ta będzie zrozumiała, jeśli zważyć, że jako gatunek synantropijny gawron liczniej występuje na terenach o większym zagęszczeniu ludności<sup>7</sup>. Po-

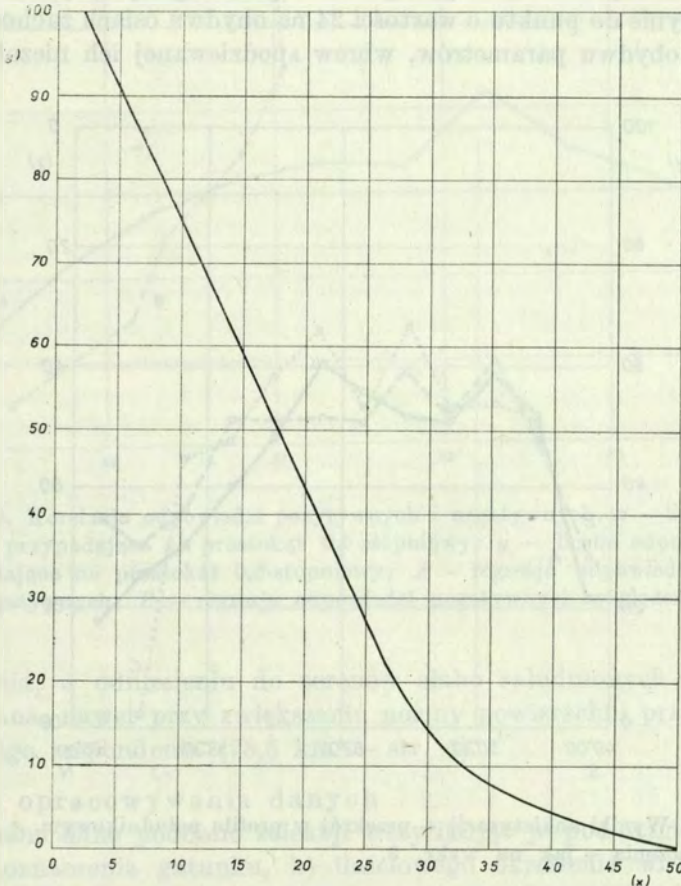


Wykr. 3. Wyniki ankietyzacji – przekrój w profilu równoleżnikowym.  $x$  – dł. geogr.;  $y$  – % otrzymanych odpowiedzi oraz gęstość osadnictwa w Polsce (skala dla  $A$ ,  $C$ );  $z$  – % odpowiedzi pozytywnych (skala dla  $B$ );  $A$  – rozkład ogólnej liczby odpowiedzi;  $B$  – rozkład procentowy otrzymanych odpowiedzi pozytywnych;  $C$  – rozkład procentowy gęstości osadnictwa; ( $n_A = 8482$ ,  $n_B = 4323$ ).

<sup>6</sup> Ogólnie  $r_{xy} = +0,267$  – nie można więc doszukiwać się mającej większe znaczenie zależności między zagęszczeniem gawrona a liczbą odpowiedzi przypadających na prostokąt  $30' \times 30'$ , co niejednokrotnie w dyskusjach nad pracami opartymi na ankietach słyży się jako argument kwestionujący sens ankietyzacji. Nie wchodzi tu oczywiście pod uwagę początkowy odcinek krzywych regresji z wykresu 2, ujawniający synantropijny charakter rozmieszczenia gawrona. Rozkład wartości współczynnika  $z$  (wykr. 2 – krzywa  $C$ ) przybiera kształt podobny do rozkładu zagęszczenia kolonii (porównaj – wykr. 8 – krzywa  $C$ ).

<sup>7</sup> Średnie zagęszczenie ludności w prostokątach obliczono z mapy Polski „Średnia gęstość zaludnienia w powiatach” – Centr. Urząd Geodezji i Kart., Warszawa, 1956, stosując do tego celu własnej konstrukcji integrator fotoelektryczny. Na nomogramie (wykr. 4) odczytywano względne wskaźniki zaludnienia, które w analizie profilowej przeliczono

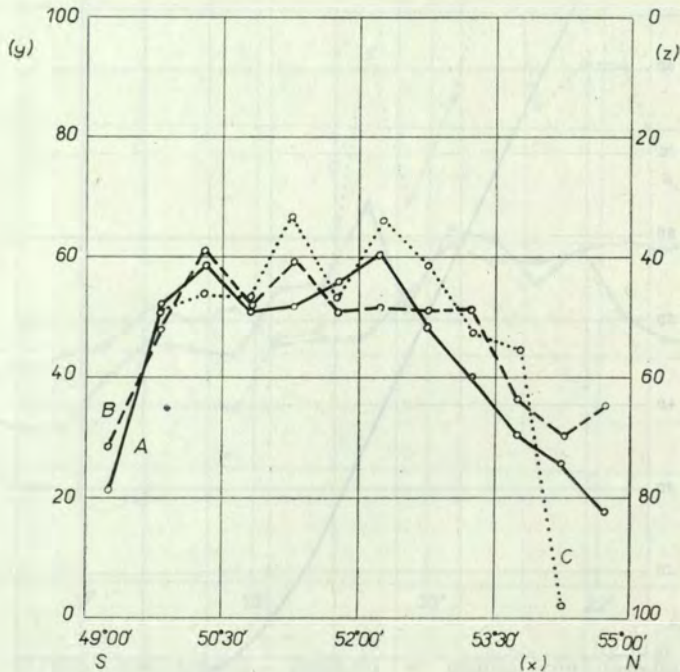
zostałe odcinki krzywych regresji wskazują na niezależność obydwu kategorii odpowiedzi od liczby otrzymanych ankiet. Charakter współzależności liczby odpowiedzi pozytywnych, negatywnych oraz ogólnej liczby odpowiedzi i stopnia zaludnienia w ujęciu analizy profilowej ilustrują wykresy 3 i 5. Niski w za-



Wykr. 4. Nomogram transformacji odczytów z integratora fotoelektrycznego stopnia zaludnienia w obrębie prostokątów 0,5-stopniowych – na podstawie mapy: „Średnia gęstość zaludnienia w powiatach” (mapa Polski 1:500000) Centr. Urząd Geod. Kart., Warszawa, 1956.  $x$  – skala wskazań integratora;  $y$  – stopień zaludnienia badanej powierzchni.

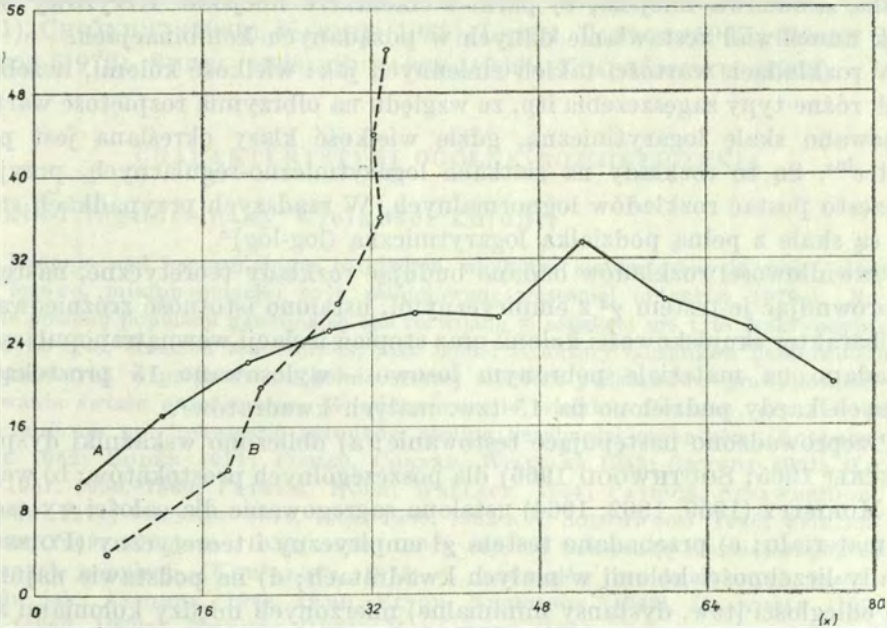
w relacji procentowej. Integrator zestawiony był z galvanometru lusterkowego (typ EAW  $1,2 \times 10^{10}$  A/mm/m), wmontowanej do kamery fotograficznej (lustrzanka) fotokomórki wypełniającej całą powierzchnię klatki  $24 \times 36$  mm, maskownicy mieszczącej precyzyjnie pole prostokąta  $30' \times 30'$ , oświetlacza z kondensorem powierzchni maskownicy zasilanego przez sieciowy stabilizator napięcia i kontrolowanego luksomierzem oraz dwóch potencjometrów połączonych szeregowo (2 k $\Omega$ , 200 k $\Omega$ ) pozwalających zerować cały układ. Pomiarów dokonywano w ciemni, dokładność pomiarów  $\pm 1,5\%$ .

chodnich i północnych regionach kraju stopień zaludnienia (str. 8) bardziej koreluje z ogólną liczbą otrzymanych odpowiedzi, aniżeli z odsetkiem odpowiedzi pozytywnych. Obserwuje się znaczną niezależność odsetka odpowiedzi pozytywnych od ogólnej liczby odpowiedzi. Analizując relacje obydwu kategorii odpowiedzi przedstawionych jako krzywe regresji (wykr. 6), dostrzec można, że jedynie do punktu o wartości 24 na obydwu osiach zachodzi dodatnie skorelowanie obydwu parametrów, wbrew spodziewanej ich niezależności, lub



Wykr. 5. Wyniki ankietyzacji — przekrój w profilu południkowym.  $x$  — szer. geogr.; pozostałe oznaczenia — jak na wykr. 3.

ujemnej nawet korelacji. Fakt ten uznać można za sygnalizujący raczej tę minimalną liczbę odpowiedzi z prostokąta, poniżej której relacja obydwu kategorii odpowiedzi nie może reprezentować faktycznego układu stosunków ilościowo-przestrzennych kolonii gawrona. Przy wysokich poziomach liczby odpowiedzi występuje ujemne skorelowanie odpowiedzi negatywnych wobec pozytywnych. Charakteryzuje to obszary o znacznym zagęszczeniu gawrona et vice versa — na terenach o niskim zagęszczeniu wzrasta liczba odpowiedzi negatywnych przy wręcz nikłym zwiększaniu się liczby odpowiedzi pozytywnych. Reasumując, wartość odpowiedzi negatywnych jako dokumentacji alternatywnej może być brana pod uwagę w odniesieniu do terenu o średnim i wysokim stopniu zaludnienia. Reprezentatywność odpowiedzi pozytywnych, wobec synantropijności



Wykr. 6. Korelacja odpowiedzi pozytywnych i negatywnych.  $x$  – liczba odpowiedzi pozytywnych przypadająca na prostokąt 0,5-stopniowy;  $y$  – liczba odpowiedzi negatywnych przypadająca na prostokąt 0,5-stopniowy;  $A$  – regresja odpowiedzi pozytywnych względem negatywnych;  $B$  – regresja odpowiedzi negatywnych względem pozytywnych.

rozmięszczenia, w odniesieniu do terenów słabo zaludnionych nie może być kwestionowana, nawet przy zwiększeniu normy powierzchni przypadającej na statystycznego respondenta (78,5 km<sup>2</sup> – str. 4).

#### Metodyka opracowywania danych

Otrzymane dane poddano selekcji weryfikując je pod względem: a) prawidłowości oznaczenia gatunku, b) ilościowego określenia wielkości kolonii, c) wymaganej precyzji określenia geograficznej lokalizacji kolonii, jak również w określonym typie środowiska, d) ewentualności dublowania się danych dotyczących tej samej kolonii, e) stopnia stabilizacji (podział na kolonie ustabilizowane i sporadyczne), f) wyodrębnienia dodatkowych informacji dotyczących: mutantów lęgowych (głównie kawka i grzywacz), niszczenia kolonii przez ludzi, noclegowisk, przelotów jesienno-zimowych i wiosennych, szkód w rolnictwie.

Zweryfikowane dane nanoszono na arkusze zbiorcze: a) dotyczące prostokątów 30' dł. × 30' szer. geogr.; b) powiatów, gdzie uwzględniano: liczbę kolonii i ich wielkość, podział na kolonie ustabilizowane i sporadyczne, podział na środowiska: I – zadrzewienia lęgowe; II – agrocenozy z podziałem na: a) osiedla wiejskie, b) zadrzewienia śródpolne, c) zadrzewienia wzdłuż szlaków komunikacyjnych; III – urbicenozy z rozbiem na: a) zwarta zabudowa miejska,

b) luźna zabudowa miejska, c) parki i cmentarze miejskie. Krzyżowy układ rubryk umożliwił zestawianie danych w pożądanym kombinacjach.

W rozkładach wartości takich zmiennych jak: wielkość kolonii, liczebność gniazd, różne typy zagęszczenia itp. ze względu na olbrzymią rozpiętość wartości zastosowano skalę logarytmiczną, gdzie wielkość klasy określana jest przez moduł  $e^{\ln 2}$ . Są to rozkłady na siatkach logarytmiczno-regularnych, przyjmujące często postać rozkładów lognormalnych. W rzadszych przypadkach stosowane są skale z pełną podziałką logarytmiczną (log-log)<sup>8</sup>.

Prawidłowości rozkładów badano budując rozkłady teoretyczne, następnie zaś porównując je testem  $\chi^2$  z empirycznymi, ustalono istotność zróżnicowania.

Charakter skupiskowości kolonii oraz stopień izolacji wewnątrzpopulacyjnej przebadano na materiale pobranym losowo — wylosowano 15 prostokątów, z których każdy podzielono na 15 tzw. małych kwadratów<sup>9</sup>.

Przeprowadzono następujące testowanie: a) obliczono wskaźniki dyspersji (ROKICKI 1965; SOUTHWOOD 1966) dla poszczególnych prostokątów; b) według testu MORISITY (1959, 1962, 1964) ustalono zagregowanie dla całości wylosowanego materiału; c) przebadano testem  $\chi^2$  empiryczny i teoretyczny (POISSONA) rozkłady liczebności kolonii w małych kwadratach; d) na podstawie najmniejszych odległości (tzw. dystansy minimalne) mierzonych między koloniami z dokładnością do 200 m w obrębie wylosowanych kwadratów obliczono ich charakterystyki statystyczne. Stosując metody CLARCKA i EVANSA (1964) obliczono podobne wskaźniki teoretyczne dla modelu rozmieszczenia losowego oraz prawdopodobieństwo przestrzennego występowania kolonii w warunkach badanej populacji (str. 63). Stopień izolacji wewnątrzpopulacyjnej ustalono na mapach 1 : 200 000. Między wszystkimi koloniami w obrębie każdego kwadratu pomierzono odległości według reguły: obszar otaczający daną kolonię dzielono według kierunków róży wiatrów na 8 stref. W każdej z nich określano odległość do najbliższej sąsiedniej kolonii. Średnią z 8 pomiarów oraz dystans minimalny brano jako podstawę do dalszych obliczeń.

Większość zależności i współzależności (przeważnie regresje krzywoliniowe) ujmowano w równania funkcyjne, wykładnicze, logarytmiczne lub paraboliczne, obliczając, gdzie było to konieczne pochodne pierwszego i drugiego rzędu (np. obliczenie progowych wartości wielkości kolonii).

Poza licznymi kompendiami ekologicznymi (vide — spis piśmiennictwa) i statystyczno-matematycznymi w poszczególnych zagadnieniach wykorzystano rozwiązania metodyczne dotyczące badań nad strukturami przestrzennymi po-

<sup>8</sup> Wielkość klasy (przedziału klasowego) na osiach  $x$ ,  $y$  określona jest przez moduł  $\ln 2$  ( $= 0,6931$ ) występujący w wykładniku potęgowym liczby  $e$  ( $= 2,71828$ ), tzn. dowolna wartość danej klasy wzrasta o  $\ln 2$  (w wykładniku liczby  $e$ ) w stosunku do odpowiedniej wartości klasy poprzedniej, co odpowiada ciągowi: 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, itd. Na wykresach przy określaniu krzywych wypunktowane są przez zaznaczenie kółeczkami jedynie środki tych klas (1,5, 3, 6, 12, 24, 48, 96 itd).

<sup>9</sup> Uzyskano w ten sposób 225 tzw. małych kwadratów, średnio o bokach  $11,3 \times 11,2$  km.

dane w pracach takich autorów, jak: CHAJLOV (1969), CHAGGET (1968), CHASTON (1971), CHOJNICKI (1969), KARMIN (1969), LEWIS, TAYLOR (1967), ROSEN (1972), SANTOS (1972), SMITH (1968), SUKAČEV (1966), VLADYŠEVSKIJ (1968).

#### CHARAKTERYSTYKI OGÓLNE ROZMIESZCZENIA

##### Rozkład lognormalny wielkości kolonii

Badania nad lognormalnym rozkładem wielkości zintegrowanych grup (stada, kolonie lęgowe, mikropopulacje) były zainicjowane wcześniej (JÓZEFIK 1970c). Na przykładzie polskiej populacji gawrona są one rozwijane w aspekcie nie tyle deskrypcyjnym, co przyczynowym. Rozkład ten bowiem, jako model struktury stosunków ilościowo-czasowo-przestrzennych w przyrodzie uogólnia szerzej niektóre podstawowe prawidłowości funkcjonowania świata organicznego. W odniesieniu do wielkich obszarów, czy zbiorów charakteryzuje on np. frekwencję gatunków według liczebności osobników (BULLOCK 1971; CASSIE 1962; EDDEN 1971; FISHER, CORBET, WILLIAMS 1943; GRUNDY 1951; MACARTHUR 1957, 1960, 1969; PATRICK, HOLM, WALLACE 1954; PATRICK, STRAWBRIDGE 1963; PESENKO 1974; PRESTON 1948, 1958, 1960, 1962 a,b; SOUTHWOOD 1966; SPILLER 1948; TRAMER 1969; WILLIAMS 1953; 1960, 1964), czy też frekwencję elementarnych cech genetycznych populacji (KURŠAKOVA 1972). Z materiałów przedstawionych przez takich autorów jak: ASCOMBE (1949, 1950), ELTON, NICHOLSON (1942), HAARTMAN (1971), JÓZEFIK (1962, 1970a), KILBURN (1966), MACARTHUR (1972), SVETLOSANOV (1974), TEREŃEV (1958), VESTAL (1949), WILLIAMS (1943), WILLIAMSON (1972) wynika, że po odpowiednim przetransformowaniu danych frekwencji na rozkłady logarytmiczne, również można by uzyskać rozkłady lognormalne.

Wielkość kolonii waha się w olbrzymich granicach (od kilku do blisko 10000 gniazd), stąd konieczność zastosowania dla tego parametru skali logarytmicznej. Narzucony na nią rozkład procentowy wielkości kolonii (wykr. 7 — krzywa *B*) jest typowym rozkładem lognormalnym<sup>10</sup>. Także rozkład oparty na materiałach z ankiety przeprowadzonej w 1963 roku (wykr. 7 — krzywa *A*) przybiera podobny zarys, aczkolwiek przesunięty jest w stronę niższych wartości.

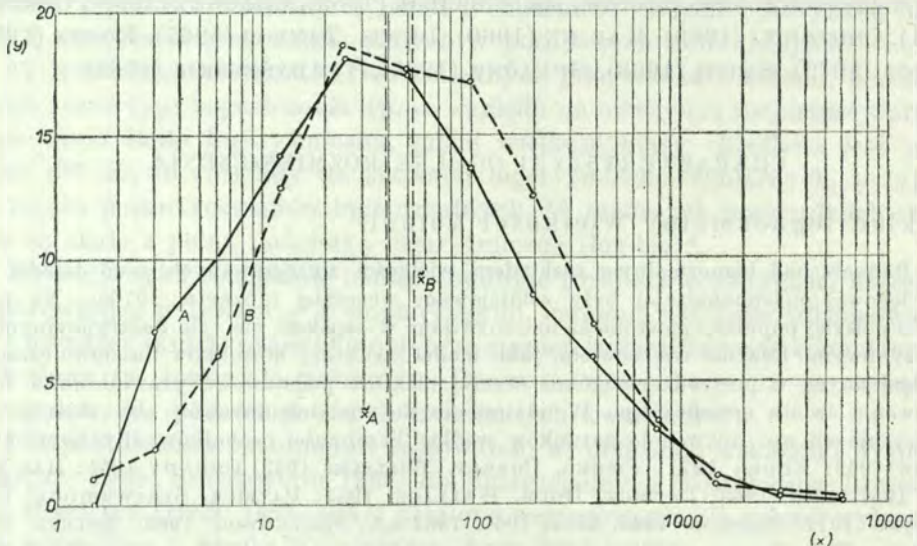
<sup>10</sup> Jeśli na osi rzędnych ( $x$ ) zastosować zamiast klas logarytmicznych tzw. oktawy, tj. klasy w kolejności podwajające przedział klasowy oraz ponumerować je na lewo i na prawo od klasy modalnej, co czynią np. PRESTON (1948, 1962a) i PESENKO (1974), to równanie rozkładu przybiera postać

$$y = y_0 e^{-(aR)^2}, \quad (2)$$

gdzie  $y$  — liczba kolonii lęgowych przypadających na dany  $R$ -ty przedział klasowy;  $R$  — numer przedziału klasowego na lewo lub na prawo od klasy modalnej  $y_0$ ;  $y_0$  — liczba kolonii w klasie modalnej;  $a$  — parametr rozkładu o wartości stałej, obliczany na podstawie odchylenia standardowego  $\sigma_x$ , gdzie

$$a = \frac{1}{2} \sigma_x^2. \quad (3)$$

Równanie gęstości rozkładu oraz wyznaczanie jej maksimum podano na str. 42.



Wykr. 7. Lognormalne rozkłady procentowe wielkości kolonii łęgowych gawrona.  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – % kolonii przypadających na daną klasę;  $A$  – według ankiety z 1963 r.;  $B$  – z 1971 r.;  $\tilde{x}_A$ ,  $\tilde{x}_B$  – średnie geometryczne krzywych rozkładów ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

Rozkład zmiennej  $x$  transformowany nielogarytmicznie (wykr. 8) charakteryzuje się skrajną asymetrią, średnia arytmetyczna  $\bar{x}$  ( $= 136$ , tab. 1) traci znaczenie jako zmienna losowa do oszacowania wartości przeciętnej. Lepszą charakterystyką jest tu średnia geometryczna  $\tilde{x} = 50,5$  – tab. 2) szacująca po przekształceniu logarytmicznym wartość oczekiwaną rozkładu (vide – str. 15).

Wypadkowa rozkładów z lat 1963 oraz 1971 przybiera postać hiperboli o równaniu

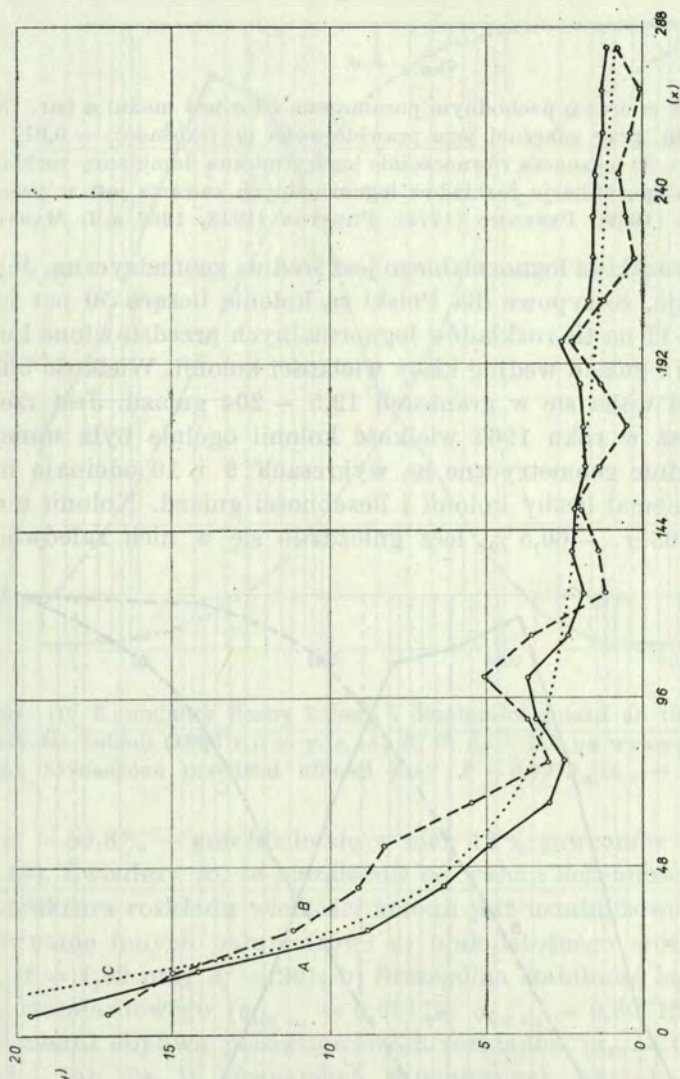
$$y = \frac{285}{x} \quad (4)$$

(porównaj – wykres 8).

Prawidłowość rozkładu lognormalnego wielkości kolonii przebadano porównując testem  $\chi^2$  rozkład teoretyczny z empirycznym<sup>11</sup>. Uzyskana dowodność braku istotnego różnicowania – a więc stabilność struktury, pozwala wykorzystywać go do ustalenia wielkości progowej kolonii (str. 42) oraz ogólnej liczebności populacji (str. 26). Oprócz tego, ten typ rozkładu jest dogodnym instrumentem do przeprowadzenia porównań eko-demograficznych, wykrywania

<sup>11</sup> Porównanie procentowych rozkładów wielkości kolonii ustabilizowanych empirycznego oraz teoretycznego dają  $\chi^2 = 0,71$  ( $df = 10$ ), na poziomie  $P = 0,01$  nie wykazują więc istotnego różnicowania. W szczególności rozkłady empiryczne oparte na materiałach z lat 1963 i 1971 porównane z rozkładem lognormalnym dają odpowiednio:  $\chi^2 = 2,82$  ( $df = 9$ ) oraz  $\chi^2 = 0,96$  ( $df = 10$ ). Inne rozkłady np. charakterystyczne dla zadrzewień łęgowych, agrocenoz oraz urbicenoz, również badane testem  $\chi^2$  są typowo lognormalne.





Wykr. 8. Rozkłady procentowe wielkości kolonii.  $x$ ,  $y$ ,  $A$ ,  $B$  — jak na wykresie 7;  
 $C$  — wypadkowa krzywych  $A$ ,  $B$  o równaniu hiperbolicznym:  $y = 285/x$  ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

zmian biologii i trendów tych zmian — ma więc szerokie zastosowanie praktyczne w kontrolowaniu liczebności populacji, podejmowaniu wszelkiego typu przedsięwzięć eko-inżynierskich itd. (str. 88).

#### Wielkość przeciętna kolonii — parametry rozkładu

Estymacja parametrów rozkładu lognormalnego ( $\mu$ ,  $\sigma$ ), w przypadku rozpatrywanego materiału jest zbędna, gdyż obejmuje on badaną populację totalnie. Przy poziomie ufności 0,99, aby osiągnąć półprzedział ufności dla  $\log x$  mniejszy od jednej pary legowej, wielkość materiału powinna by obejmować 1357 kolonii legowych. Faktycznie obejmuje zaś 5867 kolonii (patrz też — str. 5). Przyjąć więc można, że przy wspomnianym poziomie ufności

$$\log \tilde{x} = \mu, \quad (5)$$

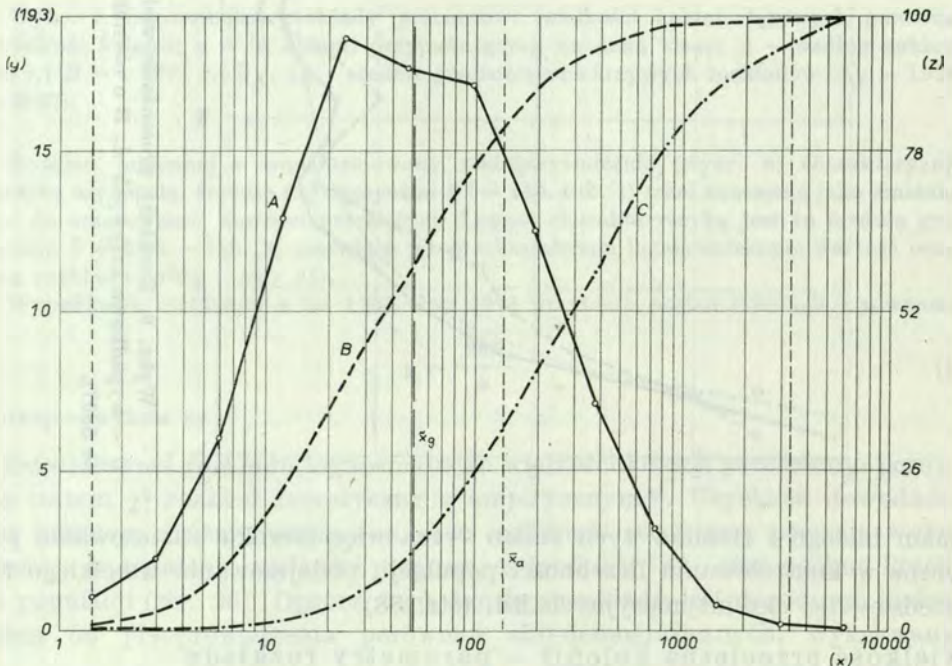
zaś

$$\sigma_{\log x} = \sigma.$$

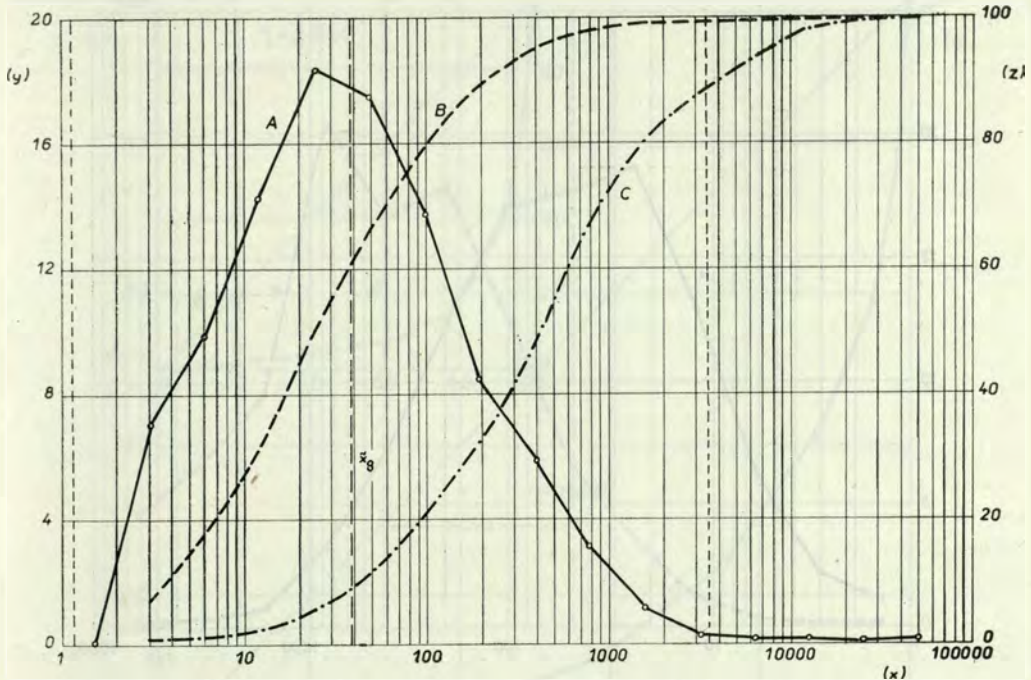
(6)

Prócz parametrów  $m$  oraz  $\sigma$  pochodnym parametrem od  $\sigma$  jest moduł  $a$  (str. 13). W rozkładzie lognormalnym, przy znacznej jego prawidłowości ( $g'$  (skośność) = 0,011 – tab. 2) średnia geometryczna ( $\tilde{x}$ ) wyznacza równocześnie logarytmiczną dominantę rozkładu ( $D_{\log}$ ). Bardziej szczegółowa specyfikacja rozkładów lognormalnych zawarta jest w pracach: FIRKOWICZ (1970), FISZ (1969), PESENKO (1974), PRESTON (1948, 1962 a,b) MARTIN (1972).

Średnia ( $\tilde{x}$ ) z rozkładu lognormalnego jest średnią geometryczną. Jej wartość (tabela 2) wskazuje, że typowe dla Polski są kolonie liczące 50 par łęgowych. Na wykresach 10, 11 na tle rozkładów lognormalnych przedstawiono kumulanty liczebności kolonii i gniazd według klasy wielkości kolonii. Wielkość blisko 70 % wszystkich kolonii waha się w granicach 12,5 – 204 gniazd. Jest rzeczą znaną, że chociaż w roku 1963 wielkość kolonii ogólnie była mniejsza, niż w roku 1971, średnie geometryczne na wykresach 9 i 10 odcinają na kumulantach te same niemal liczby kolonii i liczebności gniazd. Kolonii mniejszych od  $\tilde{x}$  było: w 1963 r. – 60,5 %, lecz gnieździło się w nich zaledwie 9,5 %;



Wykr. 9. Kumulanty liczby kolonii i liczebności gniazd (par łęgowych) w nich stwierdzonych na tle lognormalnego rozkładu wielkości kolonii (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – % kolonii przypadających dla danej klasy (skala dla A);  $z$  – % gniazd i kolonii (skala dla B, C); A – rozkład lognormalny wielkości kolonii; B – kumulanta liczebności kolonii; C – kumulanta liczebności gniazd;  $\bar{x}_a$  – średnia arytmetyczna;  $\tilde{x}_g$  – średnia geometryczna; pionową linią przerywaną zaznaczono przedział ufności przy  $P = 0,9973$  ( $n_A = 5867$ ,  $n_C = 761084$ ).

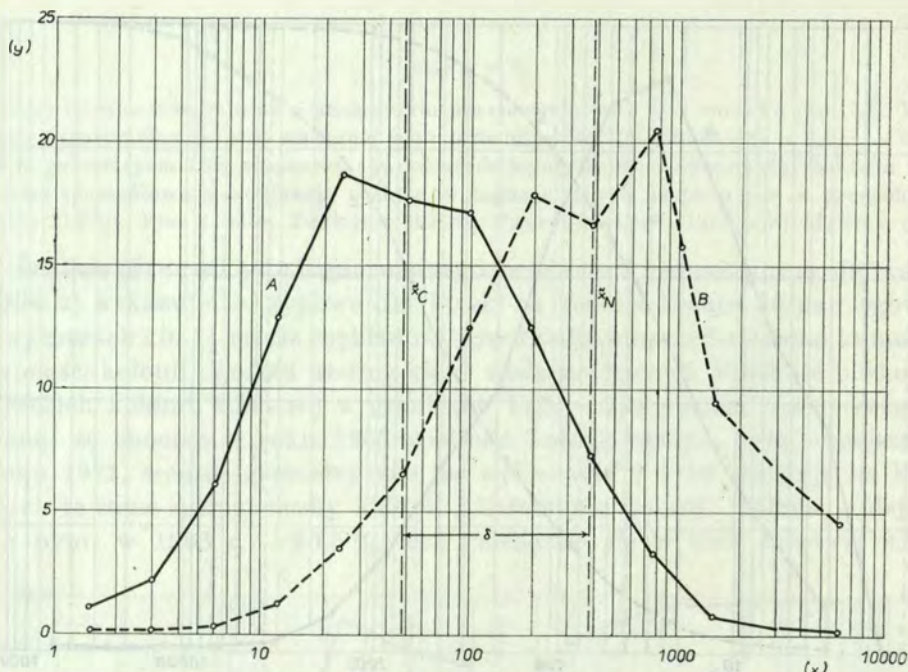


Wykr. 10. Kumulanty liczby kolonii i liczebności gniazd na tle lognormalnego rozkładu wielkości kolonii (1963 r.).  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $\bar{x}_g$  – jak na wykresie 9; pionową linią przerywaną zaznaczono przedział ufności przy  $P = 0,9973$  ( $n_A = 1823$ ,  $n_C = 300518$ ).

w 1971 r. – 59,6% – gnieździło się w nich 12% gawronów (porównaj – wykresy 9, 10). Świadczy to, że niezależnie od wahań liczebności w cyklach kilkuletnich struktura rozkładu wielkości kolonii jest ustabilizowana. Potwierdza to też porównanie innych parametrów: a) brak istotnego zróżnicowania między  $\tilde{x}_{63}$  a  $\tilde{x}_{71}$  ( $t = 1,92$  przy  $df = 20$ ); b) Szczególna stabilność logarytmicznego odchylenia standardowego ( $\sigma_{\log x_{63}} = 0,65175$ ,  $\sigma_{\log x_{71}} = 0,60713$ ); c) prawie niezmienny moduł obydwu porównywanych rozkładów ( $a_{63} = 0,33$ ,  $a_{71} = 0,35$  – porównaj – tab. 2). W równaniach kanonicznych, charakteryzujących różne parametry wielogatunkowych układów zoogeograficznych moduł  $a$  oscyluje wokół wartości 0,2 i według PRESTONA (1948, 1962a) ma tendencję do zdecydowanej stabilności. W przypadku układów wewnątrzpopulacyjnych (wewnątrzgatunkowych), sądząc z przykładu gawrona, zachodzi analogiczne zjawisko –  $a$  oscyluje wokół wartości 0,35 i może uchodzić za stałą cechę danej populacji.

Współzależność i proporcje ilościowe liczebności populacji lęgowej według klas wielkości kolonii wydają się być również dość ustabilizowane. Wynika to z relacji parametrów zestawionych na wykresach 11, 14<sup>12</sup>. Charakteryzują one

<sup>12</sup> Charakter tego współzależnienia jest określony przez moduł  $a$  równania rozkładu lognormalnego (porównaj – str. 13) oraz przez dystans intermodalny  $\delta$ . Nie znając roz-



Wykr. 11. Rozkłady liczby kolonii oraz liczebności populacji lęgowej według klas wielkości kolonii (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – % liczby kolonii oraz % liczby gniazd;  $A$  – kolonie;  $B$  – gniazda;  $\tilde{x}_C$  – średnia geometryczna rozkładu liczby kolonii;  $\tilde{x}_N$  – liczby gniazd;  $\delta$  – dystans intermodalny ( $\log \delta = \log \tilde{x}_N - \log \tilde{x}_C$ ); ( $n_A = 5867$ ,  $n_B = 761084$ ).

kładu liczebności populacji według klas wielkości kolonii dystans intermodalny  $\delta$ , jak również rozkład ten można obliczyć: a) Rozkład liczby par lęgowych według równania (PRESTON, 1962a)

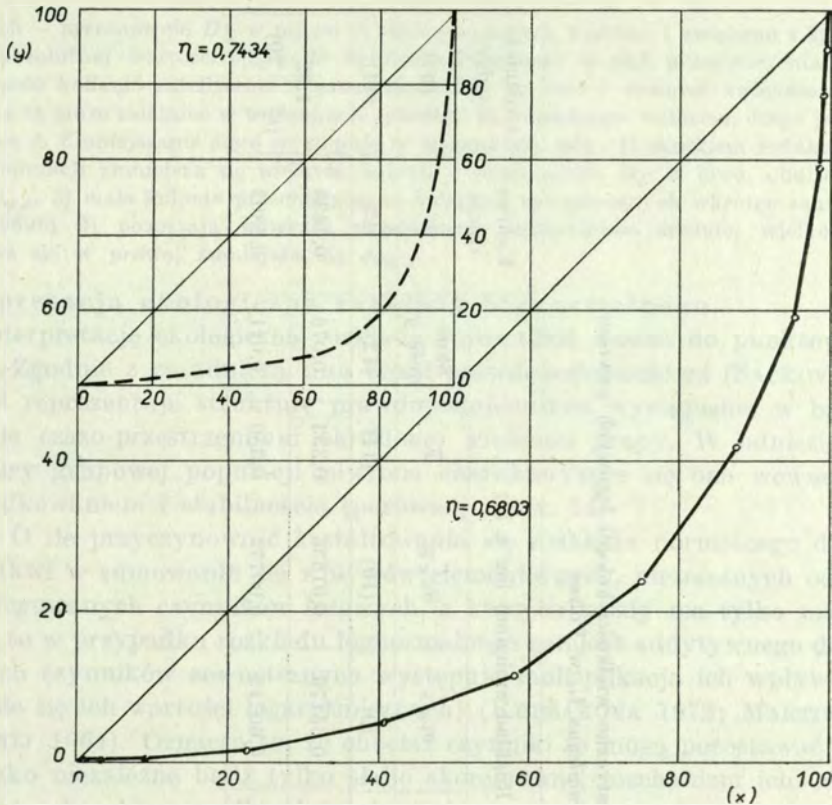
$$n = (n_0 y_0) [2^R e^{-(aR)^2}], \quad (7)$$

gdzie  $n$  – liczba par lęgowych w danej klasie;  $n_0$  – liczba par w klasie modalnej rozkładu;  $y_0$  – liczba kolonii w klasie modalnej;  $R$  – numer przedziału klasowego na prawo lub lewo od klasy modalnej  $y_0$ ;  $e$  – zasada logarytmów naturalnych ( $= 2,71828$ );  $a$  – moduł równania rozkładu wielkości kolonii (str. 13). Średnia geometryczna tego rozkładu ( $\tilde{x}_N$ ) wyznacza zarazem jego logarytmiczną dominantę ( $D_N$ ), logarytmiczne odchylenie standardowe ( $\sigma_{\log x_N}$ ) równe jest wartości  $\sigma_{\log x_C}$ , tj. obydwa rozkłady charakteryzuje identyczna wartość logarytmiczna  $\sigma_x$ . b) Dystans intermodalny w sposób następujący: logarytmiczna dominanta rozkładu liczebności par lęgowych ( $D_N$ ) jest odległa od logarytmicznej dominanty rozkładu wielkości kolonii (albo rozkładu liczby kolonii według klas ich wielkości) ( $D_C$ ) o stałą odległość  $\delta$  (dystans intermodalny), obliczaną liczbą klas według równania

$$\delta = \frac{\ln 2}{2a^2} = \sigma_{\log x_C}^2 \ln 2. \quad (8)$$

W przypadku wykresu 11:  $\delta = 2,83$  przedziałów klasowych ( $\log \delta = 0,85191$ )  $\log D_C = 1,70329$ , stąd

$$\log D_N = \log \delta + \log D_C. \quad (9)$$



Wykr. 12. Krzywe koncentracji populacji łęgowej gawrona w Polsce (1971 r.).  $x$  – % liczby kolonii;  $y$  – % liczby gniazd; na małym wykresie przedstawiono koncentrację w 1963 r. ( $\eta_{71} = 0,6803$ ,  $\eta_{63} = 7434$ ).

stopień zagregowania gatunku w okresie łęgowym, a także dają pośrednią ocenę jego sytuacji eko-demograficznej.

Stabilność  $a$  i  $\delta$  w ujęciu globalnym może być rozpatrywana jako stała cecha gatunkowa. Tym niemniej, w zależności od ekologicznej gradacji środowiska wartość tych współczynników oscyluje. Kolonie sporadyczne charakteryzuje  $a = 0,438$ , podczas gdy ustabilizowane cechuje niższa wartość  $a$  ( $= 0,351$ ). Zróżnicowany jest również współczynnik  $a$  dla kolonii w zadrzewieniach łęgowych ( $a = 0,324$ ), agrocenozach ( $a = 0,365$ ) oraz w urbicenozach ( $a = 0,379$ ). Gradacja nacisku antropogennego w wymienionych środowiskach jest dodatnio skorelowana z wartością  $a$  i ujemnie z  $\delta$  (dystans intermodalny – vide – str. 18). Znając współzależność  $a$ ,  $\sigma_{\log x}$ ,  $D_C$ ,  $D_N$ ,  $\delta$ , mechanizm zmian wartości modułu  $a$  przedstawić można następująco: a) Liczebność populacji wzrastając, koncentruje się w dużych

Znając  $\log \delta$  oraz  $\log D_C$  można obliczyć  $D_N$  ( $= 359$  par łęgowych).

Na wykresie 14 przedstawiono rozkłady empiryczne (krzywa A) oraz teoretyczny (krzywa B) wielkości kolonii. Ponieważ obydwie mają wspólną średnią,  $\tilde{x}_C = D_C$ , również dominanta jest dla nich wspólna.

Tabela 2. Charakterystyki statystyczne wielkości kolonii lęgowych gawrona  
*Corvus frugilegus* L. w Polsce

Materiały według an- kiety z roku:	Liczba kolonii $N$	Rozkład zmien- nej $x$ (3)			Rozkład zmiennej $\log x$ (7)					Koncen- tracja $\eta$	$t$ różnicy między $\tilde{x}$ 1963 $\tilde{x}$ 1971
		$\bar{x}$	$\tilde{x}$	$\sigma_x$	$\log \tilde{x}$	$\sigma_{\log x}$	$S_{\log \tilde{x}}$	$\tilde{x}$	Skoś- ność $g'$		
(1)	(2)	(4)	(5)	(6)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
1963	1822	—	37,7	—	1,57634	0,65176	0,01536	0,333	0,078	0,7434	1,92
1971	5867	136	50,5	226	1,70329	0,60713	0,00775	0,350	0,011	0,6803	( $df = 20$ )

koloniach – przesunięcie  $D_N$  w prawo w stronę wyższych wartości i związane z tym zwiększenie absolutnej wartości  $\sigma_{\log x}$ ; b) Skutkiem znacznego w nich przegęszczenia powstają liczne małe kolonie satelitarne – przesunięcie  $D_C$  w lewo i również zwiększenie  $\sigma_{\log x}$ . Sytuacja ta może zaistnieć w warunkach optimum ekologicznego, odbiciem czego jest zwiększenie się  $\delta$ . Zmniejszanie się  $\delta$  występuje w warunkach, gdy: 1) skutkiem redukcji liczebności populacji zmniejsza się wielkość kolonii – przesunięcie  $D_N$  w lewo, obniżenie wartości  $\sigma_{\log x}$ , 2) małe kolonie przechodząc do kategorii sporadycznych wkrótce zanikają (Józefik 1969b) 3) pozostają wówczas stosunkowo najliczniejsze średniej wielkości –  $D_C$  przesuwają się w prawo, zmniejsza się  $\sigma_{\log x}$ .

### Interpretacja ekologiczna rozkładu lognormalnego

Interpretację ekologiczną rozkładu sprowadzić można do punktów:

1) Zgodnie z zasadniczą tezą teorii prawdopodobieństwa (SAČKOV 1969), rozkład reprezentuje strukturę prawdopodobieństwa wystąpienia w badanym układzie czaso-przestrzennym określonej wielkości grupy. W odniesieniu do struktury grupowej populacji gawrona charakteryzuje się ona wewnętrznym uporządkowaniem i stabilnością (porównaj – str. 14).

2) O ile przyczynowość kształtowania się rozkładu normalnego dowolnej cechy tkwi w sumowaniu się wpływów elementarnych, niezależnych od siebie, niezagregowanych czynników losowych, z których każdy ma tylko małe znaczenie, to w przypadku rozkładu lognormalnego zamiast addytywnego działania losowych czynników zewnętrznych występuje multiplikacja ich wpływów (sumowanie się ich wartości logarytmicznych) (KURŠAKOVA 1972; MARTIN 1972; ROKICKI 1964). Oznacza to, że chociaż czynniki te mogą pozostawać między sobą jako niezależne bądź tylko słabo skorelowane, mechanizm ich oddziaływania ma charakter współzależniający się na zasadzie multiplikacji – ogólny iloczyn tej multiplikacji (vide – MARTIN 1972) w danym punkcie krzywej lognormalnej jest proporcjonalny do przyrostów jej gęstości, stąd rozkład lognormalny określany też jest jako „rozkład o działaniu proporcjonalnym”.

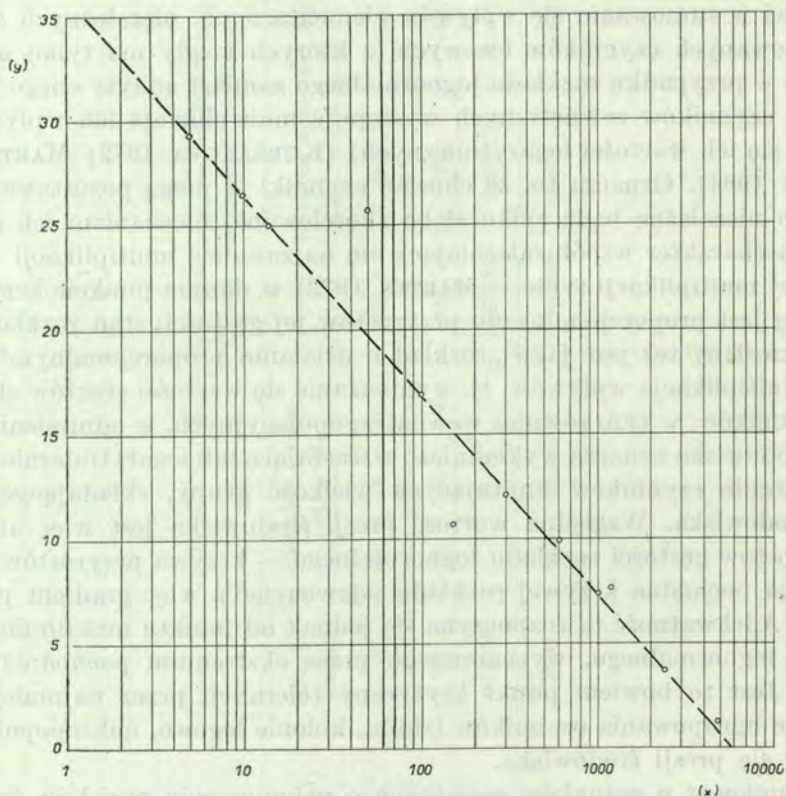
3) Multiplikacja wpływów, tj. wymnażanie się wartości efektów elementarnych czynników, w tym również wewnątrzpopulacyjnych, w odniesieniu do gradientu środowiska oznacza wykładniczo wzrastające lub logarytmicznie malejące oddziaływanie czynników limitujących wielkość grupy, składających się na presję środowiska. Względna wartość presji środowiska jest więc adekwatna do przyrostów gęstości rozkładu lognormalnego – krzywa przyrostów gęstości, tj. funkcja pochodna krzywej rozkładu odzwierciedla więc gradient presji środowiska. Adekwatność ta rozpoczyna się jednak od punktu maksimum gęstości rozkładu lognormalnego, wyznaczanego przez ekstremum pochodnej krzywej gęstości. Jest to bowiem punkt krytyczny tolerancji przez najmniejsze, zintegrowane ugrupowania osobników (stada, kolonie lęgowe, mikropopulacje) potęgającej się presji środowiska.

4) Ponieważ u gatunków socjalnych o pokonywaniu nacisków środowiska decyduje w znacznej mierze, zależny od wielkości grupy efekt stadny (AINLEY 1972; BLOCH 1970; BROWN 1967; CHAUVIN 1961; CROOK 1961; JACOBI 1967; JÓZEFIK 1969c; PATTERSON 1965; ROŠEVSKI 1974; SCOTT 1964; WYNNE-

EDWARDS 1962), punkt maksimum gęstości krzywej lognormalnej wyznacza wartość progową wielkości grupy (vide — str. 40).

5) Rozkład lognormalny wielkości grupy charakteryzuje więc gatunki wyłącznie socjalne, wykazujące ze względu na wzrastające wraz z wielkością grupy efekt stadny tendencje do koncentracji w ugrupowania na tyle duże, na ile pozwala tylko na to pojemność środowiska. Wynika to z faktu, że ze wzrostem pojemności zwiększa się liczebność grupy (JÓZEFIK 1970a; NAUMOV 1955), wzrasta efekt stadny a przez to zmniejsza się presja środowiska. Stąd bardziej ekologicznie atrakcyjne i w pierwszej kolejności zajmowane są środowiska najbardziej pojemne i leżące w najbliższym sąsiedztwie innych już zajętych, stąd też krzywa przyrostów gęstości rozkładu lognormalnego jest pewnym odbiciem rozkładu środowisk pod względem ich pojemności.

W oparciu o wspomnianą właściwość dążności populacji w niejednorodnym środowisku do integracji przestrzennej (wypełnienie w obrębie arealu wszystkich charakterystycznych dla gatunku biotopów) dokonać można przybliżonej oceny jego pojemności ekolo-



Wykr. 13. Pośrednia ocena pojemności ekologicznej środowiska gawrona według gradacji zagęszczenia (liczby gniazd w 225 kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km wylosowanych z ogólnej liczby 2325 kwadratów).  $x$  — liczba gniazd w kwadracie;  $y$  — % liczby kwadratów; równanie krzywej zagęszczenia:  $y = 36,1 - 9,6 \log x$ .



gicznej. Ocena ta, w odniesieniu do określonych powierzchni, zawierających mozaikę różnych biotopów, w tym również nie specyficznych dla gawrona, opierać się będzie na wskaźniku zagęszczenia. Zagęszczenie par lęgowych na jednostkę powierzchni będzie więc wskaźnikiem faktycznej jej pojemności. Rozkład zagęszczeń (wykr. 13) koreluje wówczas z prawą stroną rozkładu lognormalnego (rozkład z wykresu 13 oparty jest na wskaźniku powierzchniowym liczby gniazd przypadających na powierzchnię kwadratu  $11,2 \times 11,3$  km – do analizy wzięto 225 wylosowanych kwadratów). Równanie krzywej zagęszczeń przybiera postać

$$y = 36,1 - 9,6 \log x, \quad (10)$$

gdzie  $y$  – % analizowanych kwadratów;  $x$  – liczba gniazd w obrębie kwadratu.

Ogólnie rzecz biorąc, tzn. przyjmując powierzchnie określonych biotopów z jakiegokolwiek obszaru za względny wskaźnik pojemności ekologicznej, charakterystycznej dla danego gatunku, można otrzymać analogiczny, jak na wykresie 13, rozkład wielkości tych powierzchni. Tak np. rozkład powierzchni środowisk wodno-błotnych (JÓZEFIK 1970a), lub wykreślony na podstawie materiałów MAJDANOWSKIEGO (1953) i RICHLINGOWEJ (1952), lecz nie zamieszczany tu rozkład powierzchni jezior Polski, są nadzwyczaj podobne do przedstawionego na wykresie 13. Abstrahując od wpływu czynników wewnątrzpopulacyjnych, wynika stąd wniosek: prawa strona rozkładu lognormalnego jest kształtowana przez specyficzny w przyrodzie rozkład wielkości powierzchni danego środowiska, gdzie frekwencja powierzchni coraz mniejszych zwiększa się wykładniczo. Oznacza to, że największe obszary zajmują środowiska mało pojemne, zaś najwartościowsze i najbardziej pojemne stanowią nikłą część arealu lęgowego. Powierzchnie najmniejsze, lecz o najwyższej frekwencji, ze względu na niską pojemność, nie mieszczą już wielkości progowej kolonii, są przez gatunek zajmowane sporadycznie, bądź nie wykorzystywane. Sytuacja ta odpowiada lewej części krzywej rozkładu lognormalnego.

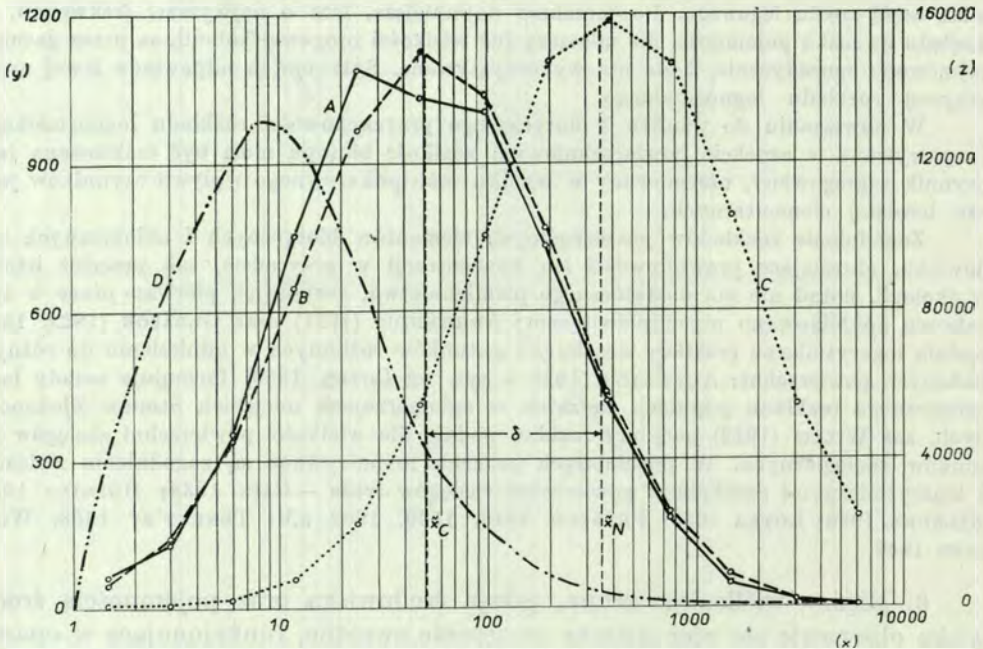
W nawiązaniu do punktu 2 dotyczącego przyczynowości rozkładu lognormalnego, rozpatrywana w aspekcie powierzchniowym wielkość biotopu musi być traktowana jako czynnik zagregowany, uformowany w wyniku multiplikatywnego wpływu czynników jeszcze bardziej elementarnych.

Zagadnienie rozkładów poszczególnych elementów biotycznych i abiotycznych środowiska, określające prawidłowości ich koncentracji w przyrodzie, tak przecież istotne w ekologii, dotąd nie ma dostatecznego piśmiennictwa, aczkolwiek pierwsze prace w tym zakresie opublikowano przed półwieczem: ARRHENIUS (1921) oraz GLEASON (1922, 1925) podają logarytmiczne rozkłady liczebności gatunków roślinnych w odniesieniu do różnych badanych powierzchni; AUERBACH (1923 – cyt. wg LOTKA 1956) formułuje zasady logarytmicznego rozkładu populacji ludzkich w aglomeracjach miejskich Stanów Zjednoczonych, zaś WILLIS (1922) podobny rozkład podaje dla wielkości powierzchni zasięgów gatunków zoologicznych. W późniejszych pracach rozpatrywane są zagadnienia związane z logarytmicznymi rozkładami powierzchni zasięgów (vide – CAIN 1938; HOPKINS 1955; KILBURN 1966; LOTKA 1956; PRESTON 1948, 1960, 1962 a,b; TERENT'EV 1958; WILLIAMS 1943).

6) Między wielkością grupy, presją środowiska oraz pojemnością środowiska obserwuje się więc ujemne sprzężenie zwrotne, funkcjonujące w oparciu o współzależnienia wewnątrzpopulacyjne. Skorelowana dodatnio z pojemnością wielkość grupy wpływa na działanie efektu stadnego, co wpływa na ustalanie się poziomu presji środowiska. W przypadku zmniejszania się tej presji populacja uzyskuje większe możliwości opanowania oraz wykorzystania trudniej dostępnych zasobów pokarmowych (kooperacja), aż do granic ekologicznej wydolności środowiska. W uzależnieniu od czynników zewnętrznych sterujących którym-

kolwiek z elementów sprzężenia, kształtują się w istotnej mierze wartości pozostałych.

7) Skoro krzywa przyrostów gęstości rozkładu lognormalnego odzwierciedla sprzężone układy wielkości grupy, oporu środowiska i jego pojemności i skoro pessimum ekologicznemu odpowiada lewa część krzywej rozkładu a atrakcyjność ekologiczna wzrasta w stronę jej części prawej (optimum), spodziewać się należy, że wzdłuż tego gradientu rozkładają się też fenotypowe cechy populacji uporządkowane przez konkurencję wewnątrzgatunkową pod kątem ich walorów doboru naturalnego. Istotnie, frekwencja wielu elementarnych cech fenotypowych licznych populacji rozkłada się według krzywej lognormalnej (KURŠAKOVA 1972; WILLIAMSON 1972), zaś cechy złożone według rozkładu normalnego (EVENS 1969; FORD 1967; WRIGHT 1968). Uznać więc można, że presja selektywna konkurencji jest proporcjonalna do wartości logarytmicznej wielkości grupy i odwrotnie proporcjonalna do przyrostów gęstości lognormalnego rozkładu tego parametru (porównaj – str. 86). Nie trzeba też dodawać, że jednym z czynników zagregowanych i uwarunkowujących rozkład lognormalny jest fenotypowa zmienność populacji.



Wykr. 14. Teoretyczny i empiryczny, rozkłady normalne wielkości kolonii oraz liczebności populacji łęgowej (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – liczba kolonii łęgowych;  $z$  – liczba gniazd (par łęgowych);  $A$  – rozkład empiryczny wielkości kolonii;  $B$  – teoretyczny;  $C$  – rozkład teoretyczny liczby par łęgowych;  $D$  – rozkład gęstości punktowej krzywej  $A$ ;  $\tilde{x}_C$  – średnia rozkładów  $A$ ,  $B$ ;  $\tilde{x}_N$  – średnia rozkładu  $C$ ;  $\delta$  – dystans intermodalny ( $\log \delta = 0,8518$ ); ( $n_A = 5867$ ,  $n_B = 5806$ ,  $n_C = 836275$ );  $\chi^2$  różnicy rozkładów  $A$ ,  $B = 0,96$  przy  $df = 10$ .

8) Na podstawie rozkładu lognormalnego można zbudować rozkład liczebności populacji według klas wielkości grupy (PRESTON 1962a). Rozkład ten (wykr. 14 — krzywa *C*) na tle krzywej przyrostów gęstości (krzywa *D*) daje wyobrażenie, jak rozkłada się wzdłuż gradientu pessimum — optimum potencjał populacji. Na pessimum przypada nikły odsetek populacji, podczas gdy terytorialnie pessimum to obejmuje duże obszary areалу i znaczną liczbę kolonii (krzywa *A*).

Reasumując, jednym z najbardziej uniwersalnych i uogólniających probabilistycznych modeli populacji gatunków socjalnych jest rozkład lognormalny wielkości zintegrowanych grup, w postaci których populacja zasiedla określony areal. Rozkład ten oraz jego parametry pochodne (vide — str. 13, 18) dają pogląd nie tylko na strukturę przestrzenną populacji, jej organizację socjalną, wielkości progowe (str. 27), funkcjonowanie mechanizmów samoregulujących (str. 81–83) w uzależnieniu od sprzężeń czynników wewnątrzpopulacyjnych i środowiskowych, lecz rozkład ten w ujęciu dynamicznym (analiza rozkładów z różnych lat) pozwala również orientować się w dynamice liczebności, w trendach zmian biologii i sytuacji biologicznej gatunku oraz prognozować jego losy ewolucyjne. Niektóre z tych zagadnień szerzej są rozwijane w następnych rozdziałach.

W szerszej interpretacji istota kształtowania się rozkładu lognormalnego, sądząc z przytoczonego materiału, z prac cytowanych na str. 13 oraz nie opublikowanych jeszcze własnych danych, dotyczących licznych innych socjalnych gatunków, polega na kształtowaniu się pewnego krytycznego (progowego) poziomu liczebności grupy, populacji, czy gatunku. Wszędzie tam, gdzie egzystencja zintegrowanych jednostek ponadosobniczych zależy od określonego krytycznego poziomu koakcji kooperacyjnej, a więc pewnego minimum liczebności współdziałającej grupy, gdzie czynniki wewnątrzgrupowe w sprężeniu z zewnętrznymi limitują liczebność i rozmieszczenie, i gdzie ograniczanie to w odniesieniu do dużych obszarów postępuje w funkcji wykładniczej, wszędzie tam formuje się lognormalny rozkład nie tylko wielkości grup, lecz także ich zagęszczenia (porównaj — wykres 26, krzywa *B*), oscylacji liczebności w cyklu wieloletnim (na podstawie materiałów z prac ELTONA, NICHOLSONA (1942) i HAARTMANA (1971), cech fenotypowych (str. 13). Odnośnie do gatunków terytorialnych należy przypuszczać, że rozkład zagęszczeń przybiera kształt krzywej lognormalnej.

### Koncentracja liczebności

Kumulanty liczebności kolonii lęgowych i gniazd (wykresy 9, 10) wskazują na wysoki stopień koncentracji gawrona w Polsce, a zarazem świadczą o istnieniu znacznej liczby kolonii drobnych, rozproszonych na obszarach prawdopodobnie ekologicznie ekstremalnych. Blisko 50 % stanowiły w 1963 roku kolonie nie większe, niż licząco do 24 gniazd; w roku 1971 — do 35 gniazd. Kolonie nie przekraczające wielkości 64 gniazd w 1963 roku stanowiły 75 %, w 1971 — 75 % to kolonie liczące do 96 gniazd. Załedwie 10 % ogółu kolonii w obydwu porównywanych latach liczyło powyżej 225 gniazd (1963 r. — 223, 1971 r. — 225). Rozpatrując kumulanty liczebności gniazd stwierdza się, że połowa populacji gnieździła się w koloniach dużych (w 1963 r. liczących ponad 430 gniazd, w 1971 r. — 275 gniazd).

Dążność do koncentracji liczebności populacji w kolonie duże jest u gawrona rozwinięta w wysokim stopniu (zagregowanie w ugrupowania maksymalnie duże, na ile pozwala tylko na to pojemność środowiska, porównaj — str. 22). Poglądowo ilustruje to krzywa koncentracji (wykr. 12) — połowa populacji gnieździ się w koloniach dużych i bardzo dużych, lecz stanowiących w 1963 r. zaledwie 5 % ogólnej liczby kolonii, w 1971 r. — 8 %<sup>13</sup>. Znaczna koncentracja z jednej strony (kolonie w środowiskach optymalnych o znacznej pojemności), z drugiej zaś olbrzymia liczba drobnych kolonii (środowiska mało pojemne suboptymalne i ekstremalne), w zestawieniu z tendencją do utrzymania znacznego stopnia socjalności u gawrona (PATTERSON 1970; PINOWSKI 1954) świadczą o: a) znacznym zagęszczeniu badanego gatunku na stosunkowo niewielkich obszarach kraju (porównaj — str. 22, 46), b) wskazują na istnienie znacznych powierzchniowo terenów o nikłym zagęszczeniu populacji (70 % kolonii, w których gnieździ się 20 % populacji). W sumie przedstawiona sytuacja upoważnia domniemywać, iż: a) badana populacja w zupełności wypełnia dostępne jej środowiska, b) eko-demograficzny stan populacji należy ocenić jako dobry.

#### Ocena względnej liczebności populacji lęgowej

Przeprowadzona tu na podstawie rozkładu lognormalnego wielkości kolonii względna ocena liczebności populacji opiera się na udokumentowanej poprzednio (str. 17) ustabilizowanej relacji liczby kolonii i liczby par lęgowych<sup>14</sup>. Teoretyczny rozkład liczebności gniazd (wykr. 14 — krzywa C) obliczono stosując dwa różne rozwiązania<sup>15</sup>. Wykorzystano również równanie ogólnej liczebności

<sup>13</sup> Krzywa koncentracji (wykr. 12) podaje w stosunku do ogólnej liczby gniazd i kolonii badanej populacji (vide — tab. 3) ich relacje procentowe. Wskaźnik koncentracji w latach 1963 oraz 1971 jest dość wysoki:  $\eta_{63} = 0,7434$ ,  $\eta_{71} = 0,6803$ .

<sup>14</sup> Metoda oceny liczebności populacji na podstawie rozkładu wielkości kolonii nabierze większego znaczenia z chwilą powstania możliwości wykorzystania jej dla ekstrapolacji absolutnej liczebności. Z kolei zbudowanie nomogramów pozwalających otworzyć absolutną liczebność kolonii i par lęgowych uzależnione jest od skali, w jakiej przeprowadzona zostanie w przyszłych badaniach totalna inwentaryzacja kolonii na wybranych obszarach, przy równoczesnym przeprowadzeniu na nich ankietyzacji. Dyspensując równolegle uzyskanymi danymi (tj. według ankietyzacji oraz absolutnej inwentaryzacji), łatwo będzie ustalić optymalne wartości parametrów ankietyzacji, by otrzymać wyniki pozwalające otworzyć stan faktyczny.

<sup>15</sup> Obliczenie rozkładu przeprowadzono: a) posługując się równaniem

$$n = (n_0 y_0) [2^R e^{-(aR)^2}] \quad (11)$$

(objaśnienia składowych równania — vide notka 12 na str. 18), obliczono wartości poszczególnych klas; b) wykorzystując znane wartości:  $\bar{x}_C$ ,  $\sigma_{\log x_C}$  oraz tabelę prawdopodobieństw rozkładu normalnego obliczono teoretyczny rozkład liczebności kolonii. Na jego podstawie przyjmując, że

$$\sigma_{\log x_C} = \sigma_{\log x_N}, \quad (\text{PRESTON } 1962a) \quad (12)$$

zbudowano teoretyczny rozkład liczebności par lęgowych. Charakterystyka tego rozkładu  $\bar{x}_N = 359$  ( $\log \bar{x}_N = 2,55520$ ;  $\sigma_{\log x_N} = 1,70329$ ;  $\log \delta = 0,85191$ ;  $a = 0,35$ ). Zakres  $\pm \sigma_{\log x_N}$  obejmuje blisko 70 % populacji i mieści się w granicach od 89 do 1450 gniazd.

rozkładu lognormalnego. Pozwoliło to na obliczenie teoretycznego poziomu względnej liczebności gawrona w Polsce (tabela 3)<sup>16</sup>.

Tabela 3. Zestawienie wyników obliczeń empirycznych i teoretycznych względnego poziomu liczebności kolonii lęgowych i liczby par lęgowych gawrona w Polsce według stanu z roku 1971

Ocena ilościowa	Empiryczna (na podstawie ankiet)	Teoretyczna		Rozbież- ność w %
		(na podstawie rozkładu log- norm.)	na podstawie równania: $N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma)$	
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
Kolonie lęgowe (6)	5867	5604	5887	2,08 (in -)
Pary lęgowe (7)	761084	836275	848541	10,68 (in +)
			(5745)	
			(842408)	

Przyjmując, że uzyskany wynik wymaga nawet 40 % poprawki na część populacji, która przez respondentów nie została uwzględniona w ankietach, ogólny stan populacji lęgowej gawrona w Polsce należy oszacować na około 1200000 par.

#### PROGOWA WIELKOŚĆ KOLONII LĘGOWYCH

##### Przesłanki wyjściowe

Koncepcja progowych (krytycznych) wartości wielkości kooperujących grup, jakimi są stada, kolonie lęgowe, mikropopulacje, zasiedlające odizolowane od siebie stanowiska lęgowe, wypływa z całokształtu ekologicznej, poprzednio omówionej specyfiki rozkładu lognormalnego wielkości wspomnianych ugrupowań i jest niejako jego logiczną konsekwencją (vide — ekologiczna interpretacja rozkładu lognormalnego — str. 21). Koncepcja ta, na tle faktów rejestrowanych w piśmiennictwie była rozwijana stopniowo, w miarę gromadzenia własnych materiałów dotyczących struktury przestrzennej populacji i gatunku.

Abstrahując od czynników abiotycznych, których krytyczne wartości analizuje ODUM (1963, 1971), sformułowanie pojęcia wartości krytycznych czynników wewnątrzpopulacyjnych, wiążących się z naruszeniem stanów homeostazy populacji, w ekologii pojawia się stosunkowo późno — znacznie wcześniej tego typu zjawiska progowe znane były w me-

16

$$N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma), \quad (13)$$

gdzie  $N$  — ogólna liczba kolonii, względnie par lęgowych;  $y_0$  — liczba kolonii lub par lęgowych w klasie modalnej;  $\sigma$  — odchylenie standardowe wyrażone liczbą klas, które ono obejmuje.

dycynie, fizjologii czy nawet w socjologii. Jest rzeczą zdumiewającą, na co zwracają też uwagę TIMOFEEV-RESSOVSKIJ, JABLOKOV, GLOTOV (1973) i WATT (1966), że w odniesieniu do populacji, uzależnionej w gruncie rzeczy od czynników mających przecież przebiegi nieliniowe, ograniczane asymptotami, niedoceniono i dostatecznie dotychczas nie rozpracowano zagadnień progowych funkcjonowania jej jako systemu. Poza klasycznymi już niemal modelami logistycznego wzrostu w środowisku ograniczonym, uzależnienia od niektórych czynników limitujących (drapieżniki, pasożyty, konkurencja międzygatunkowa), zestawem modeli przepływu genetycznego, dyspersji osobników, kwestii dynamiki liczebności, zagęszczeń itd. (vide — zestaw problematyki w kompendiach i przeglądach z ostatnich kilku lat: ANDRZEJEWSKI, TROJAN (1974), BARTLETT, HIORNS (1973), BOER, GRADWELL (1971), BOUGHEY (1968), ČIŽEK (1968), HAARTMAN (1971), JACHONTOV (1969), JAQUETTE (1972), KREBS (1972), LACK (1966, 1970), LEWIS, TAYLOR (1967) ODUM (1971), MACARTHUR (1972), MACARTHUR, CONNELL (1966), MAYR (1970), PETRUSEWICZ (1966), PIELOU (1969), RICKLEFS (1973), SMITH (1968), SOUTHWOOD (1966), ŠVARC (1972), TROJAN (1974), WATTS (1971), WILLIAMSON (1972), ciągle jedynie sygnalizowany, lecz nie rozwiązany pozostaje problem uzależnienia rozmieszczenia populacji (i gatunku) od czynników wewnątrzpopulacyjnych, a szczególnie zaś od ich krytycznych wartości.

Jako jedni z pierwszych ALLEE, EMERSON et al. (1950) analizując przebieg procesów populacyjnych uzależnionych od zagęszczenia i liczebności przytaczają większy zbiór faktów oraz przesłanek pozwalających na precyzyjniejsze uogólnienie zjawisk progowych. Również WYNNE-EDWARDS (1962) dostarcza w aspekcie historycznym bogatego materiału, dotyczącego eksploatacji i związanego z tym naruszenia homeostazy populacji naturalnych, gdzie problem minimalnej a także optymalnej liczebności jest mocno wyeksponowany. BRUNIQUEL (1970) i REMANE (1965) formułują pojęcie „liczby socjalnej” u mrówek — grupa powyżej wartości tej liczby jest agresywna, bardziej aktywna i funkcjonuje bez zakłóceń. Wielkość minimalną stada u *Canachites canadensis* (Galli) w cyklu rocznym podaje ELLISON (1973) zaś KACZMAREK (1960) odkrywa wartość progową zagęszczenia *Collembola* (Insecta) w ściółce leśnej, poniżej której to wartości rozmieszczenie z równomiernego przechodzi na skupiskowe. O progę bezpieczeństwa przy nadmiernych zagęszczeniach, powyżej którego część populacji nie uczestniczy w reprodukcji podał dane ERRINGTON (1945) oraz WATSON i MOSS (1970), zaś TROJAN (1974) pisze o punkcie krytycznym wyeksploatowania zasobów pokarmowych, po przekroczeniu którego narusza się struktura populacji. LIPA (1964) omawiając ekologiczne podstawy zwalczania szkodliwych owadów, wyróżnia wysokie zagęszczenia na poziomie progę ekonomicznej szkodliwości oraz niskie na poziomie progę gospodarczej szkodliwości. Analizując warunki żerowiskowe narybku *Melanogrammus aeglefinus* (Pisces) JONES i HALL (1973) omawiają progowe zagęszczenie planktonu, poniżej którego narybek w krytycznym okresie po wyjściu z ikry nie może normalnie się rozwijać. BOUGHEY (1968) i wcześniej SCHÄFER (1956) definiują pojęcie krytycznych dystansów międzyosobniczych oraz krytycznej przestrzeni życiowej osobnika przy przegęszczeniach oraz ugrupowaniach organizmów socjalnych. Omawiając problemy konkurencji międzygatunkowej teoretyczne rozważania o krytycznych poziomach liczebności populacji na wyspach w ostatnim swym dziele podaje MACARTHUR (1972). Ze zjawiskami progowymi spotykamy się również w genetyce populacyjnej. WRIGHT (1968) badając rozkłady cech patologicznych i normalnych podaje tzw. rozkłady progowe (threshold distributions?) tego typu cech. SZARSKI (1972) analizując mechanizmy ewolucji omawia eksperymentalne obniżanie progę ujawniania się rozproszonych w populacji *Drosophila melanogaster* genów. BAZYKIN (1973) poruszając kwestie genetycznej autonomii sąsiadujących populacji ustala punkt krytyczny migracji między nimi, kiedy ta autonomia zostaje zachwiana.

Z faktami sugerującymi istnienie progowych wielkości mikropopulacji gatunków gnieźdzących się kolonialnie zetknąłem się w delcie Dniestru. Obserwowane sporadyczne gnieźdzenie się na krańcach zasięgu *Egretta alba*, *Platalea leucorodia* i *Phalacrocorax pyg-*

*maeus* (JÓZEFIK 1957; JÓZEFIK, NAZARENKO 1957) ukierunkowało zainteresowania problemem czynników wewnątrzpopulacyjnych, okazujących wpływ na liczebność i rozmieszczenie populacji. Stwierdzono następnie, że sekularne oscylacje południowo-zachodniej granicy *Carpodacus erythrinus* wiążą się ze zmianami zagęszczeń populacji w głębi zasięgu, zaś zagęszczenia na granicy występowania nie mogą być dowolnie niskie (JÓZEFIK 1960). Badania nad rozmieszczeniem i liczebnością populacji *Riparia riparia* w dorzeczu Sanu (JÓZEFIK 1962) pozwoliły ustalić, że wielkość kolonii lęgowych uzależniona jest od powierzchni zlewni poszczególnych dopływów, a rozkład wielkości odzwierciedla strukturę stabilności populacji i stopnia kooperacji wewnątrzpopulacyjnej. Rozkład ten narzucony na siatkę semilogarytmiczną okazał się rozkładem lognormalnym — wielkość progowa kolonii, kształtuje się na poziomie 27 par lęgowych. Badania nad strukturą stadną *Hydroprogne caspia* w okresie koczowisk i wędrowek oparte na materiale z obszaru Polski (JÓZEFIK 1969a) dostarczyły kolejnych przesłanek do opracowania koncepcji wielkości progowej kooperującej grupy. Ujawniły one, że dyspersja osobników w cyklu dobowym oraz poziom kooperacji wewnątrzstadnej i przestrzennego zintegrowania stad uzależniony jest od stopnia zagrożenia podczas przelotów. Ustalono też wówczas krytyczną (najniższą) wielkość obszaru bezpieczeństwa (szerokość lustra wody w korycie rzeki) rzutującego na preferowanie określonej trasy wędrowek.

Pierwszą próbę teoretycznego uogólnienia wielkości progowej mikropopulacji, w oparciu o analizę zmian sekularnych liczebności i rozmieszczenia *Ardeola ralloides* (*Ardeidae*) w palearktycznej części zasięgu podaje JÓZEFIK (1969b,c, 1970a,b 1971). Ustalono wówczas, że przy mozaikowym rozmieszczeniu gatunku izolacja wewnątrzpopulacyjna wykładniczo ogranicza wielkość zbyt rozproszonych w areale lęgowym stanowisk lęgowych zasiedlanych przez poszczególne mikropopulacje. Ograniczające mechanizmy izolacji oddziałują w sposób następujący: 1) Im większa jest odległość między sąsiednimi stanowiskami lęgowymi, tym bardziej zmniejszają się szanse połączenia się w okresie polegowym (koczowiska, wędrowki) stad młodych ptaków pochodzących z tych stanowisk (integracja w większe ugrupowania zapewnia wyższy poziom efektu stadnego, a więc większą szansę przeżycia). 2) Liniovym przyrostom odległości między stanowiskami towarzyszy logarytmiczne zmniejszanie się szans na połączenie. 3) Proporcjonalnie do zmniejszania się szans zintegrowania wzrasta śmiertelność (redukcja przez drapieżniki), zmniejsza się przyrost, a więc wielkość mikropopulacji, co w kolejnych latach potęguje jeszcze bardziej efekt ograniczający — z ustabilizowanych poszczególne mikropopulacje przechodzą do rzędu gnieźdzących się sporadycznie bądź zanikają. 4) W stosunku do najbliższych sąsiednich mikropopulacji fakt ten zwiększa stopień izolacji, co, o ile brak jest migracji z bardziej zagęszczonych części zasięgu ogranicza rozmieszczenie gatunku.

Ustalono następnie, że naruszenie homeostazy w określonej części zasięgu wiąże się z dwoma krytycznymi i sprzężonymi ze sobą momentami: a) obniżeniem się wielkości poszczególnych mikropopulacji poniżej określonego punktu progowego (progowej wielkości mikropopulacji), b) obniżeniem się zagęszczenia stanowisk lęgowych poniżej punktu krytycznego (progę maksymalnego rozproszenia populacji). Sprzężenie tych momentów wykorzystano wówczas przy konstruowaniu wskaźnika powodzenia egzystencji  $Z_{pe}$  i podziale arealu lęgowego na strefy ekologiczne (JÓZEFIK 1970c). Wielkość progową mikropopulacji zdefiniowano jako graniczną, poniżej której mikropopulacja przestaje być samoreprodukcyjną, zaś próg rozproszenia — jako krytyczne zagęszczenie stanowisk lęgowych, poniżej którego populacja na danym obszarze oscyluje, bądź zanika. Ponieważ rozkład wielkości (a pośrednio pojemności) środowisk *Ardeola ralloides* ma charakter logarytmiczno-liniowy w stronę zmniejszania się odsetka środowisk coraz większych (środowiska najmniej pojemne stanowią olbrzymią większość, podczas gdy bardziej pojemne — nikły odsetek), na tym tle zarys i powierzchnia arealu w istotnej mierze limitowane są przez oddziaływanie izolacji wewnątrzpopulacyjnej, a więc narzucone przez progowe wartości wielkości mikropopu-

lacji i ich zagęszczenia. W przedstawionym układzie pojemności środowisk, mikropopulacje z pogranicza samoreproduktywności stanowią w areale najbardziej liczną klasę, stąd przecinanie się krzywych rozkładów wielkości stanowisk sporadycznych i ustabilizowanych przypada w punkcie dominanty ogólnego rozkładu ich wielkości, stąd owa dominanta wyznacza wielkość progową stanowiska (mikropopulacji). W uzależnieniu od przestrzennego usytuowania środowisk kształtuje się wielkość progowa mikropopulacji (np. zwiększające się w azjatyckich regionach arealu rozproszenie środowisk wodno-blotnych znacznie zwiększa wielkość progową mikropopulacji, limitując w ten sposób wschodni kraniec rozmieszczenia gatunku, podczas gdy w zachodnich regionach zasięgu w Europie Zachodniej i Środkowej dzięki synantropizacji, tj. wnikaniu do niezbyt rozproszonych środowisk przekształconych przez człowieka, obniżyła się wielkość progowa mikropopulacji i gatunek mógł rozszerzyć w ostatnich dziesięcioleciach swój zasięg (JÓZEFIK 1971).

Rozwijana koncepcja w obecnej postaci nie stanowi bynajmniej definitywnie opracowanej teorii, bowiem nie obejmuje jeszcze gatunków terytorialnych. Będąc jedną z tez składowych dynamicznej koncepcji populacji i gatunku jako systemu samosterownego opiera się na przesłankach wynikających z poprzednich publikacji, jak również zawartych w niniejszym opracowaniu.

1) Niejednorodność środowiska narzuca pod względem przestrzennym i pojemnościowym określony rozkład demotopów, charakterystycznych dla gatunku. Rozkład ten cechuje wykładnicze wzrastanie odsetka środowisk coraz mniej pojemnych, jak również coraz bardziej rozproszonych (porównaj — str. 23). Na tle takiego układu struktura przestrzenna populacji wykazuje szereg adaptacyjnych modyfikacji, pozwalających maksymalnie opanować środowisko, przy równoczesnym utrzymaniu niezbędnych dla populacji zagęszczeń.

2) Nieprzekraczalność określonego progu rozproszenia uwarunkowana jest faktem, iż egzystencja i stabilność populacji w poszczególnych częściach zasięgu uzależnione są od określonego poziomu koakecji kooperacyjnej między osobnikami w obrębie grupy (stada, kolonii, mikropopulacji) oraz między poszczególnymi grupami. W wyniku tej koakecji ustala się określony poziom efektu stadnego, adekwatnego zarówno do wielkości kooperującej grupy (ROBERTSON 1973), jak również wielkości i odległości sąsiadujących, najbliższych innych, współkooperujących grup.

3) Poziom tego efektu wpływa bezpośrednio na przeżywalność osobniczą, a więc na produktywność i wielkość poszczególnych grup i populacji w całości.

Między zagęszczeniem grup, ich wielkością i poziomem efektu ustala się sprzężenie zwrotne sterowane, poza innymi czynnikami, przez układ przestrzenno-pojemnościowy demotopu.

4) Dla utrzymania stabilności i zachowania autonomii reprodukcyjnej kolonii, względnie mikropopulacji, poziom efektu stadnego nie może obniżyć się poza określony punkt krytyczny, wyznaczający granicę, poniżej której następuje dekompensacja przyrostu względem śmiertelności prowadząca do utraty samoreproduktywności. Punkt ten określany jest jako próg minimalnej wielkości kolonii.

5) Liniowemu wzrastaniu rozproszenia demotopów w areale towarzyszy



logarytmiczny spadek efektywności efektu stadnego, tj. zaznacza się wykładniczo narastający ograniczający wpływ izolacji wewnątrzpopulacyjnej (działanie mechanizmów izolacji — vide str. 29). Podobny w skutkach wynik daje zmniejszanie się pojemności demotopu. W sumie, na zasadzie multiplikacji wpływów (str. 21), czynniki te sprzężone ze sobą nie pozwalają na całkowite wykorzystanie najdrobniejszych i najliczniejszych demotopów oferowanych przez środowisko, zajmujących przestrzennie znaczne obszary. Z tej przyczyny pozostają nie wykorzystane znaczne ich jeszcze rezerwy, stąd też powierzchniowe różnice między demotopem a democeniem populacji w ujęciu TROJANA (1974) są prawdopodobnie bardzo znaczne.

6) Niskie zagęszczenia kolonii (stanowisk lęgowych), poniżej których w krótkich cyklach kilkuletnich następuje oscylacja rozmieszczenia, lub zanik populacji w określonej części zasięgu, określane są jako progowe, tj. wyznaczające próg tolerowania przez populację maksymalnego rozproszenia (maksymalnego stopnia izolacji wewnątrzpopulacyjnej).

W odniesieniu do gawrona problem stabilności kolonii, ich zagęszczenia i uwarunkowanej tym homeostazy przestrzennego występowania populacji wiąże się ściśle z koniecznością bardziej szczegółowego przeanalizowania obszaru pograniczy tej homeostazy, tj. przebadania warunków przekraczania przez kolonie ustabilizowane wielkości progowej i tworzenia się kolonii sporadycznych.

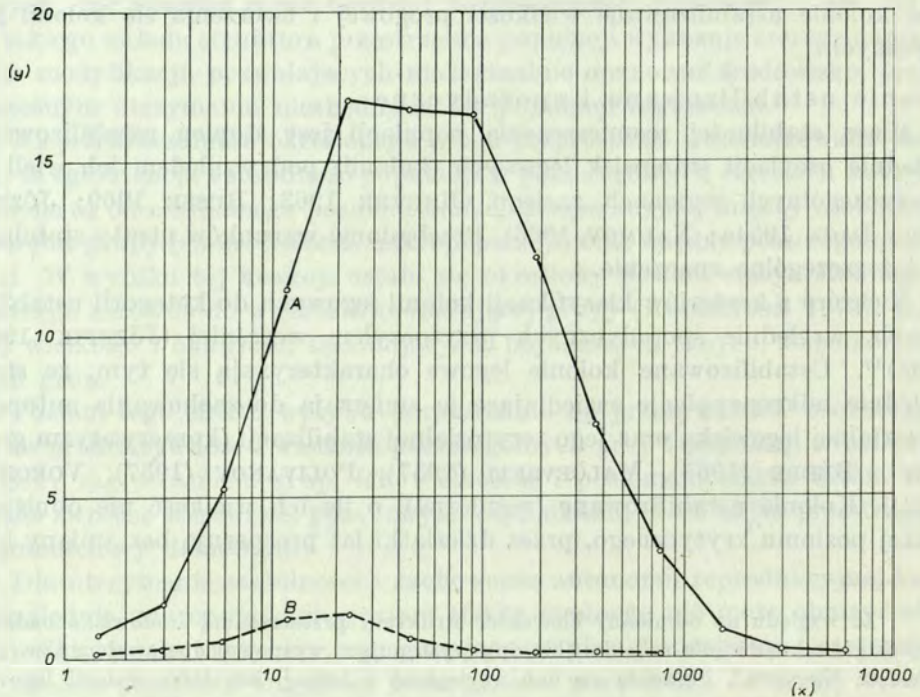
#### Kolonie ustabilizowane i sporadyczne

Miara stabilności rozmieszczenia populacji jest stopień ustabilizowania, względnie oscylacji stanowisk lęgowych (kolonii) pod względem ich wielkości w poszczególnych regionach zasięgu (BREVER 1963; BUSSE 1969; JÓZEFIK 1969c; LACK 1954a; NAUMOV 1965). Przebadanie warunków utraty stabilności ma też szczególne znaczenie.

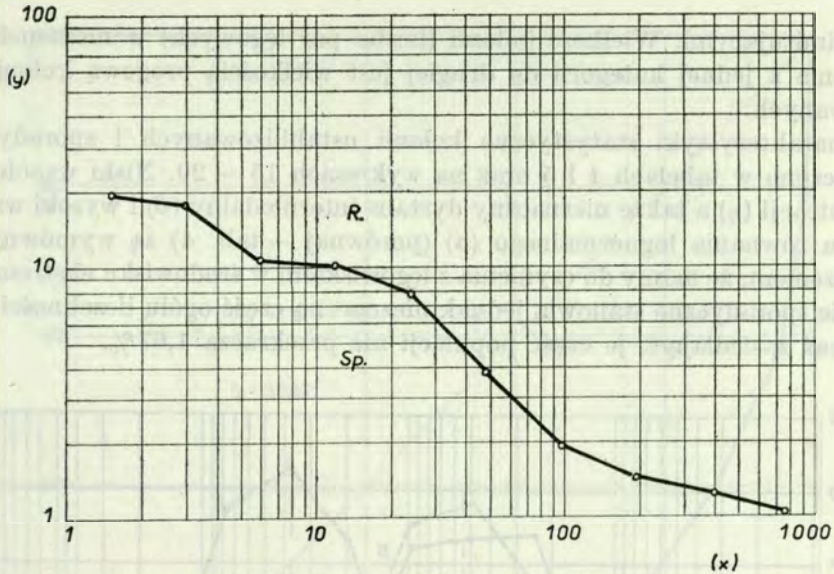
Niektóre z kryteriów klasyfikacji kolonii lęgowych do kategorii ustabilizowanych, względnie sporadycznych przytoczyłem wcześniej (JÓZEFIK 1969c, 1970a)<sup>17</sup>. Ustabilizowane kolonie lęgowe charakteryzują się tym, że stada, względnie mikropopulacje zasiedlające je zmierzają do zachowania autonomii terytorialnej lęgowiska oraz jego terytorialnej stabilizacji (konserwatyzm gniazdowy — BEEBE (1965), MALČEVSKIJ (1957), POLIVANOV (1957), VORONCOV (1964)). Kolonie ustabilizowane (regularne), o ile ich wielkość nie obniży się poniżej poziomu krytycznego, przez dziesiątki lat prosperują bez zmiany loka-

<sup>17</sup> Ze względu na odmienny charakter struktury przestrzennej środowiska badanego wówczas gatunku *Ardeola ralloides* (biotopy występujące wyspowo) operowałem tzw. „stanowiskiem lęgowym”. Składało się ono najczęściej z jednej, lub kilku kolonii lęgowych i było zasiedlone przez wyodrębniającą się mikropopulację. W przypadku gawrona nie zachodzi konieczność takiego podziału — jednostką struktury socjalnej jest tu kolonia lęgowa, która podlega jednakowoż tym samym prawom, co mikropopulacja w przypadku *Ardeola ralloides*.

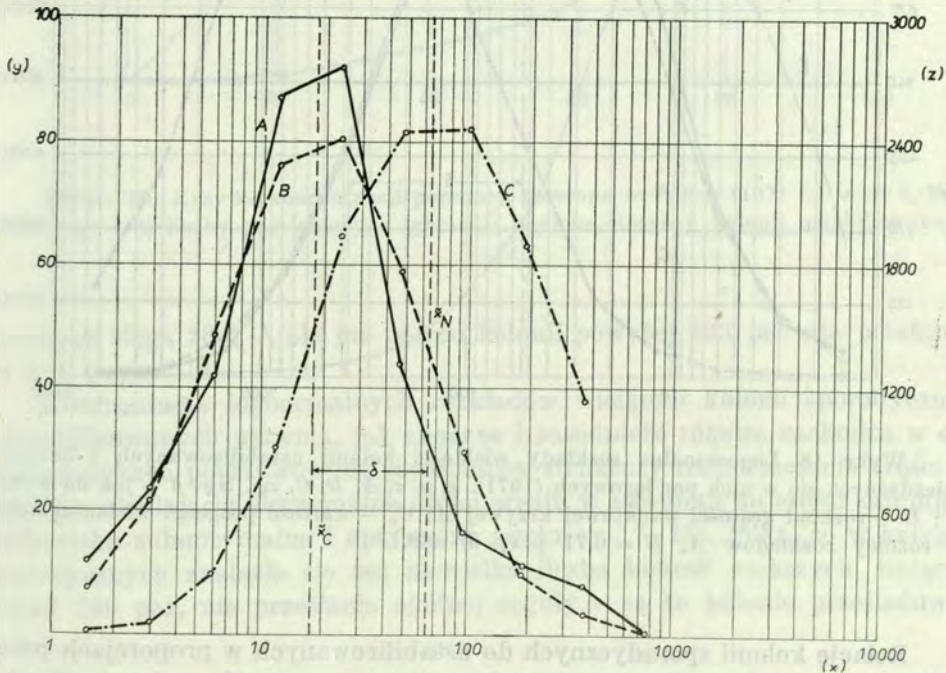
lizacji oraz utrzymują tendencje wzrastania do takiego poziomu ilościowego, przy którym przyrost naturalny jest maksymalnie wysoki, lecz wielkość ustabilizowana (przegęszczenie jest rozładowywane przez tworzenie się wokół nich mniejszych kolonii satelitarnych, często sporadycznych). Wraz ze zmniejszaniem się kolonii oraz przekroczeniem wielkości progowej następuje dekompenzacja samoreprodukcji, pojawia się znaczna oscylacja ich wielkości oraz naruszona zostaje stabilizacja terytorialna (malejące stada w jednym sezonie lęgowym przyłączają się do innych kolonii, w drugim same przyjmują obce stada). Kolonie z regularnych przeistaczają się w sporadyczne, a przy utrzymującej się nadal tendencji spotęgowanego nacisku czynników ograniczających – zanikają (JÓZEFIK 1969c). Tak więc znaczna oscylacja liczebności i nieregularność gnieźdzenia się (z przerwami rocznymi lub większymi), niestabilność lokalizacji, z reguły znaczny stopień izolacji przestrzennej względem innych kolonii, ujemny bilans przyrostu względem śmiertelności – oto główne cechy kolonii sporadycznych. Są one charakterystyczne dla środowisk ekstremalnych, zaś każde zwiększenie ich względnej liczebności świadczy o naruszeniu homeostazy populacji, czy gatunku (JÓZEFIK 1969c, 1970b). Kolonie sporadyczne reprezentują więc obrazowo rzecz ujmując, front walki populacji z naporem środowiska, czynni-



Wykr. 15. Rozkłady procentowe wielkości kolonii ustabilizowanych i sporadycznych (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – % kolonii; A – kolonie ustabilizowane; B – sporadyczne ( $n = 5872$ ).



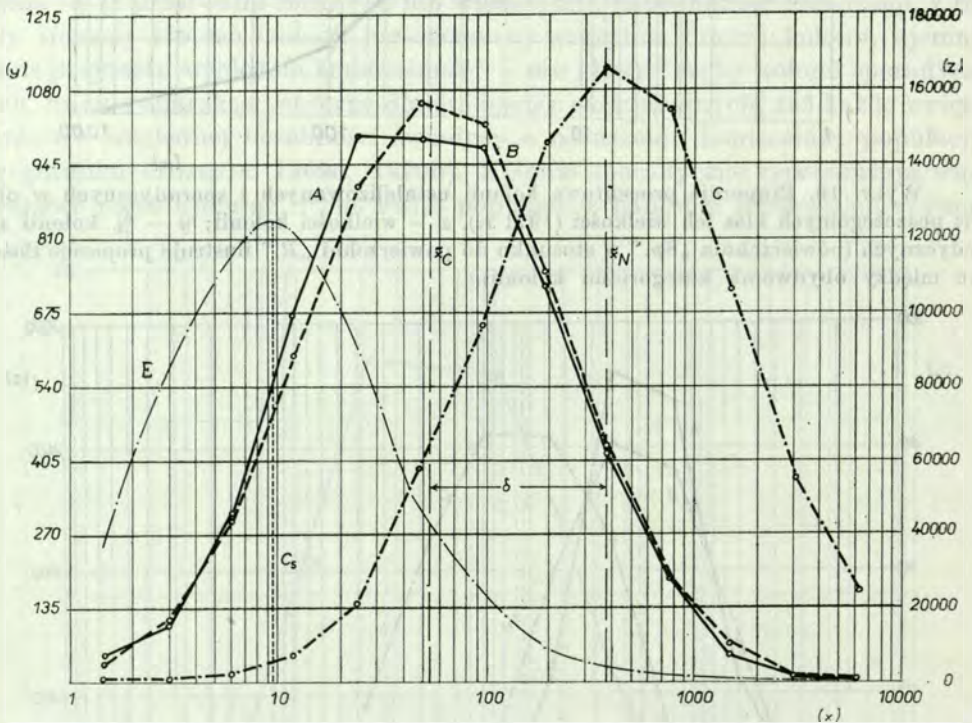
Wykr. 16. Proporcje procentowe kolonii ustabilizowanych i sporadycznych w obrębie poszczególnych klas ich wielkości (1971 r.).  $x$  – wielkości kolonii;  $y$  – % kolonii sporadycznych (powierzchnia „Sp.” w stosunku do powierzchni „R.” ilustruje proporcje ilościowe między obydwoimi kategoriami kolonii).



Wykr. 17. Lognormalne rozkłady wielkości kolonii sporadycznych i liczebności gnieźdzących się w nich par lęgowych (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – liczba kolonii (w jedn. abs.);  $z$  – liczba par lęgowych (jedn. abs., skala dla C); A – rozkład empiryczny wielkości kolonii; B – teoretyczny; C – teoretyczny liczby par lęgowych według klas wielkości kolonii;  $\bar{x}_C$  – średnia geometryczna krzywej A;  $\bar{x}_N$  – krzywej C;  $\delta$  – dystans intermodalny.

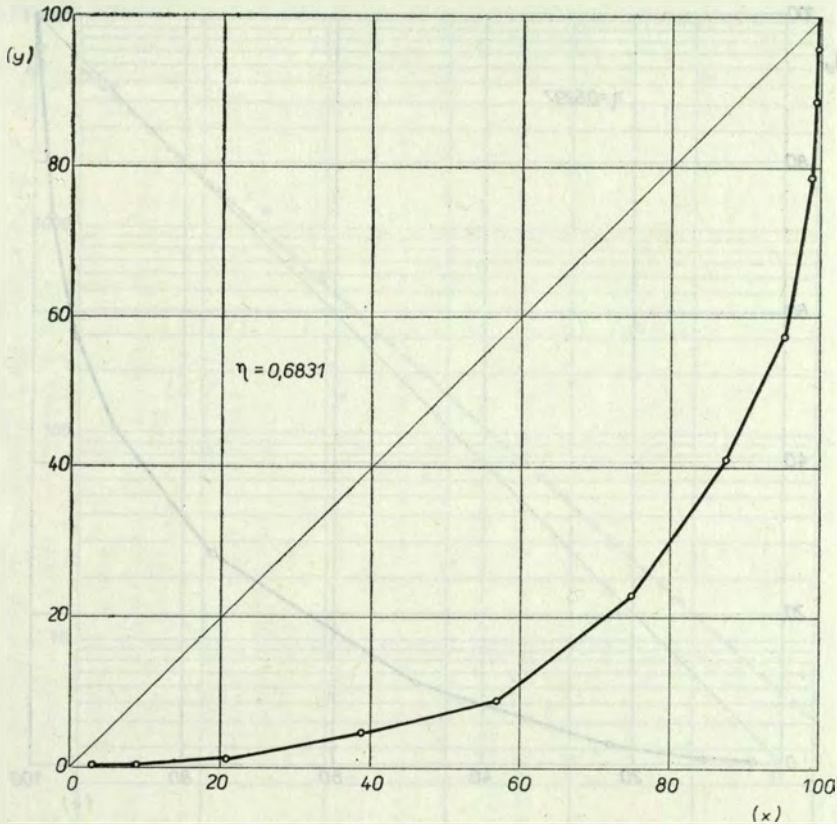
kami limitującymi. Wielkość kolonii (liczba par lęgowych) w momencie przechodzenia z jednej kategorii do drugiej jest wielkością progową kolonii ustabilizowanych.

Charakterystyki statystyczne kolonii ustabilizowanych i sporadycznych przytoczono w tabelach 4 i 5 oraz na wykresach 15 – 20. Niski współczynnik koncentracji ( $\eta$ ) a także nieznaczny dystans intermodalny ( $\delta$ ) i wysoki wskaźnik modułu równania lognormalnego ( $a$ ) (porównaj – tab. 4) są wymownym potwierdzeniem, że mamy do czynienia z lęgowiskami w środowisku ekstremalnym. Kolonie sporadyczne stanowią jednak nieznaczną część ogółu liczebności (blisko 6%), zaś zasiedlająca je część populacji nie przekracza 1,67%.



Wykr. 18. Lognormalne rozkłady wielkości kolonii ustabilizowanych i liczebności gnieźdzących się w nich par lęgowych (1971).  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $\tilde{x}_C$ ,  $\tilde{x}_N$ ,  $\delta$  – jak na wykresie 17;  $E$  – rozkład gęstości punktowej krzywej  $A$ ;  $C_s$  – wartość progowa wielkości kolonii;  $\chi^2$  różnicy rozkładów  $A$ ,  $B = 0,71$  przy  $df = 9$ .

Relację kolonii sporadycznych do ustabilizowanych w proporcjach procentowych na tle skali wielkości kolonii ilustruje wykres 15. Na wykresie 16 relacja ta przedstawiona jest w ujęciu procentowym w obrębie poszczególnych klas wielkości kolonii – wśród małych kolonii liczących do 16 par odsetek spora-

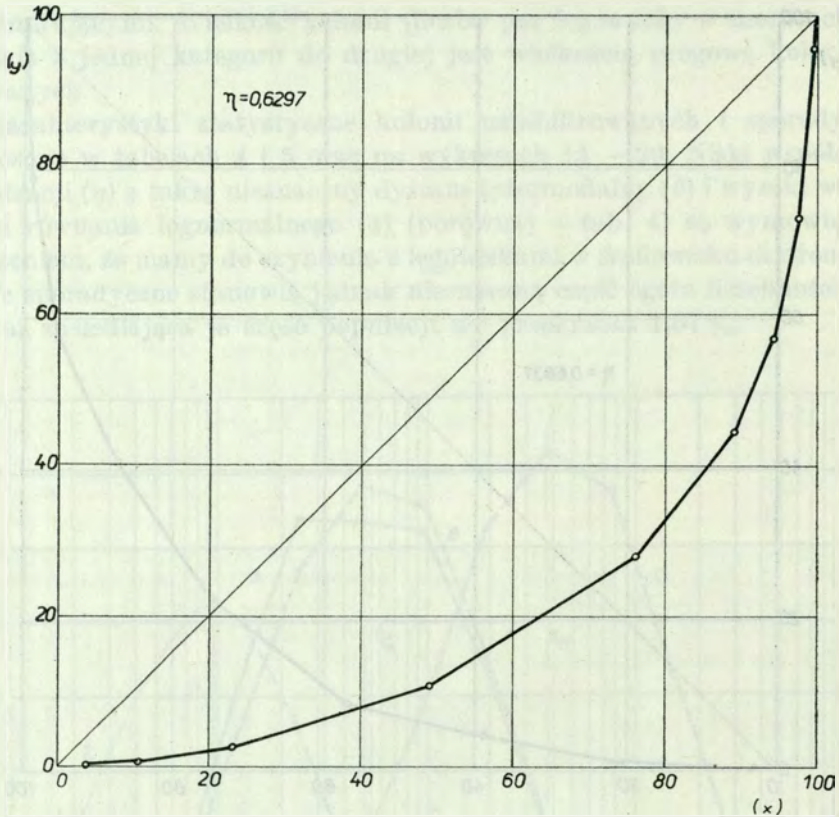


Wykr. 19. Krzywa koncentracji populacji gawrona w Polsce (1971 r.).  $x$  – % liczby kolonii;  $y$  – % liczby par lęgowych (gniazd); (wykres dotyczy kolonii ustabilizowanych)

dycznych sięga 20%<sup>18</sup>, ale już wśród kolonii powyżej 100 par nie przekracza on 2% (wykr. 16).

Konfrontacja lognormalnych rozkładów wielkości kolonii sporadycznych i ustabilizowanych ujawnia, jak znaczne i zasadnicze różnice zachodzą w charakterystykach podstawowych parametrów struktury rozmieszczenia części populacji zasiedlającej ekstremalne części arealu w stosunku do części zajmującej środowiska suboptymalne i optymalne (wykresy 17, 18). Fakt, że w kategorii sporadycznych znalazła się też niewielka liczba kolonii większych, liczących ponad 100 par, nie przesłania ogólnej reguły – są to kolonie przesładowane

<sup>18</sup> Poziom ten w przypadkach małych kolonii jest zaniżony, gdyż znaczna część respondentów na pytanie dotyczące regularności gnieźdzenia się nie dała dostatecznie sprzyzowanej odpowiedzi.



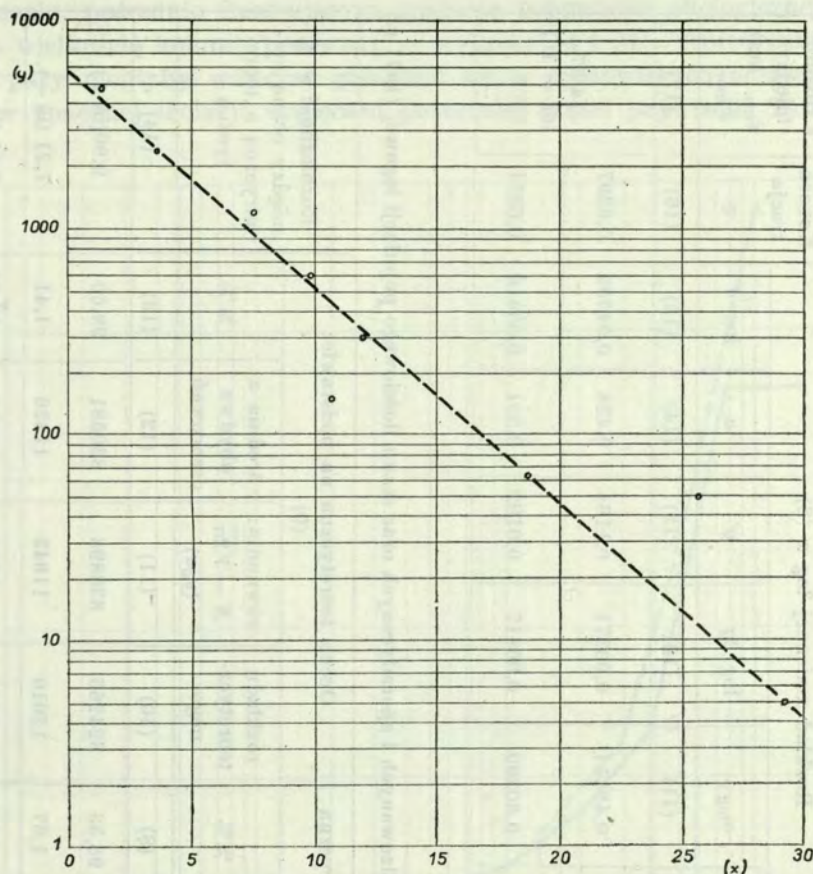
Wykr. 20. Krzywa koncentracji populacji gawrona w Polsce.  $x, y$  – jak na wykresie 19; (wykres dotyczy kolonii sporadycznych).

przez człowieka, zmieniające często lokalizację. Czynniki ludzkie ograniczający bezpośrednio tą drogą przyrost populacji ma tu jednak najczęściej charakter akcydentalny – nie stwarza więc faktycznej, w sensie ekologicznym strefy ekstremalnej.

#### Metody wyznaczania progowej wielkości kolonii

Jak zaznaczono (str. 23), w warunkach niejednorodnego środowiska rozkład powierzchni zasięgu lęgowego, rozpatrywany według skali pojemności ekologicznej, przyjmuje postać liniowo-logarytmiczną – najwyższy odsetek powierzchni stanowią obszary nie zajęte przez gawrona bądź o zagęszczeniu bardzo niskim (wykr. 21)<sup>19</sup>. Pojemność środowiska w wysokim stopniu koreluje z wiel-

<sup>19</sup> Przy założeniu, że w skali kraju czynniki limitujące mają dość wyrównany poziom, pojemność ekologiczna środowiska jest tu oceniana pośrednio w przybliżeniu, według wskaźnika zagęszczenia (liczba par lęgowych na jednostkę powierzchni). Z wylosowanych 225 kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km największy odsetek – 29,3% stanowią kwadraty zupełnie pozbawione kolonii; bardzo niskie zagęszczenie (do 100 par/kwadrat) odnotowano w 25,8%



Wykr. 21. Zagęszczenie gawrona w wylosowanych 225 kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km.  $x$  – % kwadratów;  $y$  – liczba par łęgowych przypadająca na kwadrat; równanie krzywej zagęszczenia  $y = 5850 \cdot 0,785^x$ .

kością kolonii (wykr. 22). Przyczynowy związek tej korelacji jest oczywisty – pojemność ekologiczna środowiska narzuca tu adekwatnie określoną wielkość kolonii<sup>20</sup>. Jeśli przyjąć, że nie istnieją bariery progowej wielkości stada, kolonii, mikropopulacji, maksymalnie tolerowanego stopnia rozproszenia itd. (JÓZEFIK 1970a), należałoby oczekiwać liniowej zależności między rozkładem

kwadratów; w klasach o zagęszczeniu 1600 – 3200 par jest już tylko 3,6% a powyżej 3200 par – 1,3% kwadratów. Równanie krzywej zagęszczenia (wykr. 21) przybiera postać

$$y = 5850 \cdot 0,785^x, \quad (14)$$

gdzie  $y$  – zagęszczenie par łęgowych/kwadrat;  $x$  – % kwadratów.

<sup>20</sup> Korelacja jest bardzo ścisła:  $r_{xy} = 0,949$ . Zależność wielkości kolonii od zagęszczenia jest szczegółowiej analizowana na str. 52.

Tabela 4. Charakterystyki statystyczne wielkości kolonii sporadycznych i ustabilizowanych  
(wg materiałów z 1971 r.)

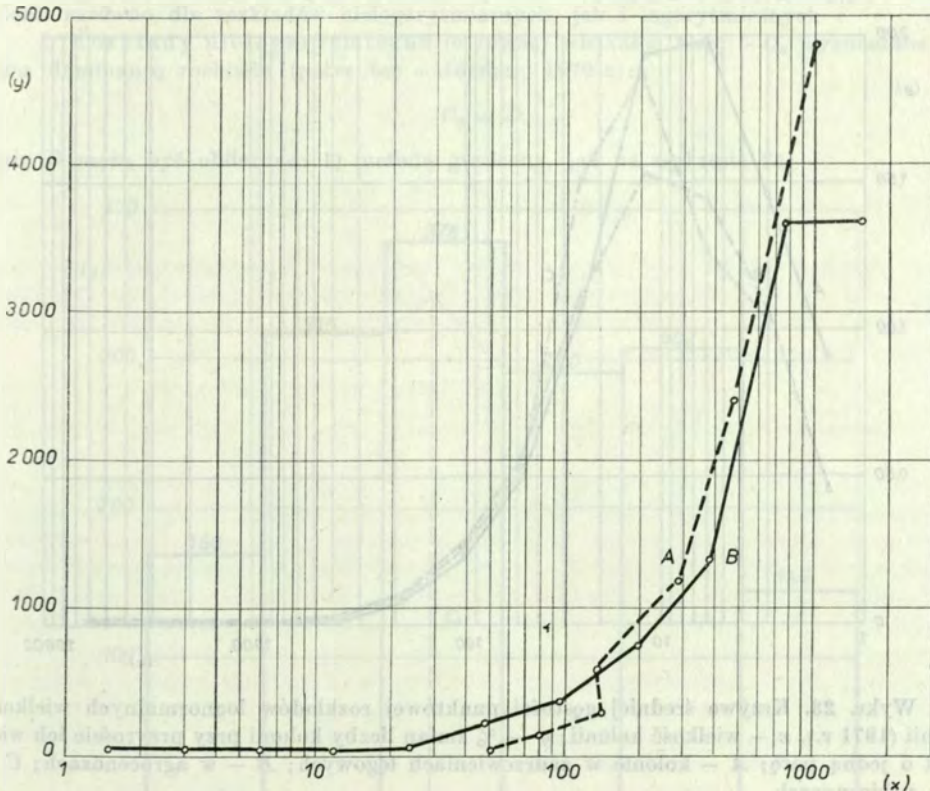
Kolonia	Liczba kolonii $N$	Rozkład zmiennej $x$ (5)			Rozkład zmiennej $\log x$ (8)						Koncentracja $\eta$	$t$ różnicy między $\bar{x}_{reg.}$ oraz $\bar{x}_{spor.}$
		$\bar{x}$	$\sigma_x$	$\tilde{x}$	$\log \tilde{x}$	$\sigma_{\log x}$	$\log \delta \tilde{x}$	$g'$	$a$	$\log \delta$		
(1)	(4)	(6)	(7)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)
Sporadyczne (2)	338	32	40	17,9	1,25285	0,48544	0,06371	0,1164	0,438	0,54506	0,6297	14,27 ( $df = 16$ )
Regularne (3)	5529	146	230	53,8	1,73078	0,60390	0,00817	0,0102	0,351	0,85516	0,6831	

Tabela 5. Ocena względnej liczebności kolonii ustabilizowanych i sporadycznych oraz stanu ilościowego populacji łęgowej (1971 r.)

Kolonia łęgowa		Ocena empiryczna (6)		Ocena teoretyczna na podstawie: (9)				Rozbieżność w % między oceną empiryczną a teoretyczną
		na podstawie ankietyzacji	%%	rozkładu teoretycznego	równania: $N = \sqrt{2\pi} (y_0 \sigma)$	średnia z obydwu oszacowań	%%	
(1)		(7)	(8)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)
Liczba par łęgowych w koloniach (2)	regularnych (4)	748339	98,33	824265	836898	830581	98,60	9,90 (in +)
	sporadycznych (5)	12745	1,67	12010	11643	11826	1,41	7,21 (in -)
Liczba kolonii (3)	regularnych (4)	5529	94,24	5470	5357	5413	94,22	2,10 (in -)
	sporadycznych (5)	338	5,76	337	327	332	5,78	1,78 (in -)



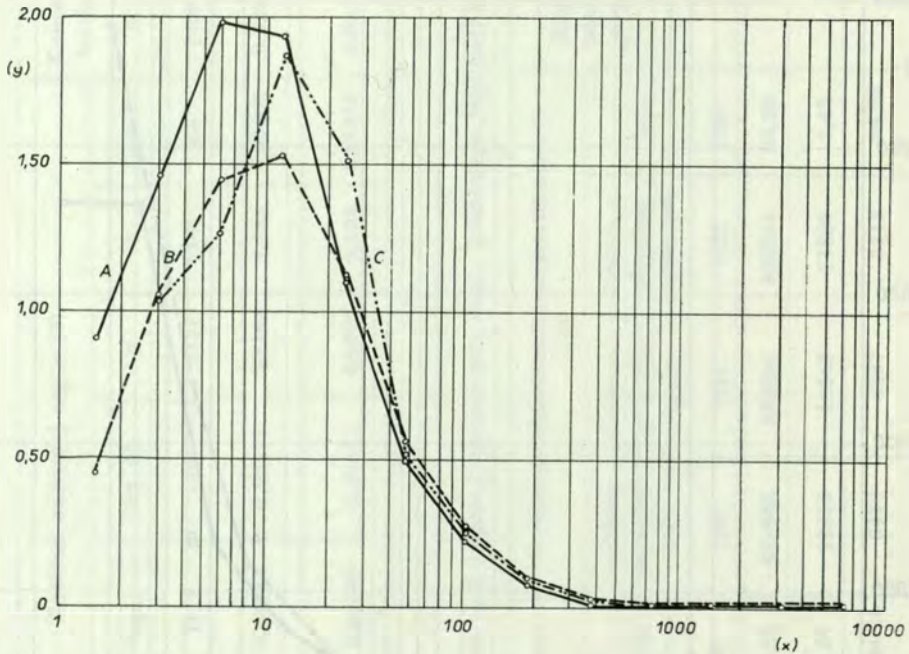
zagęszczenia, pośrednio ilustrującym gradację pojemności ekologicznej środowiska a wielkością kolonii (porównaj — wykresy 14 i 21). Teoretycznie, pojedyncze pary mogłyby wówczas gnieździć się w środowiskach ekstremalnych nawet w znacznej izolacji względem pozostałej części populacji. Tymczasem



Wykr. 22. Korelacja wielkości kolonii i zagęszczenia gawrona (na podstawie wylowionych 225 kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km).  $x$  — średnia wielkość kolonii w kwadracie;  $y$  — liczba gniazd w kwadracie w %; A — regresja wielkości kolonii względem zagęszczenia; B — regresja zagęszczenia względem średniej wielkości kolonii w kwadracie ( $r_{xy} = 0,766 \pm 0,027$ ).

sprzężone ze sobą progowe parametry rozmieszczenia (wielkość kolonii i rozproszenie kolonii) stanowią barierę nie tylko ograniczającą stopień wykorzystania przez gatunek środowisk najliczniej występujących, aczkolwiek ekologicznie mało pojemnych (głównie dystroficznych), lecz kształtują tu w istotnej mierze zarys samego zasięgu. Relacje przedstawione na wykresach 21, 22 jeszcze raz pozwalają upewnić się (vide — interpretacja rozkładu lognormalnego — str. 21), że na krzywych rozkładu wielkości kolonii najliczniej występujące będą reprezentowały klasę wyznaczającą próg wielkości kolonii, tzn., że najczęściej w przy-

rodzie spotykaną wielkością kolonii jest ta najniższa krytyczna, poniżej której pozostaje jeszcze obszar kolonii sporadycznych<sup>21</sup>. Jak omówiono to szczegółowej interpretując rozkład przyrostów gęstości krzywej lognormalnej (str. 21), fakt ten znajduje wyraz w gwałtownym zmniejszaniu się odsetka kolonii mniejszych od wielkości progowej, reprezentowanych na krzywej przyrostów gęstości



Wykr. 23. Krzywe średniej gęstości punktowej rozkładów lognormalnych wielkości kolonii (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – % zmian liczby kolonii przy przyroście ich wielkości o jedną parę; A – kolonie w zadrzewieniach łągowych; B – w agrocenozach; C – w urbicenozech.

rozkładu lognormalnego przez jej lewy odcinek, leżący poniżej punktu maksimum gęstości (wykr. 23)<sup>22</sup>. Wielkość progową kolonii wyznaczaną na krzywej lognormalnej przez punkt maksimum gęstości należy traktować jako średnią wraz ze wszystkimi wynikającymi z tego tytułu konsekwencjami. Charaktery-

<sup>21</sup> W odniesieniu do rozkładów lognormalnych frekwencji gatunków według liczebności osobników obszar ten prawie nie istnieje (porównaj też – PESENKO 1974; PRESTON 1948, 1962a; SPILLER 1948), bowiem brak jest w przyrodzie gatunków reprezentowanych przez mniejszą liczbę osobników, niż jakąś określoną progową ich liczebność, poniżej której gatunek wymiera. Problem określenia tej progowej liczebności na podstawie materiałów pobieranych losowo oczekuje jeszcze rozwiązania.

<sup>22</sup> Na wykresie 23 przedstawiono krzywe reprezentujące gęstość punktową (w ujęciu procentowym) rozkładów lognormalnych wielkości kolonii w wydzielonych 3 typach środowisk: a) zadrzewieniach łągowych, b) w agrocenozach, c) w urbicenozech (porównaj też – str. 44).

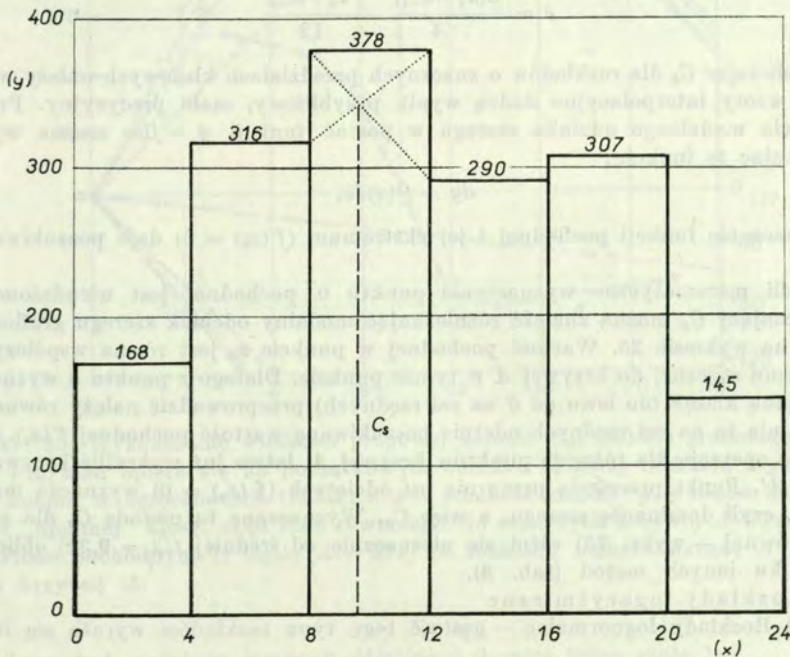
zować ona może tylko określone tereny, środowiska, okresy, nigdy zaś pojedynczą kolonię. Praktyczne metody wyznaczania progowej wielkości kolonii (a także innych zintegrowanych ugrupowań) sprowadzają się więc do obliczenia punktu maksymalnej gęstości rozkładu ich wielkości.

Proponuję kilka prostszych rozwiązań obliczenia progowych (krytycznych) wielkości kolonii zarówno dla rozkładów nielogarytmicznych, jak i logarytmicznych

I. Rozkłady nielogarytmiczne (o równej wielkości klas) –  $C_s$  wyznaczone jest przez dominantę rozkładu (patrz też – JÓZEFIK 1970 a):

$$C_s = D, \quad (15)$$

gdzie  $D$  może być obliczone: 1) metodą graficzną, jak na wykresie 24;



Wykr. 24. Metoda graficznego wyznaczania wielkości progowej ( $C_s$ ) kolonii. Histogram obejmuje początkowy odcinek szeregu rozdzielczego kolonii ustabilizowanych (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – liczba gniazd;  $C_s$  – wielkość progowa kolonii.

2) za pomocą wzorów interpolacyjnych.

a) Jeśli krzywa rozkładu przyjmuje postać paraboli 2 rzędu, to

$$C_s = x_{n_0} + \frac{(k_0 - k_{-1})l_0}{2k_0 - (k_{-1} + k_1)}, \quad (16)$$

gdzie  $C_s$  – wielkość progowa kolonii;  $x_{n_0}$  – dolna granica klasy modalnej;  $l_0$  – długość przedziału klasy modalnej;  $k_0$  – liczebność klasy modalnej;  $k_1$  – liczebność klasy następującej po modalnej;  $k_{-1}$  – liczebność klasy poprzedzającej modalną.

b) Gdy wartość klasy modalnej różni się tylko nieznacznie od sąsiedniej, należy uw-

zgodnie 4 klasy zamiast 3, zakładając, że krzywa na odcinku dominanty przybiera kształt paraboli 3 stopnia. Wówczas

$$C_s = x_0 + \left( \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 3ac}}{3a} \right), \quad (17)$$

gdzie  $x_0$  – granica między dwoma klasami mniejszymi  $k_{-1}$  i  $k_{-2}$  oraz dwoma większymi  $k_1$  i  $k_2$ ;

$$a = \frac{k_2 - k_{-2}}{6} - \frac{k_1 - k_{-1}}{2}, \quad (18)$$

$$b = \frac{k_2 + k_{-2}}{4} - \frac{k_1 + k_{-1}}{4}, \quad (19)$$

$$c = \frac{5(k_1 - k_{-1})}{4} - \frac{k_2 - k_{-2}}{12}. \quad (20)$$

3) Obliczając  $C_s$  dla rozkładów o znacznych przedziałach klasowych należy wziąć pod uwagę, że wzory interpolacyjne dadzą wynik przybliżony, mało precyzyjny. Przy możliwości ujęcia modalnego odcinka szeregu w postać funkcji  $y = f(x)$  można wyznaczyć  $C_s$  różniczkując tę funkcję:

$$dy = f'(x)dx. \quad (21)$$

Wyznaczenie funkcji pochodnej i jej ekstremum ( $f'(x_0) = 0$ ) daje poszukiwaną wartość  $C_s$ .

4) Jeśli matematyczne wyznaczenie punktu 0 pochodnej jest utrudnione, punkt ten wyznaczający  $C_s$  można znaleźć różniczkując modalny odcinek szeregu graficznie. Pokazano to na wykresie 25. Wartość pochodnej w punkcie  $x_0$  jest równa współczynnikowi kierunkowemu stycznej do krzywej  $A$  w tymże punkcie. Dlatego z punktu  $a$  wyznaczonego przez „ujemną klasę” (na lewo od 0 na osi rzędnych) przeprowadzić należy równoległą do stycznej. Linia ta na osi rzędnych odetnie poszukiwaną wartość pochodnej  $f'(x_0)$ . Przeprowadzając te operacje dla różnych punktów krzywej  $A$ , łatwo już wykreślić krzywą funkcji pochodnej  $A'$ . Punkt przecięcia przez nią osi odciętych ( $f'(x_0) = 0$ ) wyznacza maksimum krzywej  $A$ , czyli dominantę szeregu, a więc  $C_s$ . Wyznaczana tą metodą  $C_s$  dla agrocenoz (= 9,7 porównaj – wyk. 25) różni się nieznacznie od średniej  $C_s$  (= 9,31) obliczonej za pomocą kilku innych metod (tab. 6).

## II. Rozkłady logarytmiczne

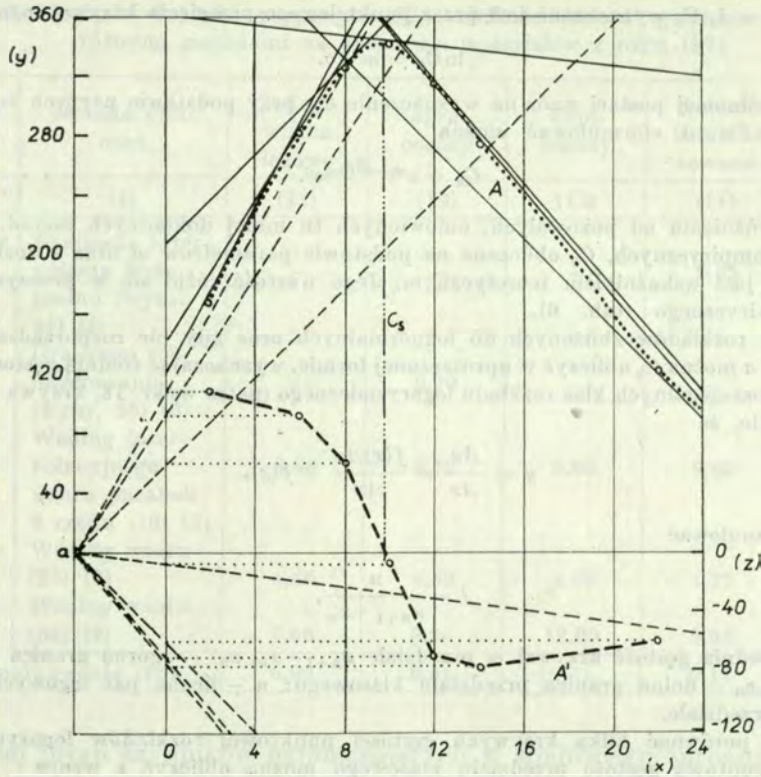
1) Rozkłady lognormalne – gęstość tego typu rozkładów wyraża się funkcją

$$f(x) = \frac{\log e}{x\sigma\sqrt{2\pi}} \exp \left\{ -\frac{1}{2} \left( \frac{\log x - m}{\sigma} \right)^2 \right\} \quad (22)$$

dla  $x > 0$ , gdzie  $\sigma$  oraz  $m$  są parametrami rozkładu zmiennej  $\log x$ . Ponieważ w przypadku gawrona mamy do czynienia z materiałem totalnym, obejmującym prawie całość populacji w Polsce (str. 15), obliczenie estymatorów  $\log \tilde{x}$  oraz  $\sigma_{\log x}$  staje się zbędne, stąd  $\log \tilde{x} = m$   $\sigma_{\log x} = \sigma$ . W przypadku materiału z prób konieczna jest estymacja parametrów rozkładu.

Maksimum gęstości, a więc poszukiwaną wartość  $C_s$ , oblicza się różniczkując podaną wyżej funkcję i znajdując jej ekstremum:

$$\begin{aligned} \frac{df(x)}{dx} &= \frac{d}{dx} \left[ \frac{\log e}{x\sigma\sqrt{2\pi}} \exp \left\{ -\frac{1}{2} \left( \frac{\log x - m}{\sigma} \right)^2 \right\} \right] = \\ &= \frac{\log e}{x^2\sigma\sqrt{2\pi}} \left[ -1 \frac{\log e (\log x - m)}{\sigma^2} \right] \exp \left\{ -\frac{1}{2} \left( \frac{\log x - m}{\sigma} \right)^2 \right\} \end{aligned} \quad (23)$$



Wykr. 25. Wyznaczenie wielkości progowej kolonii ( $C_s$ ) metodą graficznego różniczkowania. Przykład opiera się na początkowym odcinku krzywej rozkładu lognormalnego wielkości kolonii w agrocenozach (1971 r.).  $x$  – wielkość kolonii;  $y$  – liczba kolonii;  $a$  – granica „ujemnej” klasy, skąd linie równoległe do stycznych krzywej  $A$  wyznaczają na osi  $y$  wartości pochodnych ( $f'(x_0)$ );  $A$  – krzywa rozkładu lognormalnego;  $A'$  – funkcja pochodna krzywej  $A$ .

Powinien być spełniony warunek  $df(x)/dx = 0$ , więc tylko może być

$$-1 - \frac{\log e(\log x - m)}{\sigma^2} = 0, \quad (24)$$

skąd

$$\log x = m - \frac{\sigma^2}{\log e}. \quad (25)$$

Wielkość  $\log x$  jest poszukiwaną wartością  $\log C_s$ , ponieważ zaś  $\log e = 0,43429...$ , więc

$$\log C_s = m - \frac{\sigma^2}{0,43429}. \quad (26)$$

Jeśli zmienną  $x$  transformujemy za pomocą logarytmów naturalnych, to

$$\ln C_s = m - \sigma^2. \quad (27)$$

Gdy  $\sigma = 1$ ,  $C_s$  wyznaczone jest przez punkt lewego przegięcia krzywej lognormalnej:

$$\ln C_s = m - \sigma. \quad (28)$$

W uogólnionej postaci wzór na wyznaczenie  $C_s$  przy podstawie użytych logarytmów  $a$  oraz przy  $\sigma \neq 1$  sformułować można

$$C_s = a^{m - \sigma^2 / \log a^e}. \quad (29)$$

W odróżnieniu od pozostałych, omówionych tu mniej dokładnych metod, opartych na danych empirycznych,  $C_s$  obliczane na podstawie parametrów  $m$  oraz  $\sigma$  rozkładu lognormalnego jest wskaźnikiem teoretycznym. Jego wartość różni się w pewnym stopniu od  $C_s$  empirycznego (tab. 6).

2) Dla rozkładów zbliżonych do lognormalnych oraz gdy nie rozporządzamy parametrami  $m$  i  $\sigma$  można  $C_s$  obliczyć w uproszczonej formie, wyznaczając średnią gęstość punktową ( $j$ ) dla poszczególnych klas rozkładu logarytmicznego (patrz wyk. 18, krzywa  $E$ ). Przyjmując ogólnie, że

$$y = \frac{\Delta n}{\Delta x} = \frac{f(x)\Delta x}{\Delta x} = f(x), \quad (30)$$

można sformułować

$$j = \frac{n}{x_{n+1} - x_n}, \quad (31)$$

gdzie  $j$  – średnia gęstość krzywej w przedziale  $x_{n+1} - x_n$ ,  $x_{n+1}$  – górna granica przedziału klasowego;  $x_n$  – dolna granica przedziału klasowego;  $n$  – liczba par lęgowych (gniazd) w danym przedziale.

Chcąc porównać kilka krzywych gęstości punktowej rozkładów logarytmicznych, średnią procentową gęstość przedziału klasowego można obliczyć z wzoru

$$j\% = 100n[(x_{n+1} - x_n)N]^{-1}, \quad (32)$$

gdzie  $N$  – ogólna liczba kolonii danego rozkładu logarytmicznego pozostałe oznaczenia – jak poprzednio.

Warto przypomnieć, że  $j$  wskazuje, o ile procent wzrośnie ogólna liczba kolonii ( $N$ ), jeśli nastąpi przyrost krzywej rozkładu wielkości kolonii o jedną parę. Na wykresie 23 przedstawiono krzywe gęstości rozkładów wielkości kolonii w trzech różnych środowiskach: w zadrzewieniach lęgowych, agrocenozach i urbicenozech. Wyznaczone tam wartości  $C_s$  są dominantami tych krzywych. Dysponując rozkładami  $j\%$  można obliczyć  $C_s$  ze wzoru interpolacyjnego

$$C_s = x_{n_0} + [l_0(j_0 - j_{-1})] \cdot (2j_0 - j_1 - j_{-1})^{-1}, \quad (33)$$

gdzie  $C_s$  – wielkość progowa kolonii w rozkładzie logarytmicznym;  $x_{n_0}$  – dolna granica klasy modalnej;  $l_0$  – długość przedziału klasy modalnej;  $j_0$  – wartość średniej gęstości w klasie modalnej;  $j_1$  – wartość średniej gęstości w klasie następnej po modalnej;  $j_{-1}$  – wartość średniej gęstości w klasie poprzedzającej modalną.

### Zmienność wielkości progowej kolonii

Wcześniej udokumentowałem (JÓZEFIK 1970a, 1971), że wielkość progowa podlega geograficznej zmienności (zmienność klinalna). W przypadku gawrona zmienność ta uwidacznia się między poszczególnymi latami (1963 i 1971), a także w różnych typach środowisk (tab. 6). Zwiększająca się wartość progowa świadczy

Tabela 6. Zestawienie wartości progowych ( $C_s$ ) wielkości kolonii gawrona obliczonych różnymi metodami na podstawie materiałów z roku 1971

Rozkład	Metoda obliczeń	Zadrzewienia łęgowe	Agrocenozy	Urbicenozy	Kolonie ustabilizowane	Ogólnie
(1)	(4)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)
Rozkłady nieloga- rytmiczne (2)	Graficzna interpolacja histogramu (wykr. 24) (5)	—	—	—	9,65	—
	Graficzne różniczkowanie (wykr. 25) (6)	—	9,70	—	—	—
	Według interpolacyjnego wzoru paraboli 2 rzędu (16) (7)	8,58	9,72	9,95	9,65	9,72
Rozkłady logarytmiczne (3)	Według wzoru (26) (8)	4,46	8,59	9,58	7,77	7,16
	Według wzoru (33) (9)	7,66	9,25	12,00	9,63	9,33
Wypośrodkowanie (10)		6,90	9,31	10,51	9,17	8,74

o silniejszej presji czynników ograniczających w środowisku zurbanizowanym. Najniższy próg wielkości kolonii obserwuje się w zadrzewieniach łęgowych, tj. w naturalnym i najbardziej pierwotnym democenie gawrona. Prawdopodobnie najpoważniejszym bezpośrednim reducentem gawrona w okresie łęgowym jest obecnie człowiek. Stąd kolonie w zadrzewieniach łęgowych najbardziej oddalone od siedzib ludzkich i najmniej zauważalne oraz trudno dostępne mogą być samoreproduktywne na stosunkowo najniższym poziomie ilościowym ( $C_s = 6,90$ ). W agrocenozach penetracja ludzka jest znacznie bardziej nasiloną, prowadzone są tam programowo trucia fosforem, odstrzały, niszczenie gniazd itp. — wskaźnik  $C_s$  ( $= 9,31$ ) jest tu zauważalnie wyższy. Najbardziej jednak prześladowany jest gawron w środowisku zurbanizowanym, gdzie zniszczenie niedużych kolonii jest stosunkowo łatwym zabiegiem technicznym, trudniej natomiast zlikwidować kolonie większe ( $C_s = 10,51$ ).

Nie bez znaczenia dla wielkości  $C_s$  pozostaje ekologiczny charakter środowiska, zwłaszcza zaś stopień jego chemizacji, rzutuający na warunki troficzne, a więc bezpośrednio na efektywność reprodukcji (BLAIR 1964; LIPA 1972; POTTS 1971; SONDHEIMER, SIMEONE 1970). W środowisku silnie schemizowanym, szczególnie w agrocenozach otaczających ośrodki miejskie (DUBNIAK 1972), gdzie pod wpływem insektycydów fauna bezkręgowców jest szczególnie uboga, warunki pokarmowe gawrona gwałtownie się pogarszają. W konsekwencji obniża się przyrost naturalny. Biorąc pod uwagę oscylacje losowe liczebności, ko-

lonie by utrzymać ciągłość i ustabilizowany charakter są liczniejsze, a krytyczny poziom ich wielkości wyższy. Jeśli zważyć, że efekt stadny bezpośrednio rzutuje na progową wielkość kolonii, w środowisku dystroficznym ma on szczególnie istotne znaczenie. Oczywiście chodzi tu o sygnalizację pokarmową w stadzie, odgrywającą zasadniczą rolę w odnajdowaniu źródeł pokarmu. W świetle przedstawionych racji gradacja  $C_s$  (tab. 6) wzrastająca w kierunku środowiska zurbanizowanego, pomimo wyeliminowania z tego środowiska naturalnego zagrożenia (drapieżniki) oraz daleko idącej synantropizacji badanego gatunku (czynniki obniżające wielkość  $C_s$  — JÓZEFIK 1971) nie wymaga szerszej przyczynowej analizy. Geograficzna zmienność  $C_s$  w obrębie różnych regionów Polski omówiona zostanie w 3 części opracowania.

### STRUKTURA PRZESTRZENNA POPULACJI

#### Rozmieszczenie kolonii — rozproszenie krytyczne

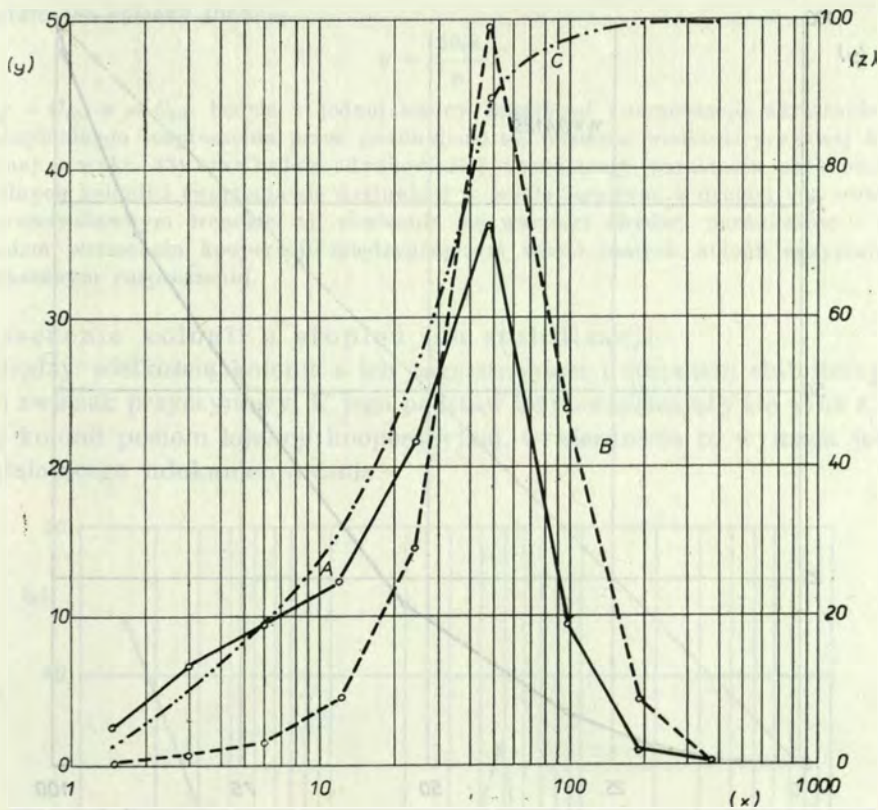
Mozaikowość środowiska narzuca określony typ struktury rozmieszczenia przestrzennego kolonii. Rozpatrując średnie zagęszczenie kolonii w obrębie prostokątów  $30' \times 30'$  można je scharakteryzować: a) bądź za pomocą rozkładu procentowego liczebności prostokątów według klas zagęszczenia w nich kolonii (wykr. 26 — krzywa *A*), b) bądź rozkładów liczebności kolonii według klas zagęszczenia w prostokątach (krzywa *B*)<sup>23</sup>. W pierwszym przypadku otrzymujemy charakterystykę terenu pod względem zagęszczenia na nim kolonii gawrona, w drugim — charakterystykę kolonii pod względem przypadającej na każdą z nich określonej powierzchni, a więc zagęszczenia i stopnia izolacji wewnątrzpopulacyjnej. O ile pierwszy z rozkładów w początkowym odcinku jest w sposób charakterystyczny zdeformowany, o tyle drugi przybiera postać rozkładu log-normalnego.

Sądząc z przebiegu krzywej *A*, a zwłaszcza ze wspomnianej jej deformacji, na terenie kraju są znaczne obszary, gdzie zagęszczenie kolonii jest nieznaczne lub wręcz znikome. Bardziej poglądowo ilustruje to kumulanta rozkładu (krzywa *C*) — 25 % powierzchni charakteryzuje się zagęszczeniem do 8,4 kolonii /prostokąt; 50 % ma zagęszczenie do 22 kolonii /prostokąt i zaledwie 1 % powyżej 100 kolonii /prostokąt.

Rozpatrując rzecz z punktu widzenia przestrzennej koncentracji liczebności kolonii (wykr. 27) stwierdza się, że 25 % wszystkich kolonii zajmuje 56 % areалу; połowa kolonii — 73,5 %. Prosty stąd wniosek, iż drugie 50 % kolonii koncentruje się na  $\frac{1}{4}$  powierzchni badanego obszaru — jeśli ewentualne zabiegi ogra-

<sup>23</sup> Ustalenie zagęszczenia kolonii, a także par lęgowych w demotopach ściśle specyficznych dla gawrona, tj. w areale użytków rolnych będzie analizowane w 3 części opracowania.



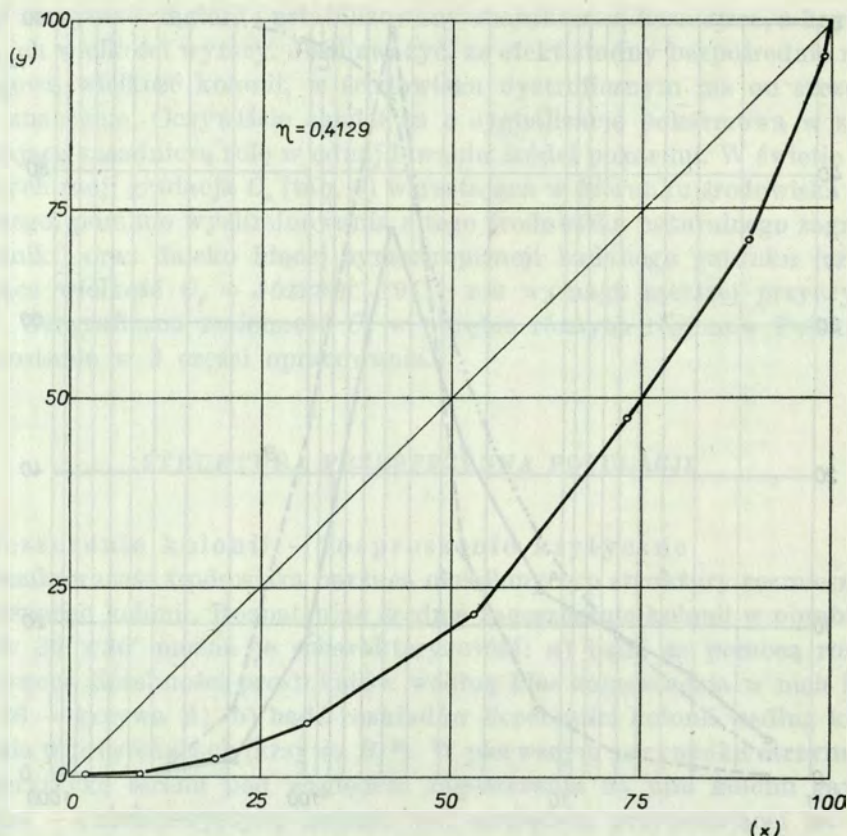


Wykr. 26. Zagęszczenie kolonii w prostokątach 0,5-stopniowych (1971 r.).  $x$  – liczba kolonii w prostokącie;  $y$  – % prostokątów (skala dla  $A$ ) oraz % kolonii (skala dla  $B$ );  $z$  – skala dla kumulanty  $C$ ;  $A$  – rozkład procentowy liczby prostokątów według stopnia zagęszczenia w nich kolonii;  $B$  – lognormalny rozkład procentowy liczebności kolonii według klas zagęszczenia w prostokątach;  $C$  – kumulanta krzywej  $A$ ; ( $n_A = 188$ ,  $n_B = 6369$ ).

niczające liczebność populacji mają dać efekt ekonomiczny, skoncentrować je należy na stosunkowo nieznacznym obszarze kraju.

Interpretacyjne motywy lognormalnego rozkładu liczebności kolonii według stopnia zagęszczenia (krzywa  $B$  – wyk. 26) oraz koncepcja progowego rozproszczenia kolonii<sup>24</sup> opierać się muszą na przesłankach sformułowanych poprzednio, przy omawianiu rozkładu wielkości kolonii lęgowych (str. 27). Stwierdzono bowiem, że wielkość kolonii, jak również zagęszczenie przyczynowo są współzależne.

<sup>24</sup> Znając parametry rozkładu:  $m = 1,65764$ ;  $\sigma = 0,31024$  według wzoru (26) (str. 43) obliczono  $C_{sd}$  w stosunku do prostokątów  $30' \times 30'$  (= 45,46 kolonii). W przeliczeniu na  $100 \text{ km}^2$   $C_{sd} = 2,39$  kolonii. Tak więc krytyczne zagęszczenie kolonii gawrona jest stosunkowo wysokie.



Wykr. 27. Krzywa koncentracji kolonii w prostokątach 0,5-stopniowych (1971 r.).  
*x* – % prostokątów; *y* – % kolonii lęgowych.

Interesująco na tym tle przedstawia się współzależność między progiem maksymalnego rozproszenia a progową wielkością kolonii. Zakładając, że dla ustabilizowanego prosperowania kolonii w warunkach środowisk mało pojemnych niezbędny jest określony minimalny poziom koakcji kooperacyjnej, dającej w wyniku pewien efekt stadny, przyjąć można, że krytyczna wartość tego efektu będzie wielkością stałą, lecz uzależnioną zarówno od wielkości progowej kolonii, jak i progę rozproszenia. Funkcją sprzężenia tych czynników będzie więc iloczyn wartości występujący jako stały względny wskaźnik progowego poziomu efektu stadnego.

Współzależność obydwu czynników określa równanie

$$C_{se} = C_{sc} \cdot C_{sd}, \quad (34)$$

gdzie  $C_{se}$  (= const.) – względny próg minimum efektu stadnego;  $C_{sc}$  – minimalna wielkość progowa kolonii;  $C_{sd}$  – maksymalna wielkość progowa rozproszenia. Znając  $C_{sc}$  (= 8,74 par lęgowych) oraz  $C_{sd}$  (= 2,38 kolonii/100 km<sup>2</sup>) i obliczoną na ich podstawie wartość  $C_{se}$  (= 20,80), można zestawić nomogram relacji różnych wartości  $C_{sc}$  względem  $C_{ds}$ .

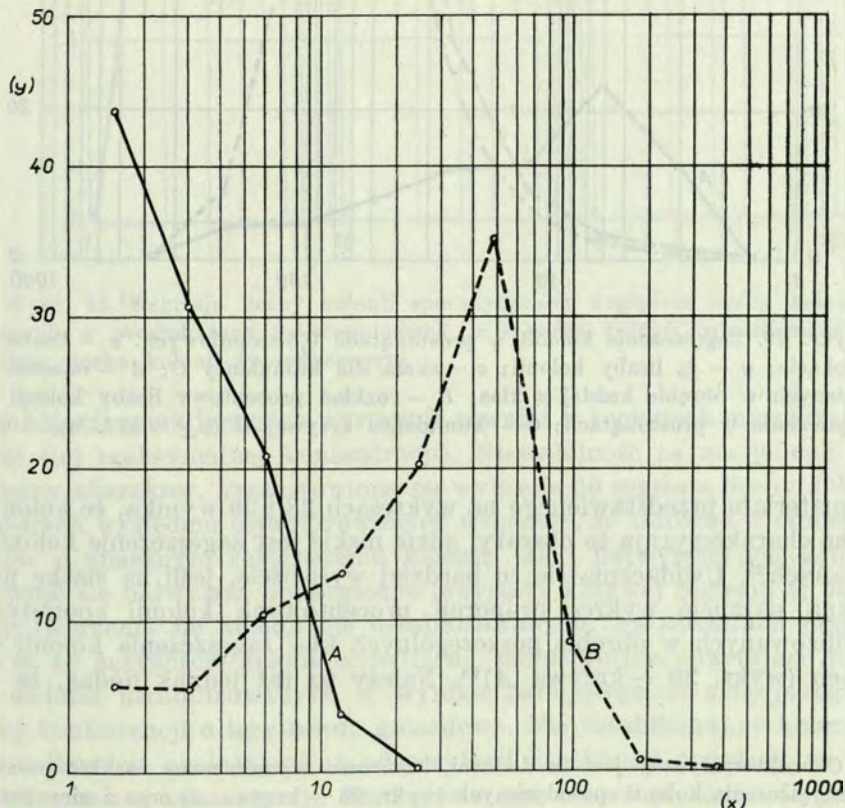
Nomogram ten opisany funkcją

$$y = \frac{20,8}{x}, \quad (35)$$

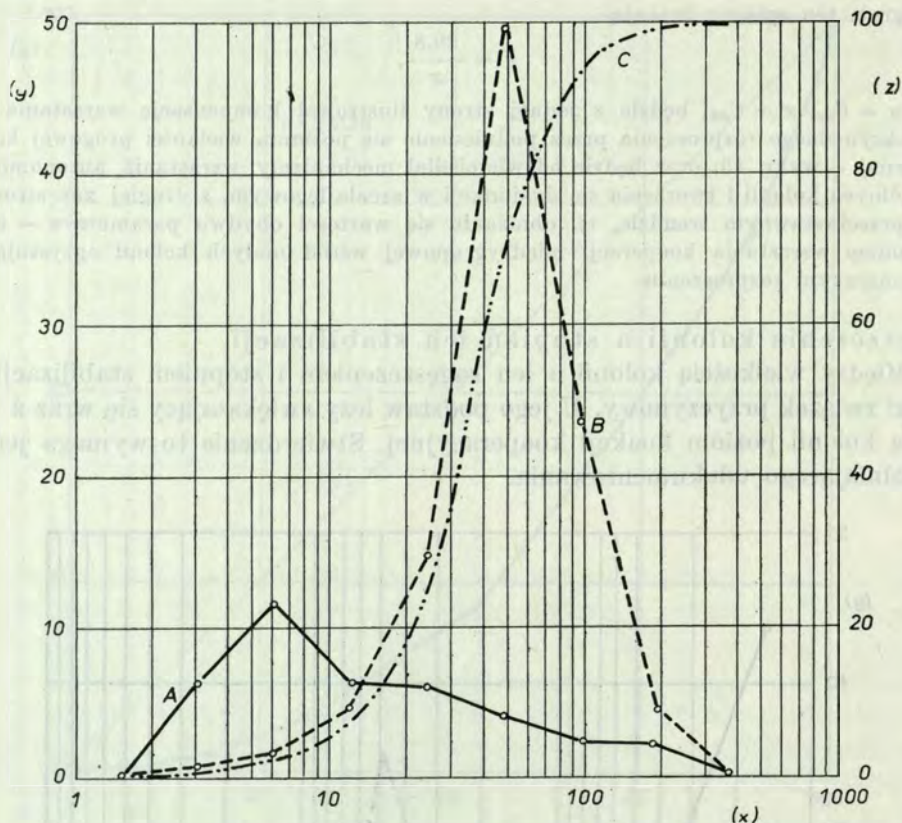
gdzie  $y = C_{sc}$ ,  $x = C_{sd}$ , będzie z jednej strony ilustrował kompensację wzrastania proggu maksymalnego rozproszenia przez podniesienie się poziomu wielkości progowej kolonii (porównaj – wykr. 43) oraz będzie odzwierciedlał mechanizmy wzrastania autonomii poszczególnych kolonii i tworzenia się dysjunkcji w areale lęgowym, z drugiej zaś strony – przy przeciwnym trendzie, tj. obniżaniu się wartości obydwu parametrów – ukaże mechanizm wzrastania kooperacji międzygrupowej wśród małych kolonii egzystujących w nieznacznym rozproszeniu.

### Zagęszczenie kolonii a stopień ich stabilizacji

Między wielkością kolonii a ich zagęszczeniem i stopniem stabilizacji zachodzi związek przyczynowy. U jego podstaw leży zwiększający się wraz z wielkością kolonii poziom koakcji kooperacyjnej. Stwierdzenie to wymaga jednak uzupełniającego udokumentowania.



Wykr. 28. Zagęszczenie kolonii ustabilizowanych i sporadycznych w prostokątach 0,5-stopniowych (1971 r.).  $x$  – liczba kolonii w prostokącie;  $y$  – % prostokątów; A – rozkład procentowy prostokątów według stopnia zagęszczenia kolonii sporadycznych; B – rozkład prostokątów według zagęszczenia kolonii ustabilizowanych.

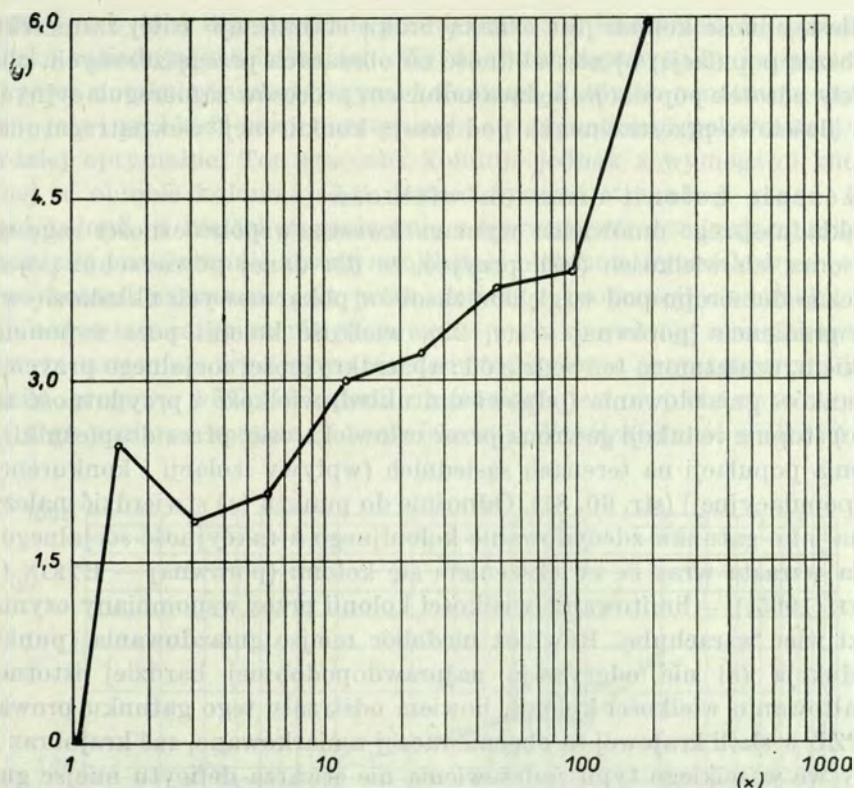


Wykr. 29. Zagęszczenie kolonii w prostokątach 0,5-stopniowych.  $x$  – liczba kolonii w prostokącie;  $y$  – % liczby kolonii;  $z$  – skala dla kumulanty  $C$ ;  $A$  – odsetek kolonii sporadycznych w obrębie każdej z klas;  $B$  – rozkład procentowy liczby kolonii według ich zagęszczenia w prostokątach;  $C$  – kumulanta krzywej  $B$  ( $n_A = 522$ ,  $n_B = 6369$ ).

Z materiału przedstawionego na wykresach 28 i 29 wynika, że kolonie sporadyczne charakteryzują te obszary, gdzie niskie jest zagęszczenie kolonii ustabilizowanych<sup>25</sup>. Uwidacznia się to bardziej wyraziście, jeśli na siatkę półlogarytmiczną narzucić wykres proporcji procentowych kolonii sporadycznych i ustabilizowanych w obrębie poszczególnych klas zagęszczenia kolonii w prostokątach (wykr. 29 – krzywa  $A$ )<sup>26</sup>. Należy tu też jednak dodać, że wzrost

<sup>25</sup> Charakterystyczny jest tu dodatni, krańcowo asymetryczny rozkład prostokątów według zagęszczenia kolonii sporadycznych (wykr. 28 – krzywa  $A$ ) oraz z nieznaczną asymetrią ujemną rozkład prostokątów według zagęszczenia kolonii ustabilizowanych (krzywa  $B$ ).

<sup>26</sup> Przy nieznacznym rozproszeniu, kolonie sporadyczne stanowią do 12% ogółu wszystkich kolonii w danym prostokącie. Odsetek ten spada natomiast do 2% przy zagęszczeniu powyżej 90 kolonii /prostokąt i utrzymuje się na tym poziomie przy najwyższych zagęszczeniach (wykr. 29 – krzywa  $A$ ).



Wykr. 30. Regresja liczby kolonii sporadycznych względem liczby kolonii ustabilizowanych w prostokątach 0,5-stopniowych.  $x$  — liczba kolonii ustabilizowanych;  $y$  — średnia liczba kolonii sporadycznych.

liczby kolonii sporadycznych występuje również w regionach przegęszczenia populacji (jej maksymalnej koncentracji). Niestabilność ta ma jednak zupełnie odmienny charakter. Przedstawiona na wykresie 30 regresja liczby kolonii sporadycznych względem ustabilizowanych wskazuje, że zarówno w odniesieniu do terenów o znacznym rozproszeniu kolonii, jak i najwyższej ich koncentracji obserwuje się najwyższe bezwzględne przyrosty krzywej regresji, tj. najwyższe tempo tworzenia się kolonii nie ustabilizowanych. Na obszarach przegęszczonych są to oczywiście kolonie satelitarne, efemerycznie powstające wokół dużych kolonii ustabilizowanych w wyniku panującego w nich przegęszczenia i silnej konkurencji o terytorium gniazdowe. Nie ustabilizowane kolonie satelitarne całkowicie uzależnione są od oscylacji liczebności populacji na terenach jej maksymalnej koncentracji. Analogiczne zjawisko w stosunku do brytyjskiej populacji *Ardea cinerea* zanotował LACK (1954a), a w odniesieniu do *Ardeola ralloides* — JÓZEFIK (1969b).

Konkludując, obserwuje się dwa typy niestabilności kolonii: a) wynikający ze znacznego (podprogowego) rozproszenia w środowiskach ekstremalnych,

gdzie niestabilność kolonii jest oznaką braku stabilizacji całej zamieszkującej dany obszar populacji; b) niestabilność na obszarach przegęszczonych, obejmująca nikły odsetek populacji, będąca odbiciem procesów samoregulacyjnych stosunków ilościowo-przestrzennych pod presją konkurencji wewnątrzgatunkowej.

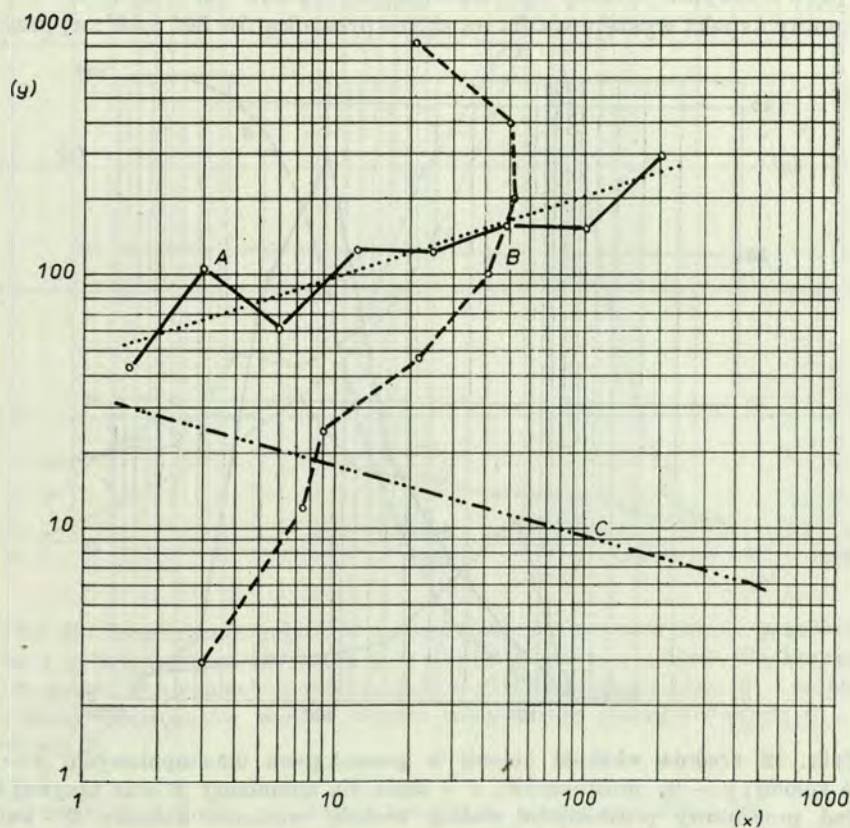
### Zagęszczenie kolonii oraz ich wielkość

Dokładniejszego omówienia wymaga kwestia współzależności zagęszczenia kolonii oraz ich wielkości. Jeśli przyjąć, że dla danej powierzchni pojemność ekologiczna demotopu pod względem zasobów pokarmowych układa się w określonym gradiencie (porównaj — str. 22), wielkość kolonii poza wspomnianym czynnikiem, uzależniona też będzie od: a) atrakcyjności socjalnego przyciągania, b) warunków gniazdowania (odpowiedni układ, wielkość i przydatność zadrzewień), c) stopnia redukcji gawrona przez człowieka oraz przez drapieżniki, d) zagęszczenia populacji na terenach sąsiednich (wpływy izolacji i konkurencji wewnątrzpopulacyjnej) (str. 60, 81). Odnośnie do punktu (a) stwierdzić należy: dla gawrona jako gatunku zdecydowanie kolonijnej atrakcyjność socjalnego przyciągania wzrasta wraz ze zwiększeniem się kolonii (porównaj — ETKIN (1964), REMANE (1965)) — limitowanie wielkości kolonii przez wspomniany czynnik nie wchodzi więc w rachubę. Również niedobór miejsc gniazdowania (punkt (b)), ani redukcja (c) nie odgrywają najprawdopodobniej bardziej istotnej roli w kształtowaniu wielkości kolonii, bowiem odstrząsy tego gatunku prowadzone przez PZŁ w skali krajowej są obecnie raczej umiarkowane, zaś krajobraz Polski zasobny we wszelkiego typu zadrzewienia nie stwarza deficytu miejsc gniazdowania. Teoretycznie należy więc oczekiwać uzależnienia wielkości kolonii od zasobów pokarmowych oraz ograniczającego wpływu izolacji wewnątrzpopulacyjnej.

Jak stwierdzono poprzednio (str. 22) gradient pojemności demotopów ma przebieg liniowo-logarytmiczny. Przy niskich pojemnościach wzrasta rola zagregowania przestrzennego (KACZMAREK 1960), a więc rola koakecji kooperacyjnej co najmniej w trzech aspektach: a) kooperacji w sensie wykrywania trudno dostępnych i rozproszonych źródeł pokarmu (PATERSON 1970; PINOWSKI 1954, 1959a; WERTH 1960), b) kooperacji w sensie sygnalizacji zagrożenia i obrony przed drapieżnikami (JACOBI 1967; PIELOWSKI 1961; RYSZKOWSKI 1954), c) mutualistycznego pobudzania i synchronizacji rozwoju gonad w pierwszej fazie okresu lęgowego (BROWN, URBAN 1969; DARLING 1938; IMMELMANN 1971; MACROBERTS B.R., MACROBERTS M.H., 1972).

Warto rozważyć relacje między tymi trzema rodzajami koakecji w zależności od tego, czy jest to kooperacja międzygrupowa, czy wewnątrzgrupowa. Każdej z wymienionych koakecji odpowiadałby określony, lecz zróżnicowany progowy poziom wielkości kolonii oraz sprzężony z tym stopień ich zagęszczenia. I tak w przypadku znacznego rozproszenia i utrudnionego wyszukiwania źródeł pokarmu dla utrzymania niezbędnego w okresie wykarmiania piskląt budżetu czaso-energetycznego (vide — CARRICK 1972; HAMILTON, WATT 1970) najeko-

nomiczniejsze byłoby zagregowanie przestrzenne z gnieźdzeniem się w niedużych, lecz blisko sąsiadujących koloniach. Warunek ten zapewniałby kooperację międzygrupową pomiędzy sąsiadującymi koloniami, kiedy to penetracja znacznego obszaru, jak i szybkość rozprzestrzeniania się sygnalizacji pokarmowej byłyby najbardziej optymalne. Ten warunek koliduje jednak z wymogami kooperacji obronnej w obrębie kolonii, jak i mutualistycznej stymulacji gonad, bowiem wielkość kolonii, a nie ich zagęszczenie odgrywają tu dominującą rolę. Stąd, przy bardziej przestrzennie zwartym układzie biotopów żerowiskowych wielkość progowa kolonii narzucana jest przez elementy kooperacji obronnej i fizjologicznej, natomiast rozproszenie progowe – przez kooperację żerowiskową. Przy wyspowym natomiast występowaniu demotopów oraz przy znacznym ich rozproszeniu, progowa wielkość kolonii uzależniona jest w pierwszym rzędzie od niezbędnego poziomu kooperacji żerowiskowej. Współzależność wielkości kolonii



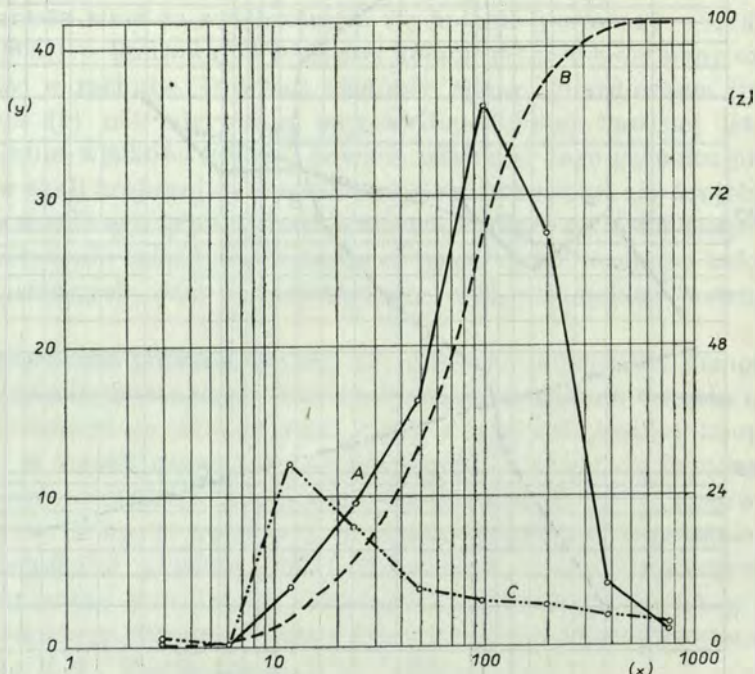
Wykr. 31. Korelacja zagęszczenia kolonii w prostokątach 0,5-stopniowych oraz wielkości kolonii.  $x$  – liczba kolonii w prostokącie;  $y$  – wielkość kolonii;  $A$  – regresja średnich wielkości kolonii względem ich zagęszczenia w prostokątach ( $y = 45 x^{0,3153}$ );  $B$  – regresja średniego zagęszczenia w prostokątach względem wielkości kolonii.

oraz ich zagęszczenia w warunkach granicznych prosperowania populacji (pessimum ekologicznego) jest tu ewidentna.

W gradiencie środowisk suboptymalnych i optymalnych rozpatrywana współzależność jest nadal istotna (wykr. 31 — krzywa A), jednakże przy coraz wyższych zagęszczeniach maleje logarytmicznie<sup>27</sup>. Wiąże się to ze zmniejszającym się logarytmicznie w stronę wyższych zagęszczeń ograniczającym wpływem izolacji wewnątrzpopulacyjnej. Równanie funkcji pochodnej krzywej regresji wielkości kolonii względem ich zagęszczenia jest doskonałą ilustracją gradientu siły oddziaływania izolacji wewnątrzpopulacyjnej, zaś różniczki krzywej regresji uznać należy za wartości względnych wskaźników ograniczającego wielkość kolonii oddziaływania izolacji<sup>28</sup>.

### Rozmieszczenie liczebności populacji

Znając sprzężenie zagęszczenia kolonii, ich wielkości, stopnia stabilizacji oraz wpływu stopnia izolacji wewnątrzpopulacyjnej, warto zwrócić uwagę na przestrzenny aspekt występowania na siatce prostokątów 30' × 30': a) przeciętnej



Wykr. 32. Średnia wielkość kolonii w prostokątach 0,5-stopniowych.  $x$  — średnia wielkość kolonii;  $y$  — % prostokątów;  $z$  — skala dla kumulanty  $B$  oraz krzywej  $C$ ;  $A$  — rozkład procentowy prostokątów według średniej wielkości kolonii;  $B$  — kumulanta krzywej  $A$ ;  $C$  — % kolonii sporadycznych w obrębie każdej z klas.

<sup>27</sup>  $r_{xy} = +0,891 \pm 0,09$ .

<sup>28</sup> Równanie regresji ma postać

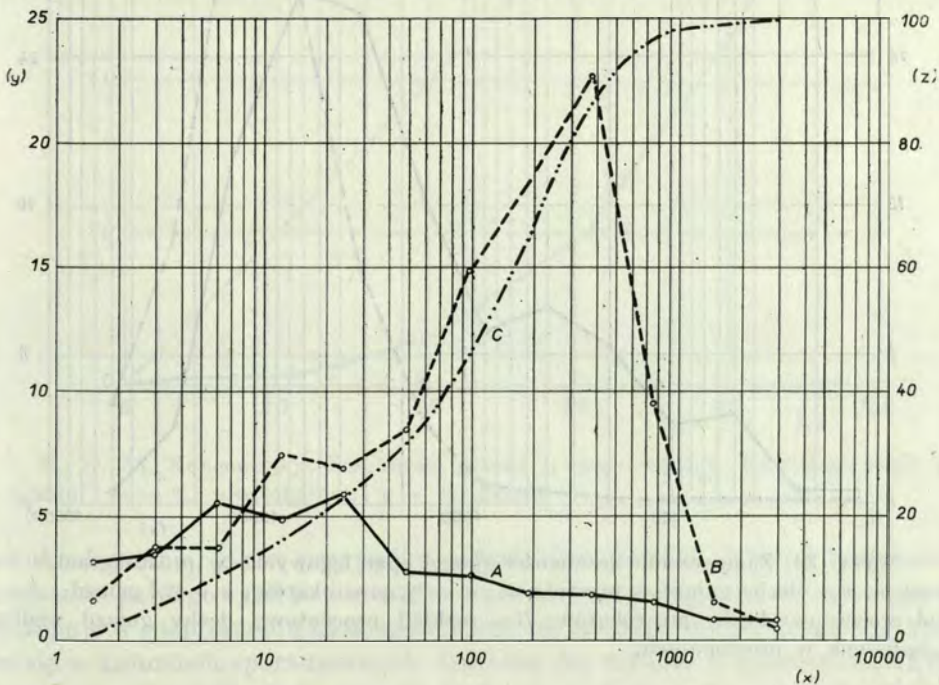
$$y = 45 x^{0,3153}, \quad (36)$$



wielkości kolonii, b) wiążące się z tym rozmieszczenie liczebności populacji. Pozwoli to ogólnie zorientować się w całokształcie warunków przestrzennego występowania democenu gawrona.

Z rozkładu przeciętnej wielkości kolonii, charakterystycznej dla poszczególnych prostokątów (kształtem zbliżonego do rozkładu lognormalnego) wynika, że na połowie obszaru Polski nie przekracza ona liczby 72 gniazd; na  $\frac{3}{4}$  terenu jest mniejsza, niż 100 gniazd i zaledwie na 2 % obszaru przewyższa liczbę 250 par (wykr. 32).

Charakterystyka arealu badanej populacji pod względem zagęszczenia w przeliczeniu na wskaźnik powierzchniowy (100 km<sup>2</sup>) ujawnia nowe cechy strukturalne w relacji powierzchni zajmowanej przez gawrona do jego liczebności



Wykr. 33. Zagęszczenie gniazd w prostokątach 0,5-stopniowych (w przeliczeniu na 100 km<sup>2</sup>).  $x$  – liczba gniazd/100 km<sup>2</sup>;  $y$  – % prostokątów;  $z$  – skala dla krzywych A, C; A – % gniazd w koloniach sporadycznych w obrębie każdej z klas; B – rozkład procentowy liczby prostokątów według stopnia zagęszczenia gniazd/100 km<sup>2</sup>; C – kumulanta krzywej B.

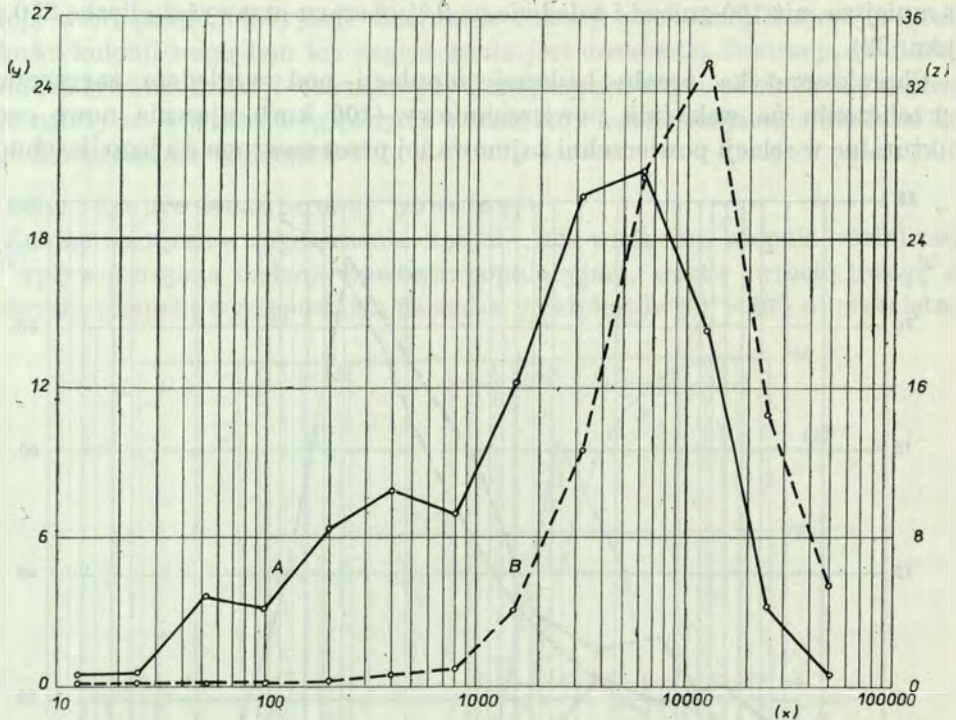
gdzie  $y$  – wielkość kolonii;  $x$  – liczba kolonii w prostokącie 30' × 30'.

Różniczkując to równanie, otrzymujemy

$$dy = 14,19 x^{-0,6847} dx. \quad (37)$$

Równanie funkcji pochodnej wskazuje, że w miarę zwiększania się liczby kolonii w prostokącie logarytmicznie maleją przyrosty ich średniej wielkości.

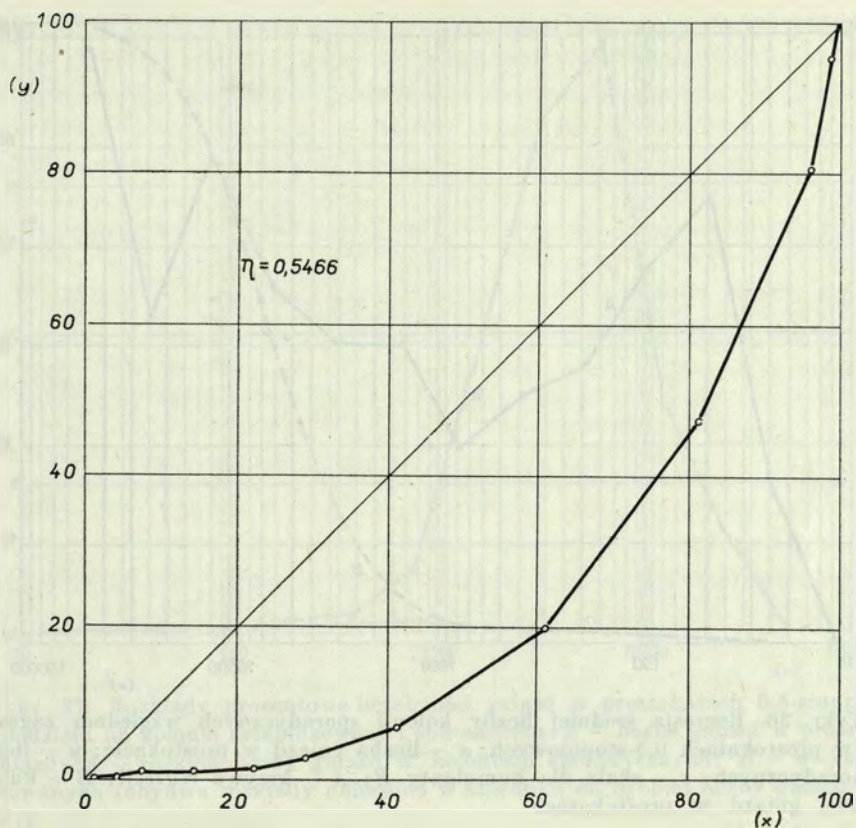
(wykr. 33). Ponad połowę obszaru cechuje zagęszczenie poniżej 1 pary/km<sup>2</sup> i 75 % poniżej 2 par/km<sup>2</sup>. Obszary o słabo ustabilizowanej populacji, pomimo że gawron zaliczany jest do najpospolitszych gatunków krajowych, są więc bardzo znaczne. Utrzymanie się na nich tego gatunku odbywać się może prawdopodobnie przez stały dopływ osobników z terenów przegęszczonych.



Wykr. 34. Zagęszczenie liczebności gniazd (par lęgowych) w prostokątach 0,5-stopniowych.  $x$  – liczba gniazd w prostokącie;  $y$  – % prostokątów;  $z$  – % gniazd;  $A$  – rozkład procentowy liczby prostokątów;  $B$  – rozkład procentowy liczby gniazd według ich zagęszczenia w prostokątach.

Interesująco na tle charakterystyki terenu pod względem zagęszczenia przedstawia się rozkład liczebności gniazd zestawiony według gradacji zagęszczenia (wykr. 34). Stosunkowo największy potencjał populacji koncentruje się w prostokątach o zagęszczeniu 8000 – 16000 par/prostokąt 30' × 30', czyli na terenach, gdzie zagęszczenie wynosi 500 – 1000 par/100 km<sup>2</sup> (porównaj – wykr. 33). Tereny te, stanowiące 14,4 % badanego arealu, zamieszkuje 33,4 % liczebności gatunku (wykr. 34).

Charakterystykę koncentracji liczebności par lęgowych zestawiono na wykresie 35. O ile, jak wspomniałem poprzednio (str. 46), 50 % kolonii koncentrowało się na  $\frac{1}{4}$  powierzchni, to koncentracja liczby par lęgowych jest tu jeszcze większa – na  $\frac{1}{4}$  powierzchni kraju koncentruje się 62 % populacji.

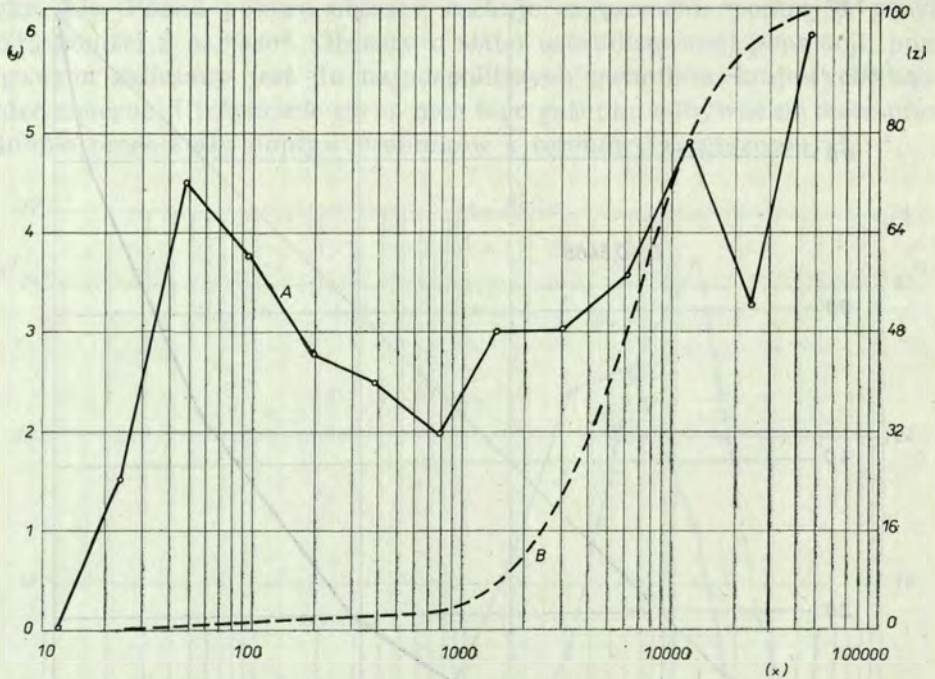


Wykr. 35. Koncentracja liczebności gniazd w prostokątach 0,5-stopniowych ( $\eta = 0,5466$ ).  $x$  – % prostokątów;  $y$  – % gniazd.

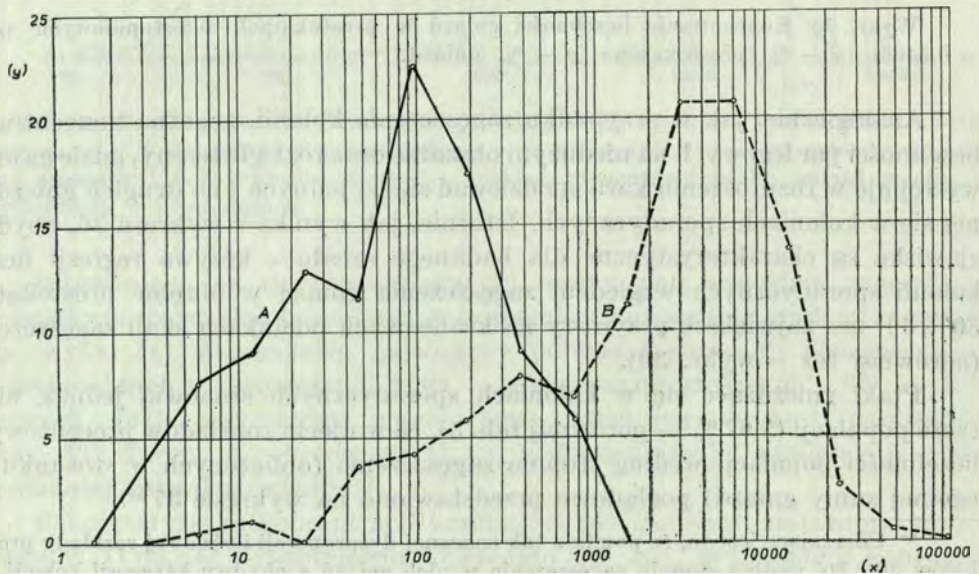
Analogicznie, jak w przypadku zagęszczenia kolonii, znaczna koncentracja liczebności par lęgowych na niedużym obszarze oraz rozległe tereny, gdzie gawron występuje w rozproszeniu każą spodziewać się na jednych i na drugich gnieźdzeniach się w koloniach sporadycznych. Istotnie, jak wynika z wykresu 36, obydwa zjawiska są charakterystyczne dla badanego arealu – krzywa regresji liczby kolonii sporadycznych względem zagęszczenia gniazd w obrębie prostokątów  $30' \times 30'$  ma największe przyrosty na krańcowych odcinkach skali zagęszczenia (porównaj też – wykr. 30).

Ptaki gnieźdzące się w koloniach sporadycznych stanowią jednak nikłą część populacji (1,67 % – porównaj tab. 5), co w ujęciu rozkładów procentowych liczebności populacji według stopnia zagęszczenia (obliczonych w stosunku do ogólnej sumy gniazd) poglądowo przedstawiono na wykresie 37<sup>29</sup>.

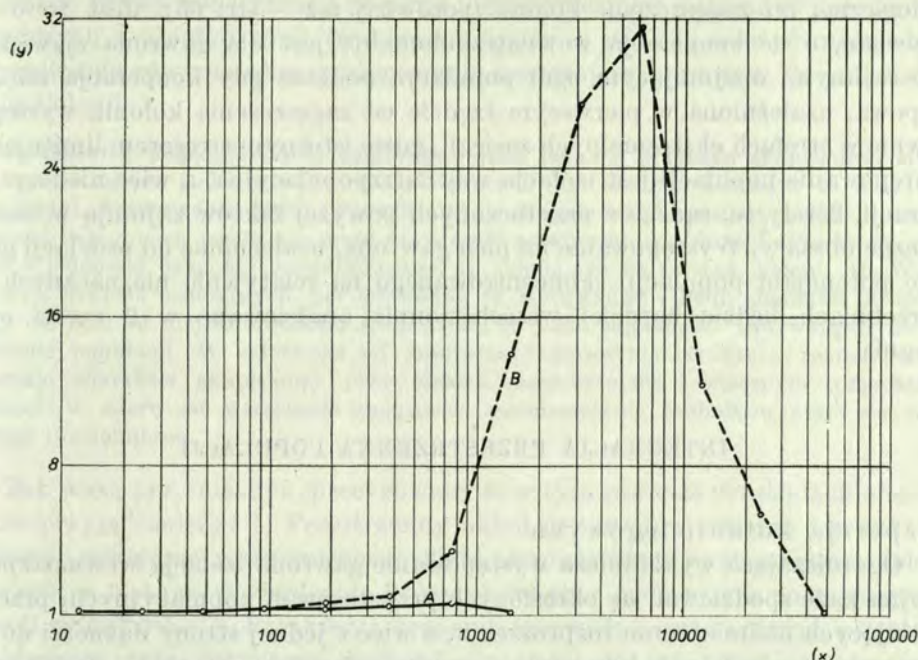
<sup>29</sup> Uderzające jest to, że pomimo tak znacznej dysproporcji ilościowej rozkłady prostokątów  $30 \times 30'$  według stopnia zagęszczenia w nich gniazd z obydwu kategorii kolonii wykazują znaczne podobieństwo (wykr. 38). Są one jednak daleko przesunięte fazami, co raz jeszcze podkreśla specyfikę lęgowisk nie ustabilizowanych.



Wykr. 36. Regresja średniej liczby kolonii sporadycznych względem zagęszczenia gniazd w prostokątach 0,5-stopniowych.  $x$  – liczba gniazd w prostokącie;  $y$  – liczba kolonii sporadycznych;  $z$  – skala dla kumulanty  $B$ ;  $A$  – krzywa regresji;  $B$  – kumulanta liczebności gniazd w prostokątach.



Wykr. 38. Rozkłady procentowe liczebności prostokątów 0,5-stopniowych według stopnia zagęszczenia gniazd.  $x$  – liczba gniazd w prostokącie;  $y$  – % prostokątów;  $A$  – rozkład według zagęszczenia gniazd w koloniach sporadycznych;  $B$  – rozkład według zagęszczenia gniazd w koloniach ustabilizowanych.



Wykr. 37. Rozkłady procentowe liczebności gniazd w prostokątach 0,5-stopniowych według podziału na kolonie ustabilizowane i sporadyczne.  $x$  – liczba gniazd w prostokącie; – % gniazd;  $A$  – rozkład liczby gniazd w koloniach sporadycznych;  $B$  – w koloniach ustabilizowanych (obydwa rozkłady obliczono w stosunku do ogólnej liczby gniazd –  $n = 852261$ ).

Na przedstawionym tle przestrzennej struktury rozmieszczenia kolonii lęgowych (str. 46), ich przeciętnej wielkości oraz liczebności populacji warto rozważyć kwestię całkowitej oraz cząstkowej korelacji wymienionych elementów. Skoro wielkość kolonii wykazuje ścisły związek z ich zagęszczeniem (str. 52), obydwa parametry zdecydowanie korelować powinny z zagęszczeniem populacji, a więc przestrzennym rozmieszczeniem jej liczebności. Istotnie, korelacja ta jest stosunkowo wysoka<sup>30</sup>. Korelacje cząstkowe<sup>31</sup> ujawniają jednak, że znacznie silniej (od tego, co wynika ze wskaźników korelacji całkowitej) przyczynowo powiązane są ze sobą zagęszczenie populacji oraz przeciętna wielkość kolonii, niż zagęszczenie kolonii i liczebność populacji. Wielkość kolonii, jako czynnik wewnątrzpopulacyjny ma więc dla ogólnego prosperowania populacji wyższe walory

<sup>30</sup> Współczynniki korelacji: liczby kolonii w kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km ( $x$ ) oraz liczebności par lęgowych ( $y$ )  $r_{xy} = +0,899 \pm 0,013$ ; przeciętnej wielkości kolonii ( $z$ ) i liczebności par lęgowych ( $y$ )  $r_{zy} = +0,766 \pm 0,027$ .

<sup>31</sup> Współczynniki korelacji cząstkowej: zagęszczenia kolonii ( $x$ ) i zagęszczenia par lęgowych ( $y$ ) z wyeliminowaniem wpływu wielkości kolonii ( $z$ )  $r_{xy.z} = 0,860 \pm 0,017$ ; wielkości kolonii i zagęszczenia par lęgowych z wyeliminowaniem wpływu zagęszczenia  $r_{zy.x} = +0,821 \pm 0,021$ . Różnice między współczynnikami są istotne przy  $P = 0,01$ .

ekologiczne, niż zagęszczenie kolonii (porównaj też — str. 65). Jest to o tyle oczywiste, o ile kooperacja wewnątrzkolonialna jest dla gawrona zjawiskiem powszechnym, obejmującym ogół populacji, podczas gdy kooperacja międzygrupowa, uzależniona w pierwszym rzędzie od zagęszczenia kolonii, występuje głównie w strefach ekstremalnych zasięgu, gdzie istotnym stresorem limitującym występowanie populacji jest izolacja wewnątrzpopulacyjna, a więc niedosyt kooperacji. Strefy te, sądząc z przytoczonych powyżej faktów zajmują w zasięgu znaczne obszary. Występowanie na nich gawrona, uzależnione od oscylacji głównego potencjału populacji, skoncentrowanego na relatywnie nieznacznych powierzchniach będzie bardziej wszechstronnie analizowane w 2 części opracowania.

### INTEGRACJA PRZESTRZENNA POPULACJI

#### Dyspersja kolonii lęgowych

Ograniczająca wykładniczo występowanie gawrona izolacja wewnątrzpopulacyjna każe spodziewać się określonych przystosowań populacyjnych, przeciwdziałających nadmiernemu rozproszeniu, a więc z jednej strony dążności do zintegrowania osobników w kooperujące grupy, z drugiej — dążności do integracji przestrzennej poszczególnych grup w agregacje terytorialne. Pierwsza z kwestii charakteryzuje się bogatym piśmiennictwem dotyczącym zintegrowania na poziomie grupy<sup>32</sup> i nie wymaga szerszej dyskusji. Konieczne natomiast staje się przeanalizowanie dyspersji przestrzennej stanowisk lęgowych, ustalenie, w jakiej mierze ich rozmieszczenie uzależnione jest: a) od warunków narzuconych niejednorodnością środowiska (mozaikowością rozmieszczenia demotopów), b) uwarunkowane rozpatrywanym poprzednio sprzężeniem czynników wewnątrzpopulacyjnych. Problem jest dwójako trudny — po pierwsze brak jest piśmiennictwa bezpośrednio dotyczącego zagadnienia, po drugie — wątpliwe,

<sup>32</sup> Materiały dotyczące socjalnych momentów biologii gawrona omawiane są w publikacjach; BUSSE 1959, 1962; COOMBS 1971; DUNNET, FORDHAM, PATTERSON 1969; HOLYACK, 1968; KLICHOWSKI 1963; MALMBERG, 1971; OWEN 1959; PATTERSON, DUNNET, FORDHAM 1971; PINOWSKI 1954, 1959a, b, 1960 a; SAMORODOV 1935. Problemy związane z efektem grupy, wpływem socjalnego trybu życia na przeżywalność, różnymi formami współżycia kolonijnego i stadnego innych gatunków analizowane są w pracach: AINLEY 1972; BELOPOLSKIJ 1955; BLOCH 1970; BOX 1973; BREDER 1959; BROWN 1967; URBAN 1969; CROOK 1961, 1970; DARLING 1939; ETKIN 1964 a, b; GERVET 1968; GRASSÉ 1946; HORN 1968; IMMELMANN 1971; JACOBI 1965, 1967; JÓZEFIK 1954, 1957, 1969 a, b, 1970 a; KADLEC, DRURY 1968; KLIMENKO 1950; LING 1965; MODESTOV 1943, 1967; MACROBERTS B. R., MACROBERTS M. H. 1972; ORIANIS 1971; PAJUSOVA 1965; PATTERSON 1965; PISARSKI 1973; RICHDALLE 1957; ROMAŠEVA 1940; ROŠEVSKIJ 1974; RYSZKOWSKI 1954; SABINE 1956; SAPIN-JALOUSTRE 1960; WERTH 1960; WYNNE-EDWARDS 1962.

czy wobec prawa koncentracji (według logarytmicznych rozkładów) czynników biotycznych i abiotycznych środowiska (patrz — str. 23) założyć można losowe, względnie równomierne występowanie demotopów, a na tym tle badać dyspersję kolonii.

Jakkolwiek niejednorodność środowiska, jako jedna z przyczyn skupiskowej struktury rozmieszczenia podawana jest w wielu pracach (np. ALLEE, EMERSON et al. 1958; COLE 1946; SOUTHWOOD 1966; TROJAN 1974), dotychczas nie rozstrzygnięto — na ile, i w jakich warunkach wynik ten może decydować o tworzeniu się skupisk. Chodzi tu oczywiście o jednostki dyspersji ponadosobnicze, tj. składające się ze stad, kolonii itp. W stosunku do skupisk osobniczych, jak udowodnił to KACZMAREK (1960), charakter dyspersji zależy nie tyle od niejednorodności środowiska, co jego pojemności wpływającej na zagęszczenie populacji. W zależności od gradientu zagęszczenia struktura rozmieszczenia przejmuje charakter skupiskowy przy niskich zagęszczeniach i znacznym rozproszeniu populacji, w miarę zaś wzrastania zagęszczeń rozmieszczenie osobników staje się coraz bardziej równomierne.

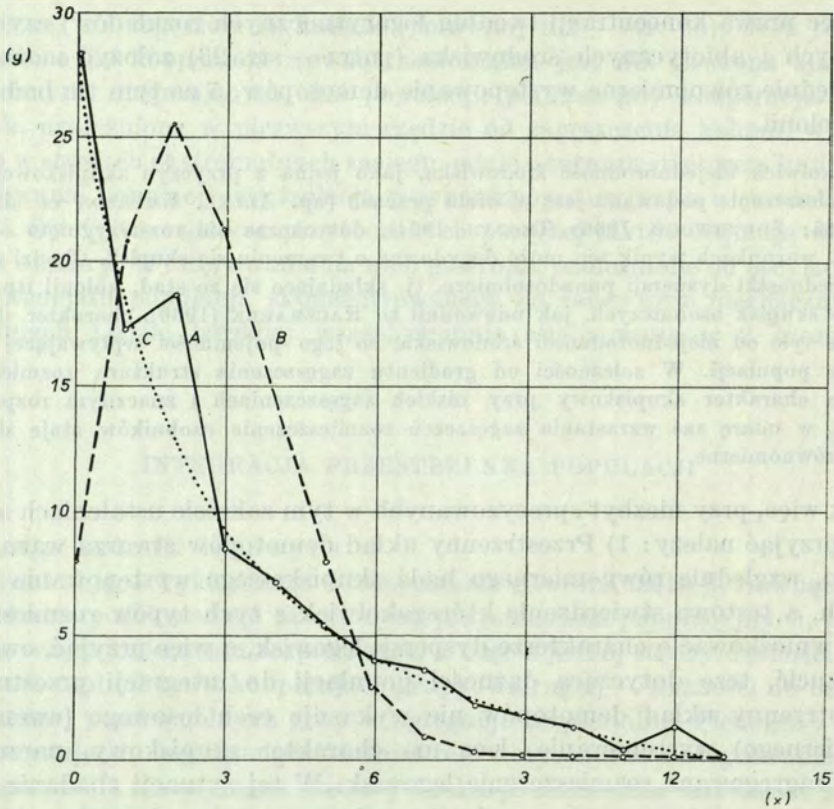
Tak więc, przy niezbyt sprecyzowanych w tym zakresie ustaleniach alternatywnie przyjąć należy: 1) Przestrzenny układ demotopów stwarza warunki dla losowego, względnie równomiernego bądź skupiskowego występowania kolonii lęgowych, a testowe stwierdzenie któregokolwiek z tych typów rozmieszczenia pozwoli wnioskować o charakterze dyspersji lęgowisk, a więc przyjąć, ewentualnie odrzucić, tezę dotyczącą dążności populacji do integracji przestrzennej. 2) Przestrzenny układ demotopów nie wykazuje cech losowego (ewentualnie równomiernego) występowania, lecz ma charakter skupiskowy, narzucający również zagregowane rozmieszczenie lęgowisk. W tej sytuacji zbadanie trendu przestrzennego zintegrowania populacji musi się opierać na innych, niż metody testowania dyspersji rozwiązaniach.

Zakładając według pierwszego wariantu, że rozmieszczenie kolonii w obrębie badanego arealu nie jest losowe, lecz wykazuje tendencje grupowania się w agregacje, dla udokumentowania tej tezy przebadano testem  $\chi^2$  różnice między rozkładami empirycznym i teoretycznym występowanie kolonii w wylosowanych 225 kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km — rozkład teoretyczny zbudowany był w oparciu o prawdopodobieństwa POISSONA. Znaczne zróżnicowanie tych rozkładów ogólnie wyklucza losowość rozmieszczenia<sup>33</sup>. Zastosowanie roz-

<sup>33</sup>  $\chi^2$  różnicy (= 292 przy  $df = 7$ ) obydwu rozkładów przedstawionych na wykresie 39 wskazuje na istotne między nimi zróżnicowanie. Charakterystyki rozkładu empirycznego (krzywa A) kwadratów według liczby kolonii w nich zawartych:  $\bar{x} = 2,52$ ,  $\sigma_x = 2,72$ , Rozkład teoretyczny (krzywa B) opiera się na występowaniu według prawdopodobieństw POISSONA

$$y_p = \frac{(\bar{x}^x)N}{x!(e\bar{x})}, \quad (38)$$

gdzie  $N$  — ogólna liczba kolonii w 225 kwadratach ( $N = 567 = 100\%$ ),  $\bar{x}$  — średnia liczba kolonii w kwadratach ( $\log \bar{x} = 0,4014$ );  $\log e\bar{x} = 1,09103$ ;  $x$  — liczba kolonii w danej klasie.



Wykr. 39. Rozkład przestrzennego rozmieszczenia kolonii lęgowych gawrona (na podstawie 225 wylosowanych kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km).  $x$  – liczba kolonii w kwadracie;  $y$  – % kwadratów;  $A$  – rozkład empiryczny;  $B$  – rozkład teoretyczny według prawdopodobieństwa POISSONA;  $C$  – interpolacja krzywej  $A$  ( $\chi^2$  różnicy rozkładów = 292 przy  $df = 7$ ).

kładu MORISITY (1959, 1962, 1964) wskazuje również na znaczną skupiskowość układu przestrzennego kolonii<sup>34</sup>.

Obydwa testy nie pozwalają jednak obliczyć precyzyjniej prawdopodobieństwa losowości występowania kolonii w obrębie badanego układu. Umożli-

<sup>34</sup> Rozkład MORISITY (1959, 1962, 1964), stosowany dotąd do badania rozmieszczenia przestrzennego osobników, jest przeznaczony do badania układów statycznych. Dostosowałem go do testowania skupiskowości rozmieszczenia kolonii lęgowych w postaci

$$I_o = \frac{\left( \sum_{i=1}^q f n_i^2 - N \right)}{N(n-1)}, \quad (39)$$

gdzie  $q$  – liczba wylosowanych kwadratów;  $N$  – ogólna liczba kolonii we wszystkich kwadratach;  $n$  – liczba kolonii w poszczególnych klasach;  $i$  – wielkość klasy;  $f$  – liczba kwadratów w poszczególnych klasach.

$I_o = 418$  wskazuje na znaczną skupiskowość układu przestrzennego kolonii.



wia to rachunek według metody CLARKA i EVANSA (1964)<sup>35</sup>. Prawdopodobieństwo braku zróżnicowania między średnią odległości minimalnych a średnią teoretyczną odległości przy ewentualnym rozmieszczeniu losowym jest znikome ( $P = 0,000002$ ) — praktycznie więc żadne. Przy tak znikomym prawdopodobieństwie niezróżnicowania średnich, prawdopodobieństwo lokalizacji poszczególnych kolonii w uniezależnieniu od układu przestrzennego kolonii z bliższego i dalszego otoczenia jest również bardzo znikome, a więc preferowanie miejsc dla założenia kolonii przez nowo osiedlające się stada uzależnione jest od istnienia w najbliższej okolicy już istniejących lęgówisk.

Przyjmując wariant drugi, tzn. że skupiskowy charakter rozmieszczenia demotopów *a priori* narzuca strukturę zagregowanego rozmieszczenia kolonii lęgowych, testowanie dyspersji dotychczasowymi metodami uznać należy za bezprzedmiotowe. Wobec braku danych dotyczących dyspersji demotopów, niemożliwe też staje się testowanie różnic wskaźników ich dyspersji oraz dyspersji lęgówisk. Przebadanie przeto kwestii integracji przestrzennej lęgówisk opieram na dwóch innych momentach: a) na analizie korelacji wielokrotnej wskaźników dyspersji kolonii lęgowych, ich zagęszczenia, wielkości, oraz zagęszczenia popu-

<sup>35</sup> Metoda CLARKA i EVANSA (1964) zastosowana pierwotnie w fitosocjologii, a obecnie w nieco zmodyfikowanej formie, opiera się na obliczeniu stopnia zróżnicowania między średnią odległości minimalnych między koloniami ( $\bar{x}_m$ ) a teoretyczną średnią, obliczoną dla odległości przy ewentualnym rozmieszczeniu losowym ( $\bar{x}_l$ ). W przypadku badanej populacji  $\bar{x}_m = 2,160$  km ( $\sigma_{x_m} = 4,99$ ), natomiast

$$\bar{x}_l = \frac{1}{2V\rho}, \quad (40)$$

gdzie  $\rho$  — gęstość rozmieszczenia — liczba kolonii/km<sup>2</sup> (= 1 kolonia/51,1 km<sup>2</sup>), stąd  $\bar{x}_l = 3,597$  km.

Jeżeli współczynnik zróżnicowania obu średnich przedstawimy wzorem

$$R = \bar{x}_m / \bar{x}_l, \quad (41)$$

to  $R = 1$  określa rozmieszczenie losowe,  $R < 1$  — rozmieszczenie skupiskowe, a  $R > 1$  — rozmieszczenie rozproszone (równomierne).

W przypadku gawrona  $R = 0,6005$ , co wskazuje na występowanie skupiskowe. Istotność zróżnicowania

$$t = \frac{\bar{x}_m - \bar{x}_l}{S_{\bar{x}_l}}, \quad (42)$$

gdzie  $S_{\bar{x}_l}$ , błąd standardowy średniej  $\bar{x}_l$ , jest obliczany wzorem

$$S_{\bar{x}_l} = \frac{0,26136}{\sqrt{N\rho}} (= 0,10082), \quad (43)$$

gdzie 0,26136 — wartość stała (CLARK, EVANS 1964);  $N$  — ogólna liczba pomiarów odległości minimalnych.

Stąd  $t = 14,25$ ;  $P = 0,000002$ .

lacji; b) na analizie rozkładów odległości między koloniami (vide — następny podrozdział).

Odnosnie do pierwszego momentu zakładam: a) Jeśli na tle skupiskowego występowania demotopów rozmieszczenie łągowisk nie stanowi w zupełności powielenia ich struktury przestrzennej, lecz uwarunkowane jest w określonej mierze również trendem integracyjnym populacji, to korelacje cząstkowe wskaźnika dyspersji kolonii względem ich wielkości oraz zagęszczenia populacji ujawnią ekologiczne walory tego trendu. Innymi słowy — na ile stopień zagregowania łągowisk wpłynie dodatnio na zwiększenie się wielkości kolonii oraz lizebności populacji, na tyle oczekiwać można dążności populacji do zintegrowania przestrzennego, tj. aktywnego preferowania przez poszczególne mikropopulacje demotopów w najbliższym sąsiedztwie już istniejących łągowisk. I przeciwnie — jeśli okaże się, że gradient dyspersji łągowisk pozostanie bez zróżnicowanego wpływu na poszczególne elementy struktury przestrzennej populacji, odrzucić należy tezę modyfikującego rozmieszczenie populacji wpływu czynnika integrującego. Za wskaźnik zagregowania przyjęto współczynniki dyspersji kolonii łągowych obliczone dla 15 wylosowanych prostokątów  $30' \times 30'$  według metody SOUTHWODA (1966).

Dla każdego z wylosowanych prostokątów, z których każdy rozbity był z kolei na 15 tzw. małych kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km obliczono: wariancję  $S^2$  oraz średnią  $\bar{x}$  liczby kolonii w małych kwadratach. Stopień, w jakim rozmieszczenie kolonii odbiega od losowego modelu POISSONA testowano

$$\chi^2 = \frac{S^2(n-1)}{\bar{x}}, \quad (44)$$

wskaźnik dyspersji obliczono

$$d = \frac{\chi^2}{n-1}, \quad (45)$$

co arytmetycznie jest postacią identyczną z wzorami podawanymi np. przez ROKICKIEGO (1965) oraz TROJANA (1974). We wszystkich przypadkach wartość  $d > 1$  wskazuje na zagregowany układ przestrzenny kolonii. Charakterystyki dyspersji kolonii w poszczególnych prostokątach

$d$	$\chi^2$	$S^2$	$\bar{x}$	$d$	$\chi^2$	$S^2$	$\bar{x}$
1,23	17,16	1,14	0,93	2,58	36,11	3,43	1,33
1,32	18,53	2,21	1,67	2,59	36,25	4,48	1,73
1,62	22,71	3,36	2,07	2,70	37,85	7,03	2,60
1,95	27,25	3,64	1,87	2,84	39,77	8,72	3,07
2,02	28,34	11,60	5,73	2,85	39,87	14,44	5,07
2,16	30,19	6,90	3,20	3,23	45,25	14,22	4,40
2,47	34,52	1,80	0,73	3,48	48,76	9,30	2,67
2,47	34,51	4,93	2,00				

Uznając wartość wskaźnika dyspersji kolonii za miarę ich zagregowania, stopień zagregowania przy niskich zagęszczeniach populacji, tj. w regionach

pessimum ekologicznego zasięgu powinien mieć pierwszorzędne znaczenie przystosowawcze i w pierwszym rzędzie powinien rzutować na wielkość kolonii, a więc stabilność populacji. Et vice versa — w regionach koncentracji (optimum) zagregowanie na skutek wzrastających nacisków konkurencji wewnątrzgatunkowej traci wspomniane walory. Zestawione poniżej korelacje cząstkowe stopnia zagregowania lęgówisk oraz rozpatrywanych dotychczas elementów struktury przestrzennej pozwolą kwestię przeanalizować dokładniej.

Współczynniki korelacji wielokrotnej obliczono na materiałach pobranych losowo — 15 prostokątów  $30 \times 30'$  obejmujących 225 kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km. Oznaczenia 1 — wskaźnik zagregowania kolonii lęgowych, 2 — zagęszczenie kolonii, 3 — wielkość kolonii, 4 — zagęszczenie par lęgowych.

Wartości współczynników (przy poziomie  $P = 0,05$ ) nieistotnie statystycznie ujęto w nawiasy, natomiast nie zróżnicowane statystycznie współczynniki korelacji cząstkowej w stosunku do współczynników korelacji całkowitej oznaczono gwiazdkami

a) $r_{12} = +0,344 \pm 0,059$	d) $r_{23} = +0,452 \pm 0,053$
$r_{12.3} = (+0,065 \pm 0,066)$	$r_{23.1} = +0,299 \pm 0,061$
$r_{12.4} = -0,294 \pm 0,061$	$r_{23.4} = -0,368 \pm 0,058$
$r_{12.34} = -0,145 \pm 0,065$	$r_{23.14} = (-0,138 \pm 0,065)$
b) $r_{13} = +0,665 \pm 0,037$	e) $r_{24} = +0,899 \pm 0,013$
$r_{13.2} = +0,608 \pm 0,042^*$	$r_{24.1} = +0,841 \pm 0,019$
$r_{13.4} = +0,432 \pm 0,054$	$r_{24.3} = +0,860 \pm 0,017$
$r_{13.24} = +0,410 \pm 0,056$	$r_{24.13} = +0,798 \pm 0,024$
c) $r_{14} = +0,506 \pm 0,050$	f) $r_{34} = +0,766 \pm 0,027$
$r_{14.2} = +0,449 \pm 0,053^*$	$r_{34.1} = +0,498 \pm 0,050$
$r_{14.3} = (-0,005 \pm 0,067)$	$r_{34.2} = +0,821 \pm 0,022$
$r_{14.23} = (-0,120 \pm 0,066)$	$r_{34.12} = +0,614 \pm 0,040$

Wyrażone tu zależności, w rzeczywistości mają charakter nieliniowy, stąd wartości bezwzględne współczynników korelacji są najprawdopodobniej zaniżone. Z tych też względów pominięto obliczenie współczynników regresji.

Korelacja między stopniem zagregowania kolonii ich zagęszczeniem (punkt a), po wyłączeniu wpływów wielkości kolonii oraz zagęszczenia populacji jest ujemna — zmniejszającym się zagęszczeniem kolonii towarzyszy wzrost ich zagregowania. Skorelowanie zagregowania kolonii z ich wielkością (punkt b) jest znaczne, nawet po wyłączeniu wpływów zagęszczenia kolonii i zagęszczenia ogólnego populacji. Sprzężenie tych dwóch czynników, z których pierwszy jest wykładnikiem zintegrowania międzygrupowego, drugi — wewnątrzgrupowego i które odgrywają zasadniczą rolę w zwiększaniu poziomu koakcji kooperacyjnej, jest najbardziej ewidentnym dowodem trendu integracji przestrzennej populacji. Sprzężenie to wpływa zasadniczo na korelację zagregowania względem zagęszczenia populacji (punkt c) — korelacja ta po wyłączeniu wpływu wielkości kolonii zanika. Kształtowanie powiązań między zagęszczeniem

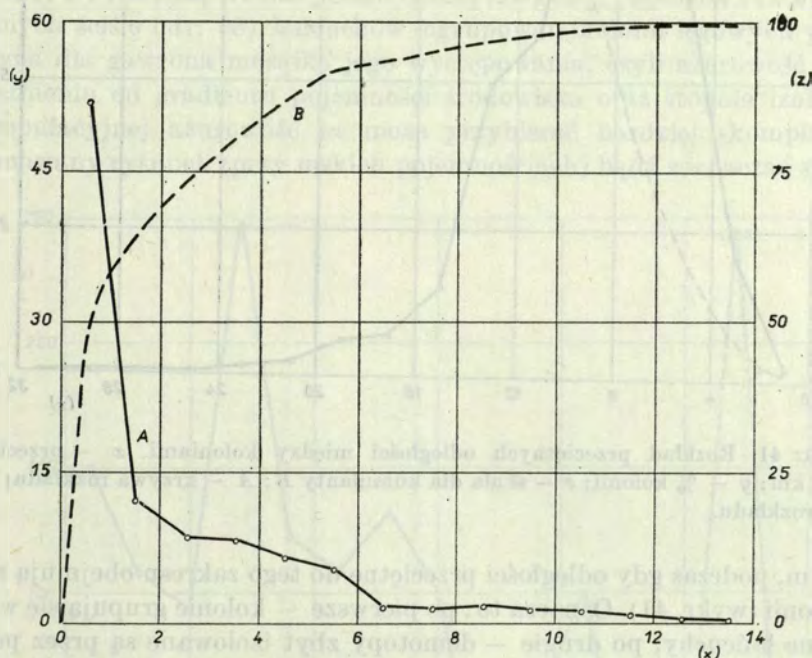
niem kolonii a ich wielkością (punkt *d*), zagęszczeniem kolonii i zagęszczeniem populacji (punkt *e*), wreszcie między wielkością kolonii a zagęszczeniem populacji (punkt *f*) wzrasta lub słabnie w uzależnieniu od tego, czy wpływy zagregowania przestrzennego w rachunku korelacyjnym zostały wyeliminowane, czy też pozostawione. Szczególnie charakterystyczne różnice występują w zróżnicowaniu współczynników cząstkowych przy korelacji wielkości kolonii oraz zagęszczenia populacji (punkt *f*). Ogólne skorelowanie tych elementów jest wysokie ( $r_{34} = +0,766$ ), po wyeliminowaniu jednak wpływów zagregowania, lecz przy pozostawieniu zagęszczenia kolonii spada znacznie ( $r_{34.1} = +0,498$ ), przy odwrotnej zaś kombinacji gwałtownie wzrasta ( $r_{34.2} = +0,821$ ). Świadczy to o bardzo istotnym wpływie zagregowania przestrzennego na całokształt struktury przestrzennej populacji.

Reasumując, stopień zagregowania kolonii lęgowych wzrasta wraz z obniżaniem się ograniczanych pojemnością środowiska zagęszczeń populacji. Jednocześnie interpretowane to być musi jako aktywne przeciwdziałanie populacji nadmiernemu jej rozproszeniu, uwidaczniające się w terytorialnej integracji poszczególnych mikropopulacji w bardziej zwarte ugrupowania. Sprężenie stopnia zagregowania kolonii z ich wielkością uznać należy za odbicie mechanizmów samoregulujących utrzymanie niezbędnego do prosperowania populacji poziomu koakcji kooperacyjnej. W warunkach pessimum ekologicznego wspomniane sprężenie rzutuje w ten sposób na zagęszczenie lęgówisk oraz populacji w ogólności.

#### Isolacja wewnątrzpopulacyjna — odległości minimalne i przeciętne między koloniami

Jeśli przyjąć, że stopień rozproszenia kolonii może być miarą ich izolacji względem siebie, wówczas regresja średniej liczby kolonii w prostokątach  $30' \times 30'$  względem ich wielkości ukaże, jaki jest związek tego rozproszenia z wielkością kolonii. Rysuje się on dość wyraziście (porównaj — wyk. 31). Wzrastająca izolacja wewnątrzpopulacyjna, charakteryzująca się określonym zagęszczeniem krytycznym (str. 48), uniemożliwiając kooperację między zbyt rozproszonymi koloniami i mikropopulacjami stanowi tu barierę ekologiczną rozmieszczenia. Jeśli zaś za miernik stopnia izolacji wziąć odległości przeciętne, regresja wielkości kolonii względem tego parametru (wyk. 42) wyjawia trend podobny, jak w poprzednim przypadku. Końcowy odcinek krzywej wykazuje jednak znaczny skok, co potwierdza wspomnianą już regułę, bowiem w znacznej izolacji od ugrupowań (średnio 27 km) mogą prosperować jedynie kolonie duże, liczące kilkadziesiąt gniazd. Mikropopulacje je zasiedlające nie mając możliwości kooperacji na żerowiskach ze stadami z sąsiednich kolonii, pod względem zapewnienia odpowiedniego poziomu efektu stadnego muszą być „samowystarczalne”, a to wiąże się z koniecznością utrzymania stosunkowo wysokiego poziomu ilościowego mikropopulacji. Zjawisko to obserwuje się na krańcach zasięgu, co opisałem bardziej szczegółowo poprzednio (JÓZEFIK 1970c).

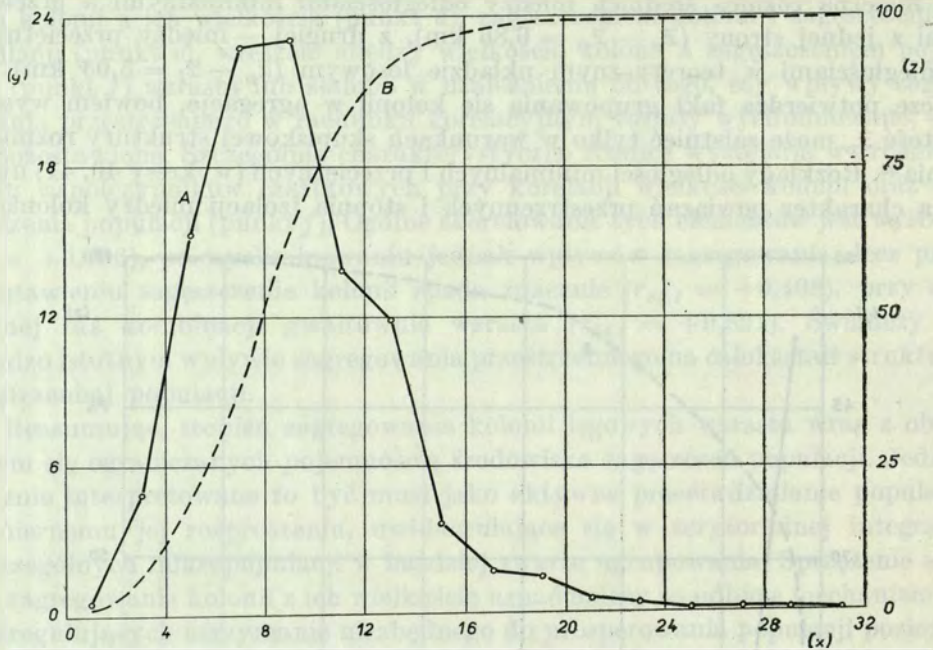
Znaczna różnica średnich między odległościami minimalnymi a przeciętnymi z jednej strony ( $\bar{x}_p - \bar{x}_m = 6,86$  km), z drugiej – między przeciętnymi a odległościami w teoretycznym układzie losowym ( $\bar{x}_p - \bar{x}_l = 5,03$  km) raz jeszcze potwierdza fakt grupowania się kolonii w agregacje, bowiem wysoka wartość  $\bar{x}_p$  może zaistnieć tylko w warunkach skupiskowej struktury rozmieszczenia<sup>36</sup>. Rozkłady odległości minimalnych i przeciętnych (wykresy 40, 41) ujawniają charakter powiązań przestrzennych i stopnia izolacji między koloniami.



Wykr. 40. Rozkład minimalnych odległości między koloniami.  $x$  – odległości minimalne w km;  $y$  – % kolonii;  $z$  – skala dla kumulanty  $B$ ;  $A$  – krzywa rozkładu;  $B$  – kumulanta rozkładu.

Przy poprzednio wysuniętej tezie (str. 63), zakładającej pełną adekwatność skupiskowości kolonii względem zagregowania demotopów, rozkład odległości minimalnych między koloniami musiałby zawierać również dystansy pomiędzy poszczególnymi skupiskami demotopów daleko wykraczające poza odcinki 14-kilometrowe. Tymczasem, jak wynika z wykresu 40, wszystkie kolonie na badanym terenie są powiązane między sobą odległościami nie większymi, niż 14 km. Ponadto, 88 % kolonii sąsiaduje ze sobą w odległości minimalnej nie przekraczającej 14 km.

<sup>36</sup> Odległość przeciętna ( $\bar{x}_p = 9,04$  km,  $\sigma_x = 4,01$  km) jest wypadkową pomiarów dokonanych dla każdej kolonii w wylosowanych 15 prostokątach  $30' \times 30'$ , mierzonych między nią a 8 innymi, mieszczącymi się najbliżej w 8 sektorach róży wiatrów. Część z tych pomiarów przypada na bardziej znaczne dystansy między koloniami zgrupowanymi w sąsiednich agregacjach.



Wykr. 41. Rozkład przeciętnych odległości między koloniami.  $x$  – przeciętne odległości w km;  $y$  – % kolonii;  $z$  – skala dla kumulanty  $B$ ;  $A$  – krzywa rozkładu;  $B$  – kumulanta rozkładu.

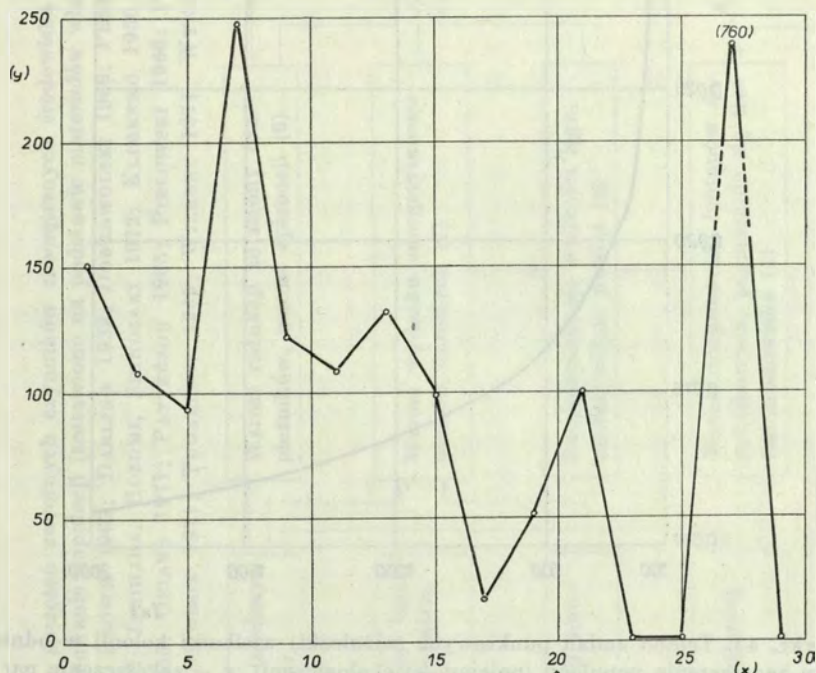
jącej 5 km, podczas gdy odległości przeciętne do tego zakresu obejmują zaledwie 21 % kolonii (wykr. 41). Oznacza to: po pierwsze – kolonie grupują się w liniowo powiązane łańcuchy, po drugie – demotypy zbyt izolowane są przez populację nie wykorzystywane. W sumie, preferowanie środowisk w najbliższym sąsiedztwie już istniejących lęgówisk, a więc dążność do integracji przestrzennej populacji, jest tu niezaprzeczalna.

### Sprzężenie wpływów pojemności ekologicznej środowiska oraz izolacji wewnątrzpopulacyjnej

Rozgraniczenie wpływów stopnia izolacji między koloniami oraz pojemności środowiska na wielkość kolonii, w przypadku gawrona, napotyka znaczne trudności. Wynikają one z dwóch powodów: 1) Ponieważ ocena pojemności ekologicznej opiera się na przesłankach pośrednich (na wskaźniku powierzchniowym zagęszczenia par lęgowych – str. 22), nie może służyć do określenia potencjalnej pojemności, tj. wydolności ekologicznej środowiska, a danych tych brak również w piśmiennictwie. W przypadku dysponowania tego rodzaju danymi, rozgraniczenie obydwu czynników metodą analizy wariacyjnej nie przedstawiałoby żadnych trudności. 2) Ograniczające wykładniczo wielkość mikropopulacji działanie izolacji wewnątrzpopulacyjnej, wykryte w przypadku *Ardeola ralloides* (JÓZEFIK 1970c) z całą wyrazistością zaznaczyło się przy wyspowym rozmieszczeniu środowisk charakterystycznych dla tego gatunku, a w związku z tym i stanowisk lęgowych odizolowanych między sobą znacznymi przestrzeniami terenów biologicznie gatunkowi obcych. W przy-

padku gawrona zbliżoną sytuację wyspowego rozmieszczenia biotopów lęgowych obserwuje się zaledwie w północnych regionach kraju oraz na północnych krańcach zasięgu (MALBERG 1971), podczas gdy w pozostałych częściach mają one rozmieszczenie mozaikowate bądź stanowią zwarty obszar z wyspami biotopów obcych. Wpływ izolacji jest więc w „czystszej postaci” trudny do uchwycenia w oparciu o materiały ankietowe. Może być on rozpatrywany jedynie w sprzężeniu z pojemnością ekologiczną środowiska.

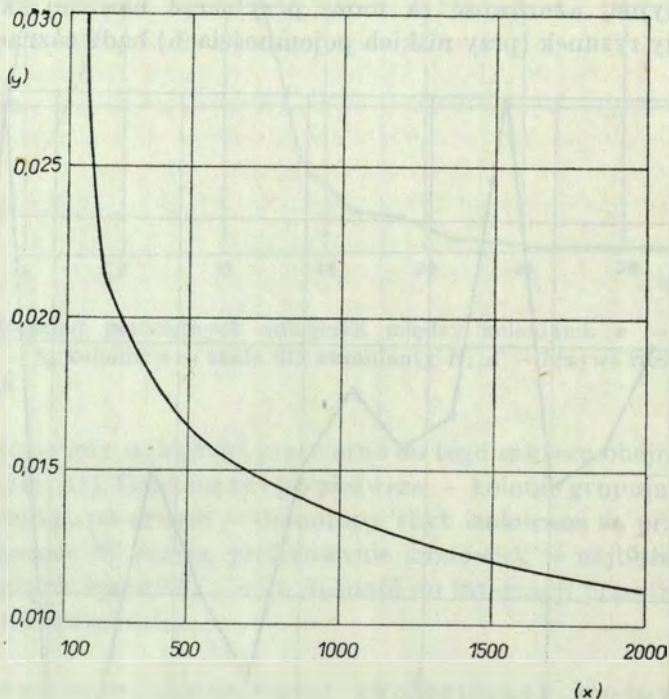
W wyniku coraz silniej ujawniającego się, w miarę obniżania się pojemności ekologicznej środowiska, trendu przestrzennej integracji populacji i tworzenia się powiązanych ściśle (str. 68) łańcuchów ugrupowań kolonii lęgowych powstaje specyficzna dla gawrona mozaika jego występowania, czyli ażurowość zasięgu. W uzależnieniu od gradientu pojemności środowiska oraz stopnia izolacji wewnątrzpopulacyjnej ażurowość ta może przybierać bardziej skomplikowany i rozczłonowany rysunek (przy niskich pojemnościach) bądź zaznaczać się ledwo



Wykr. 42. Regresja wielkości kolonii względem przeciętnych odległości między nimi.  $x$  – odległości przeciętne w km;  $y$  – przeciętna wielkość kolonii w kwadracie.

dostrzegalnie w centralnych regionach zasięgu (przy znacznych pojemnościach). Ograniczające wpływy wspomnianych czynników multiplikują się między sobą, tj. oddziaływają w sprzężeniu dodatnim, co poglądowo ilustruje wykres 42. Aby zrozumieć mechanizmy tego sprzężonego oddziaływania przypomnę (vide – str. 59), że najbardziej istotnym elementem struktury przestrzennej populacji, uzależnionym od całokształtu czynników zewnętrznych i wewnątrzpopulacyj-

nych jest wielkość kolonii. Jeśli za miarę pojemności ekologicznej przyjąć zagęszczenie par lęgowych na jednostkę powierzchni (vide — str. 22), to w zależności od gradientu pojemności wielkość kolonii wzrasta, lub obniża się według funkcji krzywoliniowej. Pochodna tej funkcji daje wyobrażenie o punktowych przyrostach, względnie spadkach tych zmian (wykr. 43)<sup>37</sup>. Najwyższe różniczki zmian wielkości kolonii obserwuje się w gradiencie najniższych zagęszczeń — przy coraz wyższych zagęszczeniach, a więc wyższych pojemnościach, tempo zmian słabnie logarytmicznie. Wzrastające potęgowo tempo obniżania się wielkości kolonii, w miarę liniowych spadków pojemności, interpretować należy jako dodatnie sprzężenie zwrotne, w sensie ograniczającego oddziaływania czynni-



Wykr. 43. Tempo zmian punktowych (różniczki) wielkości kolonii w odniesieniu do gradientu zagęszczenia populacji (pojemności ekologicznej).  $x$  — zagęszczenie par lęgowych w kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km;  $y$  — różniczki zmian wielkości kolonii;  $y' = 1,0485 x^{-0,2867}$ .

<sup>37</sup> Na wykresie 43 przedstawiono funkcję pochodną równania regresji wielkości kolonii względem zagęszczenia par lęgowych w kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km (porównaj też — wyk. 46)

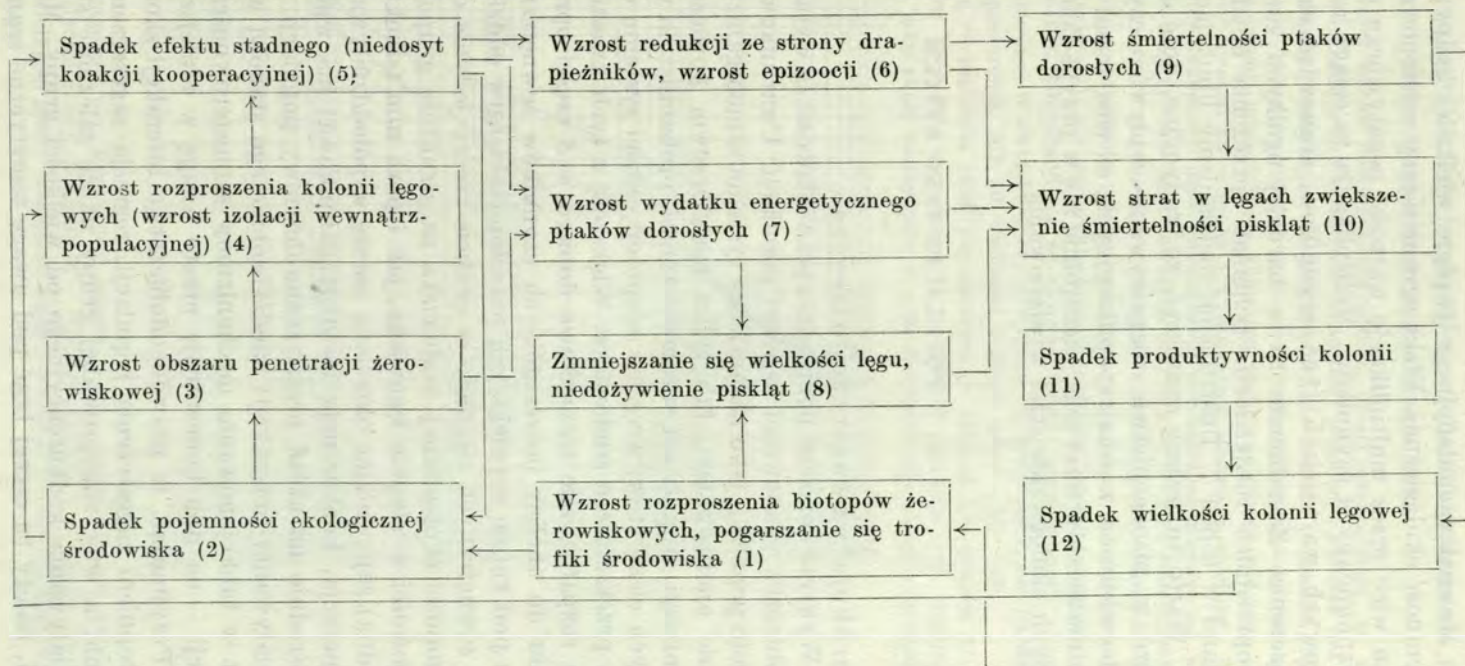
$$y = 1,47x^{0,7133}, \quad (64)$$

$$dy = 1,0485x^{-0,2867}dx. \quad (47)$$

Zagęszczenie, będące tu pośrednim miernikiem pojemności odniesiono do nielogarytmicznej skali  $x$  obejmującej jedynie odcinek od 100 do 2000 par/kwadrat o powierzchni  $126,56$  km<sup>2</sup>.



Tabela 7. Schemat dodatnich sprzężeń zwrotnych czynników zewnętrznych środowiska i wewnątrzpopulacyjnych, ukazujących mechanizmy limitujące występowanie populacji (zestawiono na podstawie materiałów własnych oraz zaczerpniętych z opracowań: ANDREWARTHA, BIRCH 1954; BROWN 1967; DARLING 1939; DOBROWOLSKI 1969; FRETWELL, LUCAS 1969; HAMILTON, WATT 1970; HORN 1968; HUNT 1972; ISHIHARA, HOZUMI, SHINOZAKI 1972; KLIMENKO 1950; LACK 1954, 1971; MACARTHUR 1972; MODESTOV 1967; NAUMOV 1955; ORIAN 1971; PATTERSON 1965; PIELOWSKI 1966; PINOWSKI 1969; PONUGAeva 1951; ROŠEVSKIJ 1974; SOLOMON 1971; TUGARINOV 1949; WILBERT 1971; WYNNE-EDWARDS 1962, 1968).



ków: wewnątrzpopulacyjnego (wpływ wielkości grupy) oraz środowiskowego (pojemność ekologiczna). Efekt ograniczający występowanie populacji potęguje się tu więc przez multiplikację wartości negatywnego oddziaływania każdego ze wspomnianych czynników. Multiplikacja ta osiąga wartości najwyższe przy progowych wartościach tych czynników, stanowiąc ekologiczną barierę rozmieszczenia. Zagadnienie to w bardziej ogólnych zarysach było omawiane w poprzednich rozdziałach. Schemat sprzężenia obydwu typów czynników ukazano w tabeli 7. Ilustruje on mechanizmy limitujące występowanie populacji. Warto tu jeszcze zauważyć, że tradycyjne, dość często stosowane dotąd jeszcze w piśmiennictwie rozpatrywanie wpływów czynników zewnętrznych w oderwaniu od wewnątrzpopulacyjnych, et vice versa, w świetle przedstawionych materiałów traci sens, szczególnie zaś w przypadkach analizowania ekstremalnych ekologicznie stref występowania.

#### POPULACJA JAKO SYSTEM

##### Interakcja wewnątrzpopulacyjna

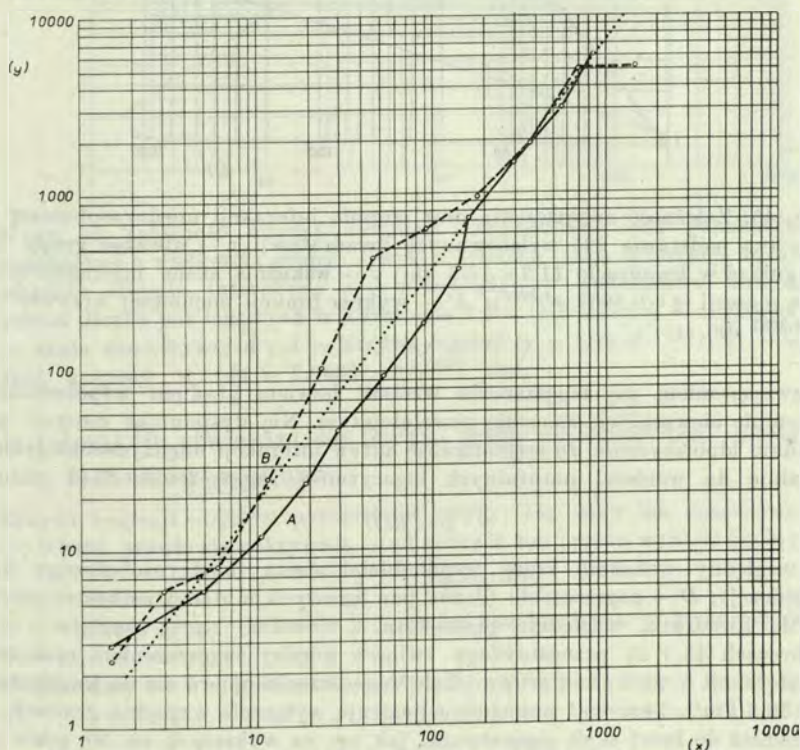
Wykryte i opisane poprzednio prawidłowości są wyrazem struktury prawdopodobieństw grupowości badanej populacji. Uwarunkowane są one funkcjonowaniem populacji jako naturalnego systemu samoorganizującego się. Omawiając je, nie analizowałem, lub tylko marginesowo, powiązań różnych poziomów organizacji, stopnia ich autonomiczności, probabilistyki współdziałania poszczególnych elementów, wreszcie adaptacji całości systemu do szybko przebiegających przekształceń środowiska. Większość z tych kwestii, a zwłaszcza ostatnia będą rozpatrywane szczegółowo dopiero w 3 części opracowania, po wprowadzeniu do analizy poszczególnych czynników zewnętrznych, wyselekcjonowanych pod kątem największych prawdopodobieństw oddziaływania. Tu z czynników zewnętrznych sięgnięto w gruncie rzeczy jedynie do uogólnienia wpływu pojemności ekologicznej środowiska na strukturę grupowości. Z kolei czynnik grupowości w obrębie łęgowiska, jak i poza nim (struktura mikropopulacyjna i stadna) zapewniając określoną szansę współoddziaływania międzysobniczego (kooperacja, konkurencja wewnątrzgatunkowa) ma wpływ na przeżywalność, a pośrednio na układ przestrzenno-ilościowy populacji. Gradient szans współoddziaływania (interakcji) międzysobniczego stanowi więc wielce istotny moment w funkcjonowaniu mechanizmów samosterowności i samoorganizacji populacji – na nim koncentruję przeto uwagę w niniejszym rozdziale.

Przyjmując, że prawdopodobieństwo interakcji skorelowane jest dodatnio ze stopniem zagęszczenia populacji, regresja zagęszczenia względem wielkości kolonii, a więc zintegrowanej grupy ukaże zależność stopnia kooperacji oraz oddziaływania konkurencyjnego od wielkości grupy. Mówiąc o stopniu interakcji, należy tu raczej brać pod uwagę teoretyczne szanse współoddziaływania

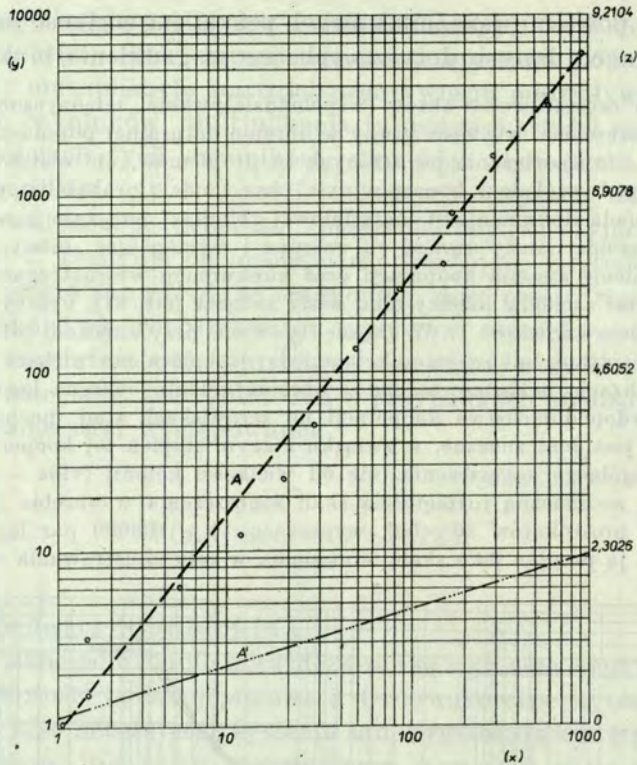
osobniczego, za pośredni wskaźnik których przyjąłem wielkość zagęszczenia, bowiem empirycznych danych dotyczących tego zagadnienia brak.

Zagadnienie częstotliwości aktów współdziaływania międzyosobniczego w uzależnianiu od zagęszczenia i wielkości grupy w obrębie naturalnej populacji, chociaż ma kapitalne znaczenie dla rozwiązania poruszanych tu problemów, nie zostało jednakże głębiej opracowane ani pod względem koncepcyjnym oraz modelu probabilistyczno-matematycznego, ani nie posiada dokumentacji materiałowej zbieranej pod tym kątem widzenia. Podane niżej rozwiązanie należy uważać za wstępne i wymagające dalszych studiów. Bezpośrednie uzależnienie stopnia kooperacji oraz konkurencji wewnątrzgatunkowej od wielkości grupy, chociaż zachodzi między nimi ścisły związek (str. 81), byłoby tu zdecydowanie nieostrożne z dwóch względów: 1) W okresie lęgowym, przy znacznej przez człowieka prowadzonej redukcji drapieżników interakcja międzyosobnicza ma większe znaczenie na żerowiskach (sygnalizacja pokarmowa), niż w obrębie kolonii (ochrona lęgów przed drapieżnikami); 2) Prawdopodobieństwo kooperacji na żerowiskach stad pochodzących z sąsiadujących kolonii jest dość znaczne, w związku z czym stopień tej kooperacji jest bardziej uzależniony od ogólnego zagęszczenia, niż od wielkości kolonii (vide – str. 52).

W związku ze znaczną rozpiętością skali zagęszczenia w obrębie kwadratów  $11,2 \times 11,3$  km oraz prostokątów  $30' \times 30'$ , wynoszącą 10 – 100000 par lęgowych (wykresy: 44 – 50), trudno ją przyjąć jako skalę odniesienia w celu zilustrowania stopnia interakcji.



Wykr. 44. Korelacja zagęszczenia (liczebności gniazd w 225 wylosowanych kwadratach  $11,2 \times 11,3$  km) oraz wielkości grupy (kolonii).  $x$  – wielkość grupy;  $y$  – liczby gniazd w kwadracie; A – regresja wielkości grupy względem zagęszczenia; B – regresja zagęszczenia względem wielkości grupy.



Wykr. 45. Zależność zagęszczenia oraz stopnia interakcji międzyosobniczej od wielkości grupy (na podstawie 225 wylosowanych kwadratów).  $x$  – wielkość grupy (kolonii);  $y$  – liczba gniazd w kwadracie  $11,2 \times 11,3$  km;  $z$  – wskaźnik szans interakcji ( $z = \ln y$ );  $A$  – krzywa regresji ( $y = 0,8663 x^{1,3032}$ );  $A'$  – wykres funkcji pochodnej krzywej  $A$  ( $dy = 1,129 x^{0,3032} dx$ ).

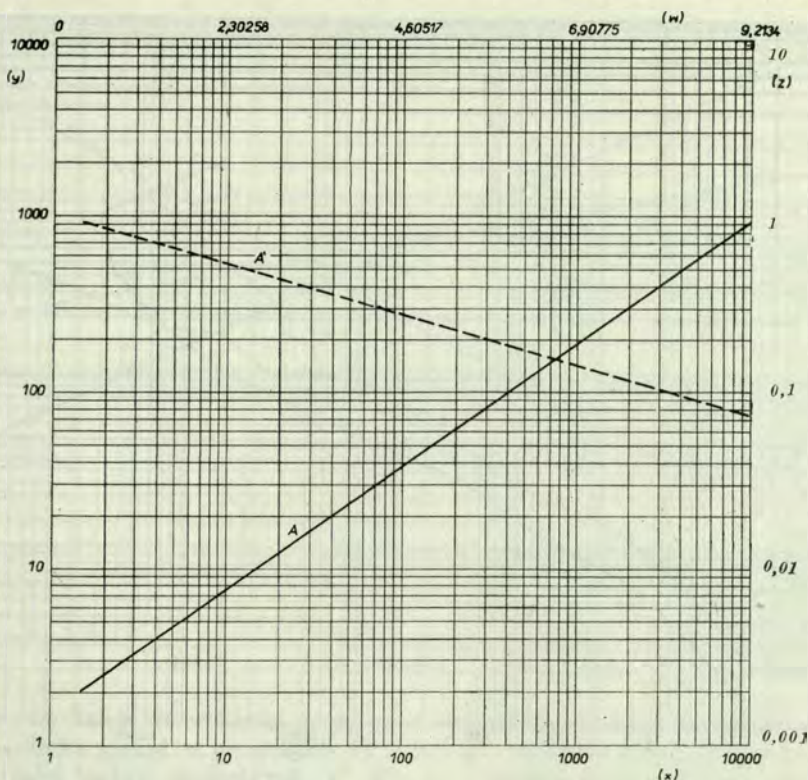
Wraz ze zwiększaniem się zagęszczenia wzrasta bowiem gradient współoddziaływania, jednak w tempie niewątpliwie znacznie powolniejszym. Nie dysponując danymi empirycznymi zakładam hipotetycznie, że częstotliwość aktów interakcji międzyosobniczych wzrasta proporcjonalnie do wartości naturalnych logarytmów zagęszczenia. Stąd

$$i = \ln D \quad (48)$$

gdzie  $i$  – względny wskaźnik szans współoddziaływania międzyosobniczego (interakcji międzyosobniczej);  $D$  – zagęszczenie (liczba par lęgowych w danej jednostce powierzchni) – w obrębie kwadratu, względnie prostokąta.

Na wykresach 45 i 46 przedstawiono związek między zagęszczeniem oraz równoległym stopniem interakcji a wielkością grupy (skala zagęszczenia opiera się na kwadratach o powierzchni  $126,5$  km<sup>2</sup>). Ponieważ wskaźnik  $i$  ilustruje wyłącznie względną gradację, zastosowano go również do innej skali zagęszczenia, jak np. na wykresach 48, 50, gdzie parametr ten odniesiony jest do prostokątów o powierzchni  $1904$  km<sup>2</sup>.

Krzywe regresji zagęszczenia i wielkości grupy (kolonii) prawie nakładają się na siebie (wykr. 44) stąd, pomimo zastosowania pośredniej metody oceny



Wykr. 46. Zależność między stopniem zagęszczenia oraz wskaźnikiem interakcji międzyosobniczej a wielkością grupy – wpływ gradacji szans interakcji na wielkość grupy.  $w$  – wskaźnik stopnia interakcji;  $x$  – odpowiadający wskaźnikowi interakcji gradient zagęszczenia (liczba par lęgowych w kwadracie  $1,2 \times 11,3$  km);  $y$  – wielkości grupy (kolonii);  $z$  – skala dla krzywej  $A'$ ;  $A$  – krzywa regresji ( $y = 1,47 x^{0,7133}$ );  $A'$  – wykres funkcji pochodnej krzywej  $A$  ( $dy = 1,0485 x^{-0,2867} dx$ ).

stopnia interakcji, stwierdza się bardzo ścisłą zależność tego parametru od liczebności osobników w grupie.

Krzywe regresji obydwu parametrów (wykr. 44), przy ich znacznym skorelowaniu ( $r_{xy} = +0,949$ ), prawie się pokrywają, stąd związek ten można wyrazić ogólnym równaniem

$$y = 0,8663 x^{1,3032}, \quad (49)$$

gdzie  $x$  – wielkość grupy (klonii);  $y$  – liczba par lęgowych w kwadracie o powierzchni  $126,5$  km<sup>2</sup>.

Przyjmując, że  $i = \ln D$  (vide – str. 74), mamy

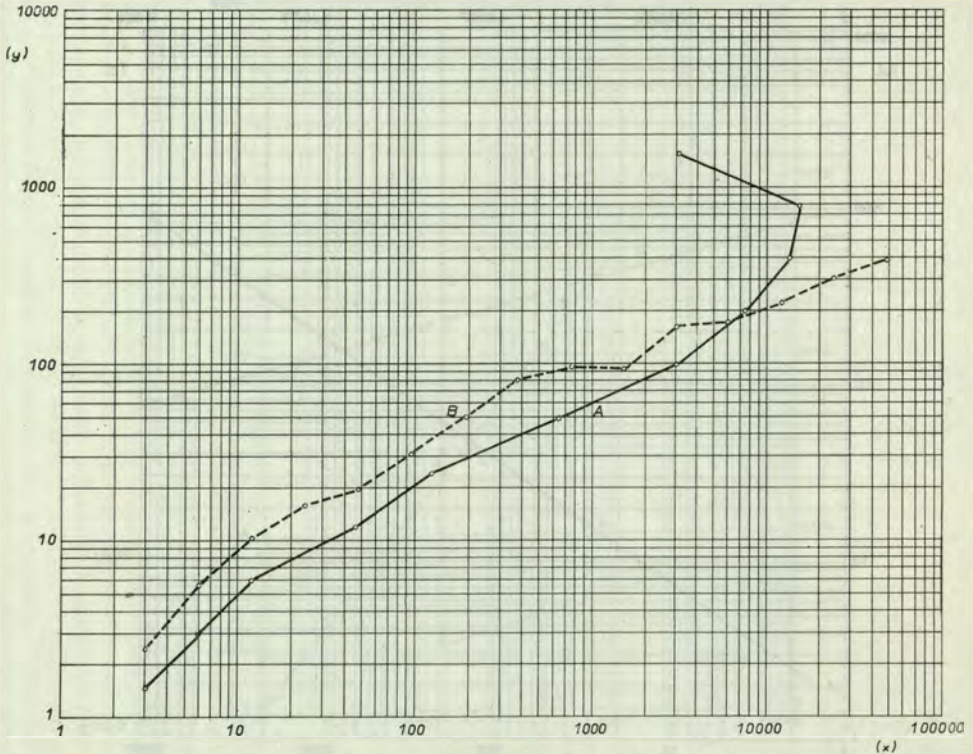
$$i = \ln(0,8663 x^{1,3032}), \quad (50)$$

$$i = \ln 0,8663 + 1,3032 \ln x \quad (51)$$

lub po transformacji i przejściu na logarytmy dziesiętne

$$i = 2,3026(\log 0,8663 + 1,3032 \log x) \quad (52)$$

(oznaczenia jak poprzednio).



Wykr. 47. Korelacja liczebności gniazd w prostokątach oraz wielkości grupy (kolonii).  $x$  – liczba gniazd w prostokątach;  $y$  – wielkość kolonii;  $A$  – regresja liczebności gniazd względem wielkości grupy;  $B$  – regresja wielkości grupy względem liczebności gniazd w prostokątach.

Równanie określa wpływ wielkości grupy na poziom szans interakcji. Ponieważ skale  $y$ ,  $z$  na wykresie 45 są równoważne, modelem zależności rozpatrywanych parametrów może być funkcja pochodna równania (49):

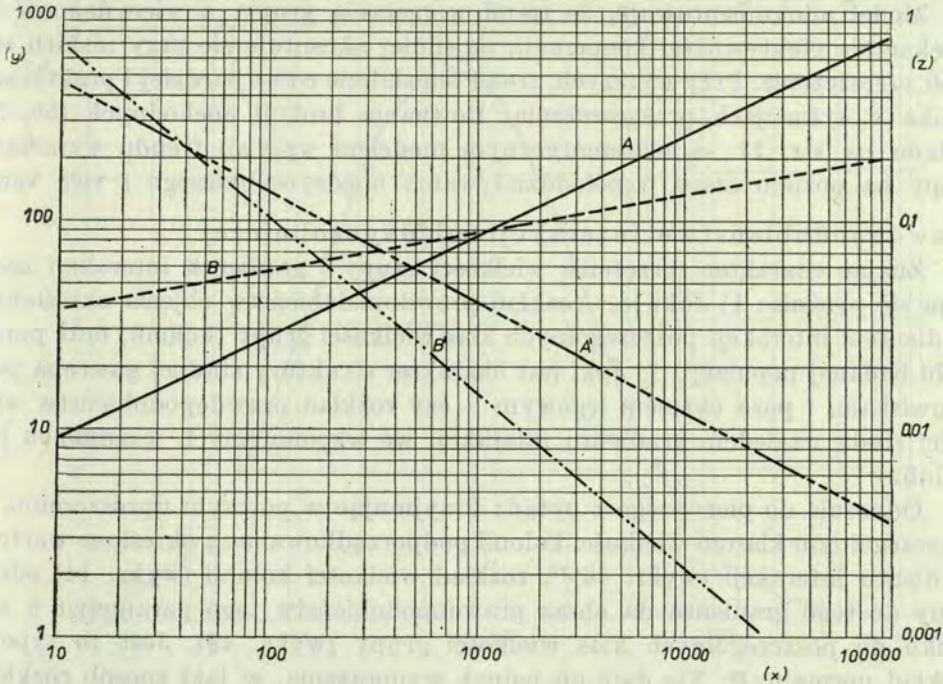
$$dy = 1,129x^{0,3032} dx. \quad (53)$$

Przyrosty punktowe zagęszczenia wzrastają tu wykładniczo, podczas gdy na ich tle wartości  $i$  w tempie słabnącym (wykr. 45).

Przedstawiony na wykresie 45 oraz za pomocą równań model wpływu wielkości grupy na wielkość szans interakcji nie ukazuje charakteru sprzężenia zwrotnego między obydwojema parametrami, tj. trendu socjalności populacji – wielkość zagęszczenia i odpowiadający jej poziom interakcji odgrywają bowiem istotną rolę w kształtowaniu wielkości grupy. Model tej zależności ukazano na wykresach 46 oraz 48.

W przypadku wykresu 46 model oparto na materiale losowym (str. 12). Funkcją zagęszczenia, a więc pośrednio gradientu interakcji, jest tu wielkość grupy

$$y = 1,47x^{0,7133}, \quad (54)$$



Wykr. 48. Zależność wielkości grupy oraz stopnia koncentracji od zagęszczenia populacji.  $x$  – liczba gniazd w prostokącie  $30' \times 30'$ ;  $y$  – wielkość grupy (kolonii);  $z$  – skala dla wykresów funkcji pochodnych  $A'$   $B'$ ;  $A$  – wykres zależności ( $y = 3,05 x^{0,477}$ );  $A'$  – wykres funkcji pochodnej krzywej  $A$  ( $dy = 1,4548 x^{-0,523} dx$ );  $B$  – wykres stopnia koncentracji ( $y = 24,9 x^{0,1763}$ );  $B'$  – wykres funkcji pochodnej krzywej  $B$  ( $dy = 4,3899 x^{-0,8237} dx$ ).

której zwiększanie się jest bardziej efektywne przy niskich stanach zagęszczenia i niskim wskaźniku interakcji. W miarę zwiększania się zagęszczenia, przyrosty wielkości grupy słabną coraz bardziej w tempie logarytmicznym (wpływy przegęszczenia), co ilustruje krzywa funkcji pochodnej

$$dy = 1,0485x^{-0,2867}dx \quad (55)$$

gdzie  $x$  – liczba par łęgowych w kwadracie  $11,2 \times 11,3$  km (zagęszczenie i pośrednio stopień interakcji);  $y$  – wielkość grupy (kolonii).

Na wykresie 47, opartym na całym materiale ankietowym przedstawiono regresję zagęszczenia względem wielkości kolonii (krzywa  $A$ ) oraz odwrotnie ( $B$ ). Różnice współczynnika kąтового krzywej  $A$  z wykresu 46 ( $\text{tg } a = 0,7133$ ) oraz krzywej  $B$  z omawianego wykresu 47 ( $\text{tga} = 0,4771$ ) wynikają na skutek zastosowania różnych wielkości powierzchni, względem których odnoszono zagęszczenie – dla wykresu 47 jest to zagęszczenie w obrębie prostokąta  $30' \times 30'$ , a więc powierzchnia 15-krotnie większa. Interpolując krzywą  $B$  z wykresu 47, zbudowano, analogicznie jak na wykresie 46, model uzależnienia wielkości grupy od zagęszczenia (wykr. 48 – krzywe  $A$ ,  $A'$ )

$$y = 3,05x^{0,477}, \quad (56)$$

$$dy = 1,4548x^{-0,523}dx \quad (57)$$

(oznaczenia jak wyżej).

Model udokumentowuje, że trend wzrastania grupy, a więc dążność do zwiększania efektywności kooperacji, najsilniej akcentuje się przy niskich stacjach zagęszczenia. Przy wyższych, trend ten słabnie coraz bardziej i praktycznie zanika w sytuacjach przegęszczenia. Równania funkcji pochodnych (55, 57) podane na str. 77 są matematycznym modelem wpływu trendu wzrastania grupy na poziom szans współoddziaływania międzyosobniczego i vice versa.

#### Prawdopodobieństwo interakcji międzyosobniczej

Znając charakter sprzężenia wielkości grupy i gradientu interakcji nasuwają się pytania: 1) Jaki jest rozkład prawdopodobieństw objęcia określonym gradientem interakcji poszczególnych klas wielkości grupy (kolonii) oraz potencjału badanej populacji; 2) Jaki jest charakter struktury stadnej gawrona poza lęgówiskami i poza okresem lęgowym — czy rozkład prawdopodobieństw wielkości stada względem gradientu interakcji we wspomnianych warunkach jest podobny?

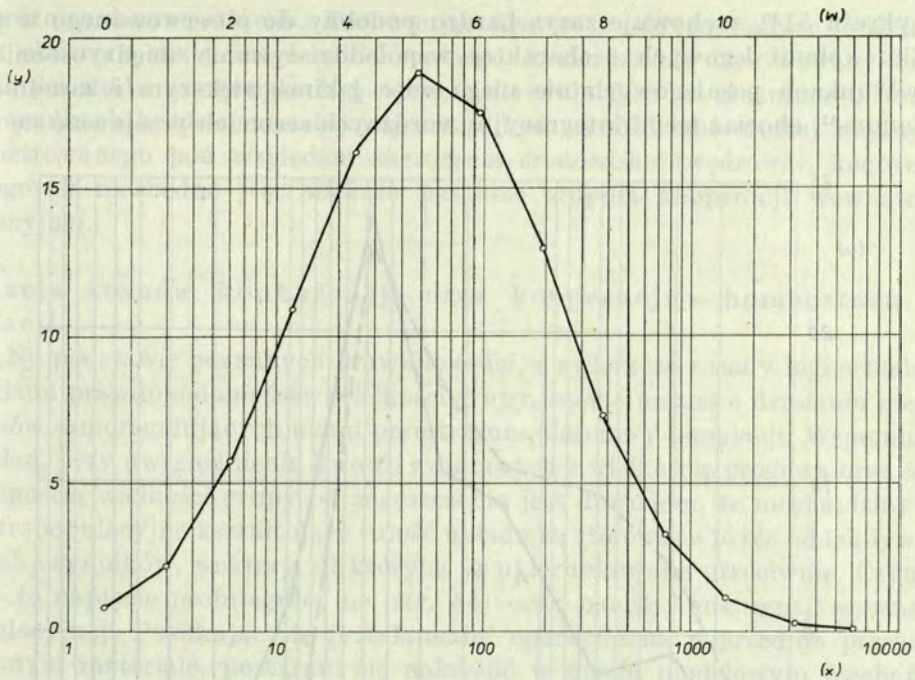
Odnosnie do pierwszego z pytań: Przyjmując w pewnym uproszczeniu, że poszczególnym klasom wielkości kolonii podporządkowane są określone wartości gradientu interakcji (wykr. 46)<sup>38</sup>, rozkład wielkości kolonii (wykr. 14) odniesiony do tego gradientu da obraz prawdopodobieństw tego parametru w stosunku do poszczególnych klas wielkości grupy (wykr. 49). Jest to typowy rozkład normalny<sup>39</sup>. Nie daje on jednak wyobrażenia, w jaki sposób rozkłada się według gradientu interakcji potencjał populacji. Przedstawiono to na wykresie 50, z którego wynika, że w sytuacji utrudnionego współoddziaływania (chodzi głównie o kooperację) znajduje się w gruncie rzeczy nikły odsetek potencjału populacji. Reszta przebywa w warunkach optymalnego gradientu interakcji, gdzie konkurencja wewnątrzgatunkowa dynamicznie równoważy się z poziomem kooperacji wewnątrzpopulacyjnej, o ile wykluczyć znaczne oscylacje relacji tych dwóch czynników w warunkach zachwiania równowagi biocenotycznej środowiska.

Druga z poruszonych kwestii, to relacja struktury grupowości, a ściślej — struktury stadnej poza lęgówiskiem i w pełnym cyklu rocznym w odniesieniu do gradientu interakcji międzyosobniczej. Rozkład wielkości stada, jak wynika

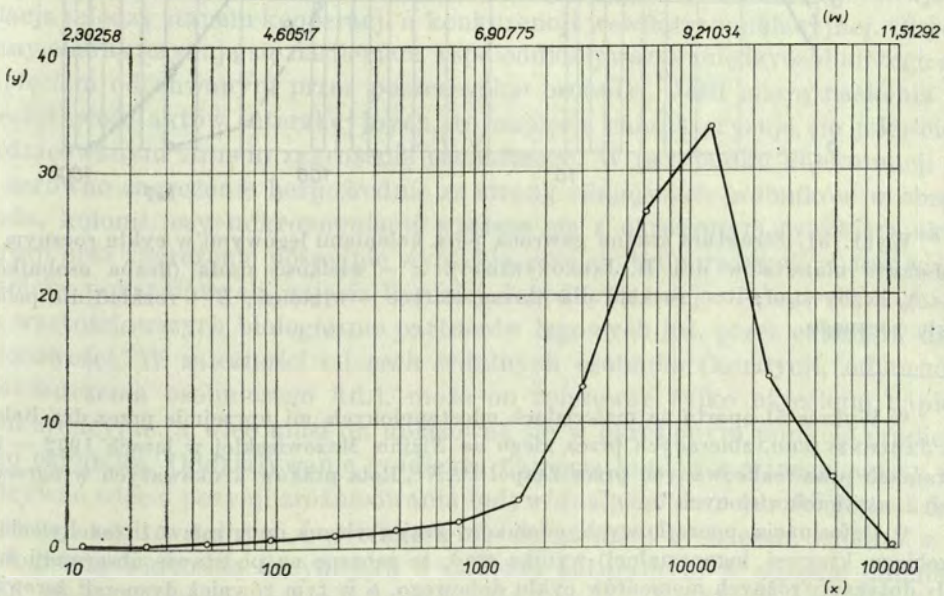
<sup>38</sup> Skala wielkości kolonii ( $y$ ) na wykresie 46 opiera się na średnich z liczby kolonii w poszczególnych kwadratach, natomiast w przypadku wykresów: 14 (skala  $x$ ) oraz 49 (skala  $w$ ) odpowiada ona faktycznym rozkładom wielkości kolonii. Uproszczenie, polegające na nie uwzględnieniu tej nieadekwatności w nieznacznej tylko mierze deformuje przetransportowanie gradientu interakcji z jednej skali na drugą.

<sup>39</sup>  $\bar{x} = 5,41$  i  $\sigma_x = 2,06$ . Ponieważ parametry te odpowiadają analogicznym parametrom ( $m$ ,  $\sigma$ ) rozkładu lognormalnego wielkości kolonii i przyjmując następnie, że wartości progowej kolonii  $C_{sc}$  (= 8,74 par lęgowych) odpowiada analogicznie progowy poziom gradientu interakcji ze skali  $w$  na wykresie 49, obliczyć można jego wartość  $C_{si} = 2,60625$ . Zakresowi temu na wykresie 46 odpowiada zagęszczenie 13,55 par/126,5 km<sup>2</sup> — czyli 10,71 par lęgowych/100 km<sup>2</sup>.



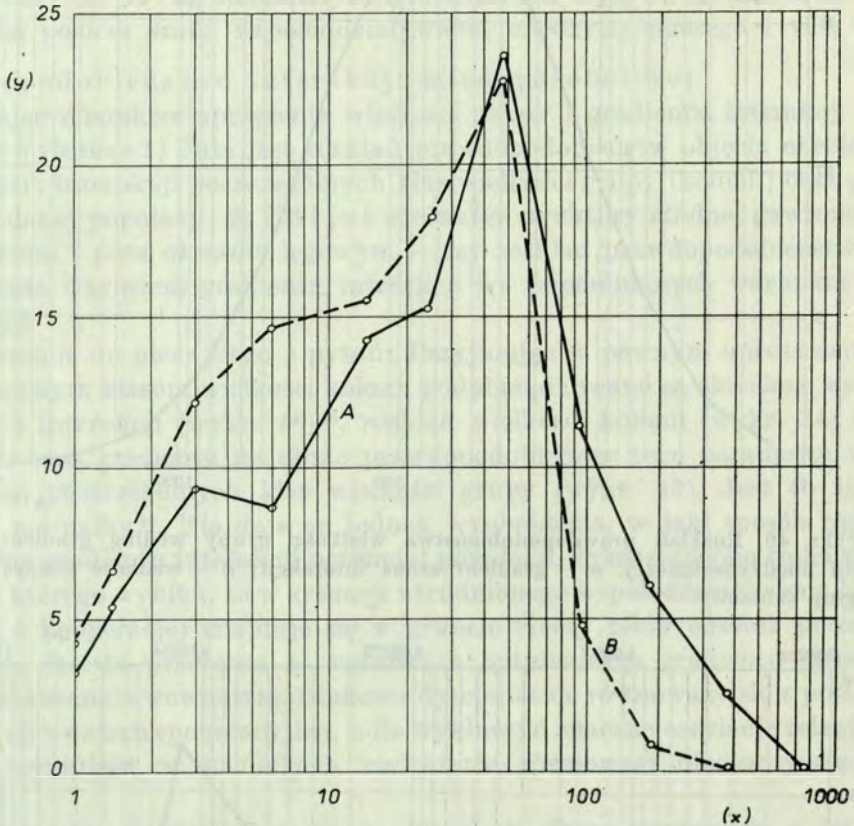


Wykr. 49. Rozkład prawdopodobieństwa wielkości grupy według gradientu szans interakcji międzysobniczej.  $w$  – gradient szans interakcji;  $x$  – wielkość grupy;  $y$  – % liczby grup (kolonii).



Wykr. 50. Rozkład potencjału populacji według gradientu szans interakcji międzysobniczej oraz stopnia zagęszczenia.  $w$  – wskaźnik interakcji;  $x$  – odpowiadający mu gradient zagęszczenia w prostokątach;  $y$  – % liczebności populacji.

z wykresu 51<sup>40</sup>, zachowuje zarys bardzo podobny do obserwowanego w przypadku kolonii lęgowych – charakter współdziałania międzypersonicznego w warunkach pozalęgowych nie ulega więc jakimś większym i zasadniczym zmianom<sup>41</sup>, chociaż trend integracyjny w różnych sezonach przejawiać się może



Wykr. 51. Struktura stadna gawrona poza koloniami lęgowymi w cyklu rocznym (na podstawie materiałów dra B. JABŁOŃSKIEGO).  $x$  – wielkość stada (liczba osobników);  $y$  – % liczby stad; A – rozkład dla okresu marzec – wrzesień; B – rozkład dla pełnego cyklu rocznego.

<sup>40</sup> Wykres 51 oparto na materiałach udostępnionych mi uprzejmie przez dra Bolesława JABŁOŃSKIEGO, zbieranych przez niego na Nizinie Mazowieckiej w latach 1972 – 1973 w ramach prac realizowanych przez Zespół PAN „Rola ptaków krukowatych w agrocenozach i użytkach zielonych”.

<sup>41</sup> Deformacja początkowych odcinków krzywych na wykresie 51 (odchylenie od przebiegu krzywej lognormalnej) wynika stąd, że zebrane na podstawie obserwacji materiały dotyczyły różnych momentów cyklu dobowego, a w tym również dyspersji zerowiskowej, kiedy to mocno rozproszone stada były prawdopodobnie odnotowywane przez obserwatora fragmentarycznie lub nawet jako pojedyncze osobniki. Lewa strona wykresu ma więc wyższe wartości krzywej.

w zróżnicowanym stopniu. Porównując krzywe z okresu marzec – wrzesień oraz obliczoną dla pełnego cyklu rocznego, stwierdza się zdecydowany wzrost wielkości stada w miesiącach jesienno-zimowych. Jest to zrozumiałe, bowiem w warunkach bardziej utrudnionej, niż w lecie, trofiki oraz częstej zmiany nie spenetrowanego pod względem zagrożenia środowiska (wędrówki, koczowiska połęgowe) niezbędne jest większe nasilenie stopnia kooperacji wewnątrzpopulacyjnej.

### Relacja stanów konkurencji oraz kooperacji – homeostaza populacji

Na podstawie poznanych prawidłowości, a zwłaszcza zasady lognormalnego rozkładu prawdopodobieństw wielkości grupy, sądzić można o działaniu mechanizmów samoregulujących układ przestrzenno-ilościowy populacji. Wspomniany rozkład, przy uwzględnieniu kwestii związanych z wielkością progową oraz ścisłą zależnością wielkości grupy od zagęszczenia jest dowodem, że mechanizmy wewnątrzpopulacyjne kształtujące całość układu są sterowane przez oddziaływanie dwóch czynników, wektory sił których są ukierunkowane przeciwnie. Czynniki te – to napięcie prointegracyjne (str. 84) oraz nacisk konkurencji wewnątrzpopulacyjnej. Posiłkując się przesłankami opartymi na poprzednio przeanalizowanym materiale, postaram się nakreślić w ujęciu modelowym mechanizm oddziaływania wspomnianych czynników w warunkach homeostazy populacji.

W zależności od zagęszczenia, a więc gradientu interakcji kształtuje się relacja między stanem kooperacji a konkurencji wewnątrzpopulacyjnej. Obydwa stany charakteryzują się nasileniem współoddziaływania międzyosobniczego oraz napięciem odczuwanym przez poszczególne osobniki. Jeśli miarą nasilenia jest częstotliwość aktów interakcyjnych, to napięcie charakteryzuje się jakościowo zróżnicowanym stanem zagrożenia osobniczego. W przypadku konkurencji jest to zarówno zagrożenie bezpośrednie ze strony silniejszych osobników w obrębie stada, kolonii, czy mikropopulacji wiążące się z określonym ryzykiem aktów agresji oraz zagrożenie pośrednie wynikające ze skutków redukcji w środowisku zasobów pokarmowych, zajęcia bardziej dogodnych miejsc łęgowych, zagarnięcia wartościowszych biologicznie partnerów łęgowych itd. przez członków danej zbiorowości. W zależności od cech witalnych osobnika (kondycji, odporności, doświadczenia osobniczego itd.), może on tolerować tylko określone napięcie konkurencyjne, a więc musi on uplasować się w określonym punkcie gradientu tego czynnika. Oddziaływanie gradientu napięcia konkurencyjnego należy rozpatrywać więc z pozycji zróżnicowania indywidualnego (zmienności geno- i fenotypowej) cech witalnych i w odniesieniu do gradacji tych cech, zgodnie z ich biologiczną wartością decydującą o doborze naturalnym w obrębie populacji. Stąd, stany najwyższego napięcia konkurencyjnego odnieść należy do stref ekologicznie najbardziej atrakcyjnych (optimum ekologiczne), charakteryzujących się maksymalną koncentracją potencjału populacji, najniższy zaś poziom na-

pięcia cechować będzie strefę ekstremalną zasiedloną przez selekty z optimum i suboptimum.

Tak przedstawiona „z pozycji populacji” gradacja napięcia nie odpowiada analogicznej gradacji „z pozycji osobnika”. Rozpatrując bowiem napięcie konkurencyjne jako odczuwany przez osobnika stan zagrożenia, w wyniku którego zmuszony on jest zająć określoną pozycję w przestrzeni życiowej populacji, pamiętać należy, że zawsze będzie to napięcie maksymalnie przez niego tolerowane, a więc z pogranicza jego wytrzymałości psychofizycznej. Z tego punktu widzenia, tj. w ujęciu względnym, zarówno najsilniejsze, jak i najslabsze osobniki przebywają pod względnie jednakowo w skutkach swych oddziaływającą presją konkurencji. Dla realizacji procesów regulacyjnych oraz doboru naturalnego ma to zasadnicze znaczenie.

Równolegle do jakościowej gradacji napięcia, wynikającej ze zróżnicowanego charakteru i siły aktów agresji, obserwuje się ściśle skorelowanie z tą gradacją gradientu interakcji. Wysokim stanom napięcia towarzyszy więc większe nasilenie interakcji konkurencyjnej i odwrotnie. Obydwa parametry są nawzajem współzależnione na zasadzie dodatniego sprzężenia zwrotnego i składają się na dany stan konkurencji.

Mechanizm tego sprzężenia jest następujący: Zwiększająca się częstotliwość aktów agresji międzyosobniczej (nasilenie) potęguje stan napięcia konkurencyjnego – potencjalny wzrost bezpośredniego zagrożenia osobniczego. Odwrotna zależność, tj. wpływ napięcia na nasilenie ma odmienny charakter – wzrost zagrożenia pośredniego (redukcja zasobów pokarmowych, zajęcie dogodniejszych miejsc legowych itd.) wzmagą nasilenie agresji.

Efektem takiej relacji jest określona siła konkurencji, oddziaływająca jako czynnik selekcyjny, odśrodkowo wycieśniający słabszy materiał populacyjny do środowisk mniej wartościowych i na margines ekologiczny.

Odbiciem mechanizmów konkurencji wewnątrzpopulacyjnej jest lognormalny rozkład prawdopodobieństw wielkości grupy (porównaj – str. 24), a także związki zachodzące między wielkością grupy a zagęszczeniem i pojemnością środowiska (str. 52). Logarytmiczny rozkład zagęszczeń, pośrednio ilustrujący też rozkład pojemności ekologicznej (porównaj – wyk. 13) daje pogląd na gradację jego atrakcyjności ekologicznej. Środowiska najbardziej wartościowe stanowią tu najniższy odsetek, a w miarę obniżania się walorów ekologicznych odsetek ten wzrasta. Atrakcyjność ta polega w pierwszym rzędzie na łatwości zdobywania pokarmu (wydajności troficznej) przy najmniejszych stratach energetycznych, gdzie obszar penetracji żerowiskowej i dystans między żerowiskiem a kolonią są małe (zasada ekonomii energii). Zależność stopnia atrakcyjności od wydajności troficznej nie jest jednak wprost proporcjonalna. W miarę bowiem zmniejszania się tej wydajności obszar penetracji, a więc i dystans lotów żerowiskowych wzrastają, rośnie też wydatek energetyczny gawronów (mogący zwiększać się tylko do określonego poziomu krytycznego). Istnieje tu więc „bariera energetyczna” rzutująca zarówno na samoreprodukcyjność, jak i stabilność, wielkość oraz stopień izolacji kolonii. Jeśli pod uwagę wziąć najważniejsze sprzężenia dodatnie mające związek między obniżaniem się gradientu trofiki a wielkością kolonii (schemat – tab. 7 na str. 71), to okaże się, że liniowym spadkiem wydajności troficznej środowiska towarzyszyć musi wykładniczo wzrastający ujemny wpływ tego czynnika na produktywność, wielkość i losy kolonii (zdobyte ścisłych danych empirycznych do tego zagadnienia przedstawiałoby wielką wartość naukową). Stąd, atrakcyjność ekologiczna środowiska, a przeto jego faktyczna, a nie potencjalna pojemność, w miarę zmniejszania się wydajności troficznej spada bynajmniej nie w tempie proporcjonalnym (w funkcji liniowej), lecz logarytmicznej.

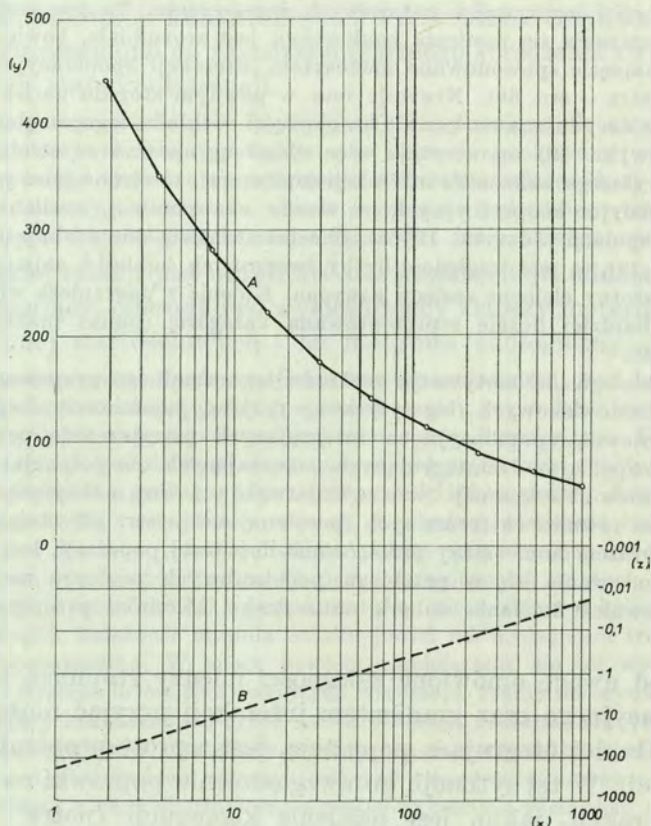
Adekwatnie do faktycznej, tj. uzależnionej też od czynników wewnątrzpopulacyjnych, pojemności kształtuje się wielkość kolonii. Odchylenie lognormalnego rozkładu wielkości kolonii od logarytmicznego rozkładu potencjalnej pojemności (porównaj — JÓZEFIK 1970a), obserwowane w pobliżu apogeum tego pierwszego, a następnie obniżanie się krzywej lognormalnej jest właśnie odbiciem omówionej powyżej zależności. Wartość tych odchyżeń, (różnica całek obu krzywych) byłaby więc pośrednim i względnym miernikiem ograniczającego wielkość grupy oraz wykorzystanie potencjalnej pojemności ekologicznej środowiska wpływu czynnika wewnątrzpopulacyjnego. Chodzi tu oczywiście o ograniczający wpływ zmniejszającego się przy wzrostach rozproszenia efektu stadnego, co szczegółowo było omówione w poprzednich rozdziałach. Jest to bardzo istotne, jeśli omówioną zależność przeinterpretować na stosunki konkurencyjne w obrębie populacji. Najzagorzalsza walka rozgrywa się o tereny najbardziej atrakcyjne. Tam też obserwuje się zjawisko znacznego przegęszczenia, co znajduje odbicie w ukształtowaniu końcowego odcinka lognormalnego rozkładu wielkości grupy (wykr. 49). Nasilenie konkurencji, proporcjonalne do stopnia atrakcyjności środowiska, słabnie dopiero coraz szybciej przy niższych poziomach wydajności troficznej (porównaj równanie — str. 87) modelujące przyrost nasilenia konkurencji wzdłuż gradientu interakcji i logarytmów naturalnych zagęszczenia. To wzrastające coraz gwałtowniej tempo obniżania się nasilenia konkurencji jest zrozumiałe, bowiem w odwrotnym tempie wzrasta napięcie spowodowane niedosytem interakcji kooperacyjnej (napięcie prointegracyjne — patrz — str. 68). Niweluje ono w pewnym stopniu nacisk konkurencyjny, co z kolei rzutuje decydująco na kształt lewej części rozkładu lognormalnego. O ile prawa strona krzywej (wykr. 49) reprezentuje więc układ ugrupowań ze strefy maksymalnych zagęszczeń i najwyższego wskaźnika interakcji (optimum), to strona lewa jest odbiciem stosunków konkurencyjno-kooperacyjnych w strefie ekstremalnej, zasilanej przez selekty z podstawowej populacji (JÓZEFIK, 1970a). Chociaż stanowią one drobny odsetek potencjału populacji (str. 78), to pod względem liczby tworzonych kolonii i zajmowanych terenów składają się na istotny element zasięgu gawrona. Kolonie z pogranicza wielkości progowej stanowią tu najbardziej licznie reprezentowaną kategorię (punkt maksymalnej gęstości krzywej — str. 39).

Tak więc biologiczna motywacja rozkładu lognormalnego grupowości, prócz specyfiki czynników środowiskowych (logarytmiczny rozkład pojemności) obejmuje też działanie czynników wewnątrzpopulacyjnych integrujących przestrzennie potencjał populacji w kooperujące grupy, oraz dezintegrujących, zmuszających ten potencjał przez funkcjonowanie mechanizmów konkurencji wewnątrzgatunkowej do maksymalnego opanowania środowisk, w tym również ekstremalnych (porównaj też — str. 87). Lognormalny rozkład jest nie tylko wyrazem homeostazy przestrzenno-ilościowej populacji, lecz również stwarza możliwości zorientowania się w przebiegu podstawowych procesów wewnątrzpopulacyjnych, w tym również działania doboru naturalnego, kierunku przepływu genetycznego.

Biorąc pod uwagę omówione zależności między stopniem napięcia i nasilenia konkurencyjnego oraz gradientem interakcji przyjąć można, iż siła konkurencji, tj. siła dezintegrująca populację, jest wprost proporcjonalna do gradientu interakcji. W tej sytuacji, po uwzględnieniu poprawki na drugi składnik gradientu interakcji, jakim jest nasilenie kooperacji (patrz — str. 86), poszczególne wartości tego gradientu uznać można za wektory siły dezintegrującej (patrz — str. 87).

Czynnikiem populacyjnym o przeciwnym ukierunkowaniu (działającym „dośrodkowo”) jest dążność poszczególnych osobników do nawiązania kooperacji. Najniższy, krytyczny poziom grupowości, tj. wielkość progowa kolonii,

stanowi tu barierę maksymalnego wykorzystania środowiska. Zagrożenie zewnętrzne (drapieżniki, konkurencja międzygatunkowa, utrudnienia w odnajdowaniu pokarmu itd.) zmuszając poszczególne osobniki do kooperacji, stwarza stan napięcia rozładowywanego w interakcji kooperacyjnej. Stan ten, będący wyrazem presji środowiska, określam jako napięcie prointegracyjne. Gradient tego napięcia, który nazwać można również gradientem niedosytu kooperacji, jest odwrotnie proporcjonalny do gradientu interakcji kooperacyjnej, tj. nasilenia aktów współdziałania międzypersonicznych. Obserwuje się tu ujemne sprzężenie zwrotne – im wyższe napięcie, tym silniejszy trend prointegracyjny, zmuszający do integracji przestrzennej i grupowej. Znajduje to odbicie w zależności przedstawionej na wykresach 52 i 53, gdzie przyrostom rozproszenia kolonii towarzyszy logarytmicznie zmniejszający się spadek wielkości kolonii.



Wykr. 52. Wpływ rozproszenia kolonii na ich wielkość.  $x$  – areal (w km<sup>2</sup>) przypadający na jedną kolonię;  $y$  – średnia wielkość kolonii (liczba par lęgowych);  $z$  – skala dla krzywej  $B$ ;  $A$  – zależność wielkości kolonii od arealu przez nią zajmowanego ( $y = 542 x^{-0,3249}$ );  $B$  – funkcji pochodną krzywej  $A$  ( $dy = 176,1 x^{-1,3249} dx$ ) ukazująca tempo obniżania się wielkości kolonii przy wzrastaniu jej arealu.

Miarą rozproszenia jest tu tzw. areal kolonii, tj. średnia powierzchnia przypadająca na jedną kolonię oraz średnia odległość (str. 66) między koloniami (wykr. 53) w obrębie prostokąta  $30' \times 30'$ . Różniczkując równanie

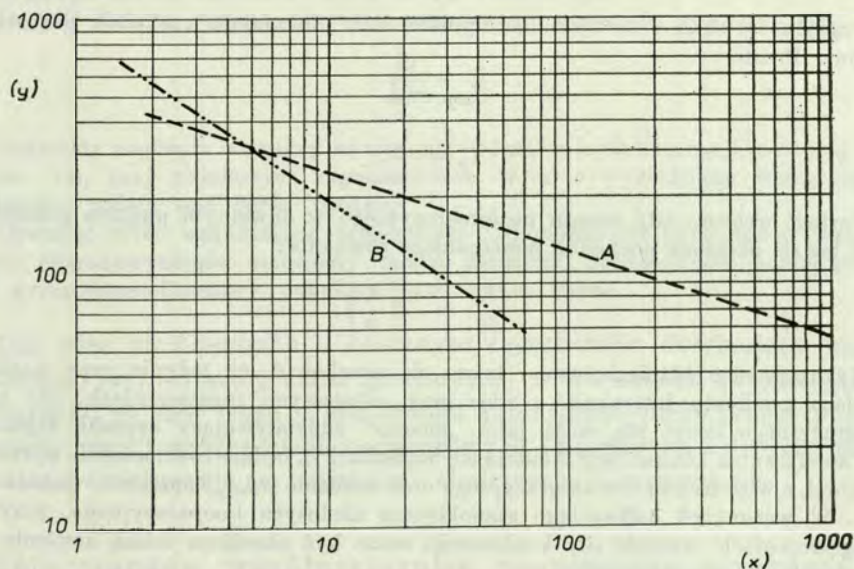
$$y = 542x^{-0,3249}, \quad (58)$$

gdzie  $y$  – wielkość grupy;  $x$  – areal w  $\text{km}^2$ ,

$$dy = 176,1x^{-1,3249}dx, \quad (59)$$

stwierdza się, że liniowym przyrostem rozproszenia odpowiada logarytmicznie obniżające się tempo zmniejszania się grupy (wykr. 52). Efekt izolacji pociąga tu w konsekwencji konieczność zwiększenia krytycznej wielkości kolonii.

Przy znacznych rozproszeniach (znacznej izolacji) napięcie prointegracyjne jest zbyt duże, by w takich warunkach mogły prosperować kolonie małe, skądinąd normalnie funkcjonujące przy mniejszych stopniach izolacji.



Wykr. 53. Wpływ rozproszenia kolonii na ich wielkość.  $x$  – areal w  $\text{km}^2$  przypadający na jedną kolonię (krzywa  $A$ ), stopień izolacji między koloniami (odległość w  $\text{km}$ ) (krzywa  $B$ );  $y$  – średnia wielkość kolonii w prostokącie  $30' \times 30'$ ;  $A$  – zależność od arealu przypadającego na jedną kolonię ( $y = 542 x^{-0,3249}$ );  $B$  – zależność od stopnia izolacji między koloniami ( $y = 886 x^{-0,6619}$ ).

Tak więc, dwa przeciwstawne trendy – dezintegracyjny (konkurencja) oraz prointegracyjny (dążność do zaspokojenia niedosytu kooperacji), których siła uzależniona jest od pojemności ekologicznej środowiska w danych warunkach, utrzymują w równowadze dynamicznej (homeostaza) układ przestrzenno-ilościowy badanej populacji. Suma wektorów sił obydwu trendów w każdym odcinku gradientu środowiska jest dodatnią wielkością stałą, co stanowi warunek homeostazy, zaś relacja ich wartości pozostaje odwrotnie proporcjonalna.

Obydwa trendy są wyrazem stanów kooperacji oraz konkurencji wewnątrzpopulacyjnej. Na stan kooperacji składa się napięcie prointegracyjne ( $I_p$ ) odzwierciedlające niedosyt niezbędny dla funkcjonowania grupy nasilenia interakcji kooperacyjnej ( $i_{cop}$ ) i będące zarazem wskaźnikiem siły trendu prointegracyjnego. Napięcie to jest odwrotnie proporcjonalne do realizacji aktów kooperacji, czyli do gradientu interakcji kooperacyjnej. Stąd

$$I_p = (i_{cop})^{-1}. \quad (60)$$

Ponieważ na nasilenie interakcji międzyosobniczej ( $i$ ) składa się zarówno współdziałanie kooperacyjne ( $i_{cop}$ ), jak i oddziaływania konkurencyjne ( $i_{comp}$ ), wobec braku danych empirycznych przyjmuję teoretycznie, że prawdopodobieństwo realizacji obydwu rodzajów interakcji jest równe,

$$i_{cop} = i_{comp}, \quad (61)$$

suma zaś

$$i_{cop} + i_{comp} = 2i \quad (62)$$

(przy względności skali  $i$  to formalne uproszczenie, ułatwiające rachunek pozostaje bez znaczenia). Przeto

$$i_{cop} = i, \quad (63)$$

$$I_p = \frac{1}{i}. \quad (64)$$

Wartość wektora siły trendu prointegracyjnego w dowolnym punkcie gradientu interakcji będzie określała pochodna poprzedniego równania:

$$\frac{dI_p}{di} = -\left(\frac{1}{i^2}\right). \quad (65)$$

Wykorzystując różniczkowanie, łatwo się przekonać, że jedynie przy najniższych wartościach gradientu interakcji, a więc przy najniższych zagęszczeniach, siła napięcia prointegracyjnego liczyć się może jako „mocno” oddziaływający czynnik regulacyjny.

Z kolei na stan konkurencji składają się napięcia ( $P_c$ ), będące równocześnie wyrazem siły konkurencji, a więc trendu dezintegracyjnego oraz nasilenie ( $i_{comp}$ ) sprzężone dodatnio z napięciem. W warunkach całkowitego zaspokojenia niedosytu kooperacyjnego, przy wysokich zagęszczeniach, wartość siły konkurencji może być określona miarą nasilenia współoddziaływania konkurencyjnego

$$P_c = i_{comp}. \quad (66)$$

Ponieważ jednak nasilenie interakcji konkurencyjnej niwelowane jest w jakimś stopniu przez napięcie prointegracyjne, więc

$$P_c = i_{comp} - I_p, \quad (67)$$

gdzie po podstawieniu odpowiednich wartości  $i$  otrzymujemy

$$P_c = i - \frac{1}{i}. \quad (68)$$

Wartość wektora siły konkurencji (siły dezintegrującej) w dowolnym punkcie gradientu interakcji wyznacza pochodna

$$\frac{dP_c}{di} = 1 + \frac{1}{i^2}. \quad (69)$$



Wektor ten jest dodatni, ukierunkowany odśrodkowo, podczas gdy wektor siły trendu prointegracyjnego o wartościach ujemnych ukierunkowany był dośrodkowo, a więc w przeciwną stronę. Jest rzeczą oczywistą, że wektory te nie mogą się znosić, warunkiem zaś utrzymania potencjału populacji w stanie „sprężenia” wzdłuż gradientu środowiska jest, aby  $P'_c > I'_p$ . Homeostaza populacji może być utrzymana, gdy

$$\frac{d(I_p + P_c)}{di} = +1(\text{const}). \quad (71)$$

Podobnie jak na początku skali  $i$  gwałtownie zmniejsza się siła trendu prointegracyjnego, równie gwałtownie następują przyrosty siły konkurencji:

$$dP_c = \left(1 + \frac{1}{i^2}\right) di. \quad (72)$$

Gwałtowność tempa zmian siły oddziaływania obydwu czynników wiąże się z osiągnięciem i przekroczeniem wartości progowych wielkości grupy (kolonii) oraz zagęszczenia, a więc przejściem do zasadniczo innej formy walki o byt.

Gęstość liniową stopnia interakcji reprezentuje pochodna równania (48) (str. 74)

$$\frac{di}{dD} = \frac{1}{D}. \quad (73)$$

Przyrosty nasilenia interakcji są więc najwyższe, w myśl koncepcji założonej poprzednio (str. 74), przy najniższych zagęszczeniach. Wraz z wykładniczo wzrastającym zagęszczeniem maleją one coraz bardziej.

Operując tylko wskaźnikiem zagęszczenia ( $D$ ) można też przedstawić pozostałe zależności charakteryzujące omawiany model działania mechanizmów samoregulujących układ przestrzenno-ilościowy populacji gawrona w Polsce.

Tak więc na obszarach o znacznym zagęszczeniu dominujący jest trend dezintegracyjny, słabnący coraz gwałtowniej w warunkach zwiększającego się rozproszenia, et vice versa — siła trendu prointegracyjnego osiąga punkt kulminacyjny przy zagęszczeniach podprogowych i progowych i natychmiast słabnie w miarę zwiększania się pojemności ekologicznej i zagęszczenia.

Funkcje trendów współzależności parametrów struktury przestrzennej i grupowej

Analizowane poprzednio mechanizmy samoregulacyjne układu przestrzenno-ilościowego, funkcjonujące na zasadzie sprzężeń zwrotnych, ujmowane były w postaci różnych funkcji dających pogląd na charakter i wymierność względną współzależności. Trudno jednak, bez wprowadzenia najbardziej istotnego parametru — czasu wyrokować na ich podstawie o dynamice zjawisk. Mankamentem, przy braku trendów czasowych, utrudnia w znacznym stopniu opracowywanie prognoz opieranych zazwyczaj na analizie dynamiki zjawisk, nie wyklucza jednak rozwiązań pośrednich. Dopuszczam tu swoistą ekstrapolację ze statycznego układu przestrzennego na układ przestrzenno-czasowy, co znajduje uzasadnienie o tyle, o ile przedstawione matematycznie zależności można potraktować jako funkcje trendów przestrzenno-czasowych, obejmujące relatywnie

krótkie odcinki czasu. Chociaż jest to rozwiązanie dalekie od doskonałości i nie stwarzające możliwości określenia probabilistycznego błędu prognozy, może jednakowoż posłużyć za punkt wyjściowy do ekstrapolacji zmian przestrzennych potencjału populacji na podstawie znajomości danych dotyczących jednego, względnie dwóch tylko parametrów. Z punktu widzenia praktycznego wykorzystania niżej proponowanego modelu współzależności ma to istotne znaczenie.

Dysponując na przykład materiałami dotyczącymi liczby kolonii lęgowych na określonych powierzchniach, na podstawie tego parametru szacować można zmiany liczebności populacji, jej zagęszczenia itp., jakich należy oczekiwać w związku z planowanymi, lub spodziewanymi zmianami liczby kolonii (porównaj – wykres 54). Traktując związki zachodzące między poszczególnymi parametrami, przedstawione za pomocą równań wykładniczych i ich pochodnych jako funkcje trendów przestrzenno-czasowych, kontrolować można populację gawrona na bieżąco, jak również planować jej poziom stosownie do wymogów gospodarczych. Punktem wyjściowym jest tu wykorzystanie większości wynikających z prawa lognormalnego rozkładu prawdopodobieństw wielkości grupy zależności oraz wykorzystanie funkcji trendów. Opierając się na zjawisku znacznej stabilności parametrów rozkładu lognormalnego takich, jak:  $m$ ,  $\sigma$ ,  $a$ ,  $\delta$  (patrz rozdział – Charakterystyki ogólne rozmieszczenia) oraz znając np. tylko liczbę kolonii na danym obszarze (nie mniejszym jednak niż 20-30 tys. km<sup>2</sup>), obliczyć można wszystkie pozostałe wskaźniki, w tym również  $C_s$ , a posiłkując się tabelą prawdopodobieństw rozkładu normalnego, łatwe jest już odtworzenie nie tylko lognormalnego rozkładu wielkości kolonii oraz adekwatnego rozkładu liczebności par lęgowych według klas wielkości kolonii, lecz również obliczyć można ogólną liczebność populacji, jej zagęszczenie itd. Wykorzystując następnie podane poniżej funkcje trendów, można już w oparciu o zamodelowane zależności poczynić wnioski co do ewentualnych zmian prognozowanych w związku z wymaganymi założeniami gospodarczymi. Istotne jest jedynie to, aby homeostaza populacji, na parametrach której opiera się szacowanie, nie uległa zachwianiu.

Równania składające się na model współzależności poszczególnych parametrów struktury grupowej i przestrzennej populacji gawrona w Polsce opierają się na regresjach ze średnich wartości 155 prostokątów 30' × 30', obejmujących obszar całego kraju.

Przyjmując, że  $x$  – liczba kolonii,  $y$  – wielkość kolonii,  $u$  – areal kolonii w km<sup>2</sup>,  $z$  – liczba par lęgowych, zależność wielkości kolonii od ich liczby w obrębie prostokąta wyrazić można wzorem

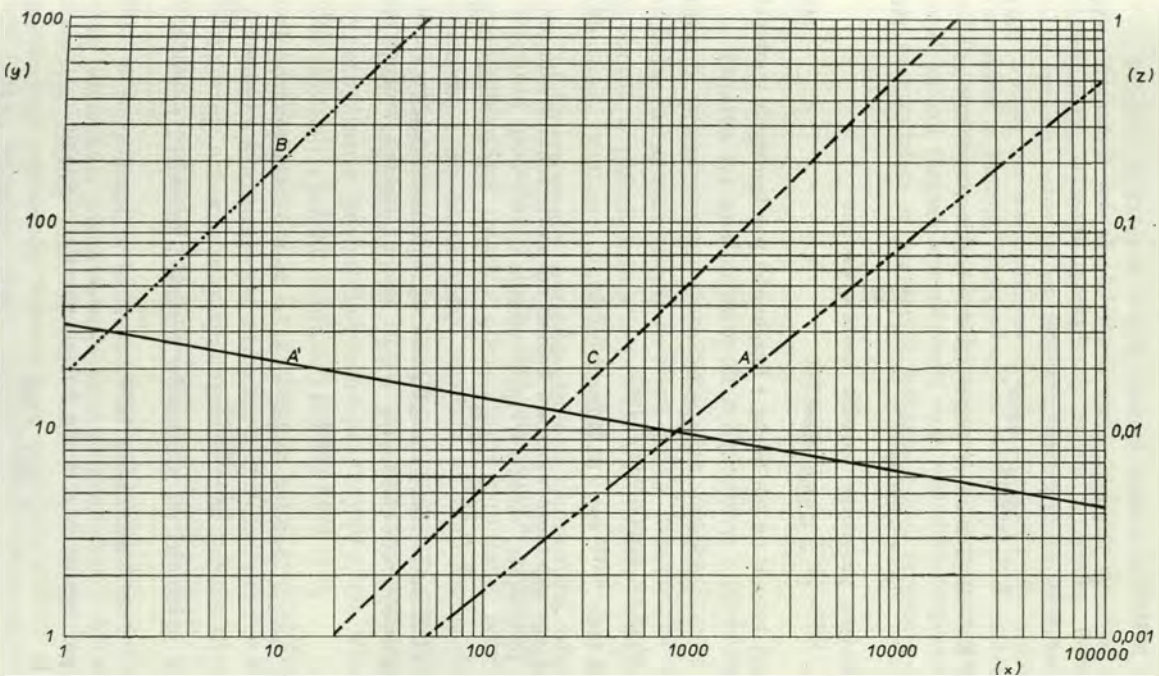
$$y = 45x^{0,3153}. \quad (74)$$

Przyrosty wielkości kolonii w stosunku do zmian liczby par lęgowych określa pochodna

$$y' = 14,19x^{-0,6847}, \quad (75)$$

wielkość zaś w uzależnieniu od przyrostów

$$y = 2169 (y')^{-1,4605}. \quad (76)$$



Wykr. 54. Współzależność między liczbą kolonii a zagęszczeniem populacji (liczba gniazd w prostokątach  $30' \times 30'$ ) oraz nomogramy obydwu parametrów w przeliczeniu na  $100 \text{ km}^2$ .  $x$  – liczba gniazd w prostokącie (krzywa  $A$ ); liczba kolonii/ $100 \text{ km}^2$  (krzywa  $B$ ), liczba gniazd/ $100 \text{ km}^2$  ( $C$ );  $y$  – liczba kolonii w prostokącie (krzywe  $A$ ,  $A'$ ), liczba gniazd/ $100 \text{ km}^2$  ( $B$ ), liczba kolonii/ $100 \text{ km}^2$  ( $C$ );  $z$  – skala dla krzywej  $A'$ ;  $A$  – zależność liczby kolonii od liczebności gniazd w prostokącie ( $y = 0,03858 x^{0,8317}$ );  $A'$  – wykres funkcji pochodnej krzywej  $A$  ( $dy = 0,03209 x^{-0,1683} dx$ );  $B$  – nomogram odczytu liczby kolonii przypadających na  $100 \text{ km}^2$  na podstawie znanej na tej powierzchni liczby gniazd ( $y = 18,97 x$ );  $C$  – nomogram odczytu liczby gniazd przypadających na  $100 \text{ km}^2$  na podstawie znanej na tej powierzchni liczby kolonii ( $y = 0,055 x$ ).

Odwrotna zależność, tj. szacowanie liczby kolonii na podstawie ich średniej wielkości, przedstawia się wzorem

$$x = 0,000099y^{3,21}, \quad (77)$$

a przyrosty liczby kolonii w stosunku do zwiększania się ich średniej wielkości o jedną parę wzorem

$$x' = 0,000299y^{2,21}, \quad (78)$$

Zależność wielkości kolonii od par liczby legowycch można przedstawić w postaci

$$y = 3,05x^{0,477}, \quad (79)$$

przyrost wielkości kolonii w postaci

$$y' = 1,4548z^{-0,523} \quad (80)$$

oraz wielkość kolonii w uzależnieniu od przyrostu wzorem

$$y = 4,294(y')^{-0,9124}. \quad (81)$$

Znając średnią wielkość kolonii, liczebność populacji w obrębie prostokąta oblicza się z zależności

$$z = 0,0966y^{2,096}; \quad (82)$$

stąd funkcję pochodną określającą przyrosty określić można wzorem

$$z' = 0,2025y^{1,096}. \quad (83)$$

Ogólną zależność wielkości kolonii od ich liczby i liczebności par lęgowych w obrębie prostokąta wyraża równanie

$$y = (22,5x^{0,7265}) + (1,525z^{0,4771}), \quad (84)$$

a różniczką zupełną funkcji obydwu argumentów jest

$$dy = (16,346x^{-0,2735} dx) + (0,7276z^{-0,5229} dz). \quad (85)$$

Funkcję trendu, ilustrującego zależność wielkości kolonii od powierzchni areалу przypadającego na nią w obrębie prostokąta, można wyrazić wzorem

$$y = 542u^{-0,3249}, \quad (86)$$

sochodna zaś określa przyrost wielkości w miarę zmniejszania się tego areálu (wpływ zmniejszającej się pojemności ekologicznej środowiska oraz wzrost stopnia izolacji wewnątrzpopulacyjnej):

$$y' = 176,1u^{-1,3249}. \quad (87)$$

Znając wielkość kolonii, można obliczyć średni areał w km<sup>2</sup> na nią przypadający,

$$u = 2,6 \cdot 10^8 y^{-3}, \quad (88)$$

oraz określić zmiany areálu w zależności od przyrostów wielkości kolonii:

$$u = 49,549 (y')^{-0,7548}. \quad (89)$$

Związek między liczbą par lęgowych a liczbą kolonii określa równanie

$$z = 3,1429 x^{1,2024}. \quad (90)$$

Zależność przyrostów liczebności populacji od zwiększenia się liczby kolonii wyraża się przez pochodną

$$z' = 3,779x^{0,2024}, \quad (91)$$

natomiast funkcja trendu zależności liczby kolonii od liczebności par lęgowych w prostokącie przyjmuje postać

$$x = 0,0386 z^{0,8317}, \quad (92)$$

a jej pochodna

$$x' = 0,0321 z^{-0,1683}. \quad (93)$$

Funkcje niektórych z tych równań przedstawiono w tekście pracy w formie wykresów. Większość jednak, by można było posłużyć się nimi jako dogodnym instrumentem ekstrapolacji, wymaga sporządzenia takich wykresów. Ponieważ technicznie jest to dość łatwa sprawa, pozostawiam ją przyszłym użytkownikom do uzupełnienia. W przedstawionym modelu nie uwzględniono również sformułowania zależności między omawianymi parametrami a innymi, analizowanymi w poprzednich rozdziałach – mianowicie chodzi tu o odległości minimalne między koloniami (izolacja wewnątrzpopulacyjna), stopień stabilności kolonii (kolonie sporadyczne) oraz wskaźnik dyspersji. W postaci modelowej zostanie to rozwinięte w przyszłych badaniach nad strukturą przestrzenną populacji.

#### DYSKUSJA I WNIOSKI

Oparta na analizowanych materiałach i przedstawiona tu koncepcja organizacji przestrzennej populacji oraz mechanizmów jej funkcjonowania jako układu samosterownego zawiera kilka momentów nowo wprowadzonych, dotychczas w piśmiennictwie prawie nie rozpatrywanych, bądź poruszanych marginesowo. Zaliczyć do nich należy:

1) Operowanie ponadosobniczą jednostką organizacji i dyspersji przestrzennej populacji, jaką jest stado oraz kolonia lęgowa – a więc badanie współzależności między elementami populacji posiadającymi już własną wewnętrzną i do określonego stopnia autonomiczną strukturę oraz organizację<sup>42</sup>.

2) Zastosowanie do analizy struktury przestrzenno-grupowej populacji rozkładu lognormalnego, jego parametrów podstawowych oraz pochodnych, wykorzystanie probabilistyczno-przyczynowych właściwości tego rozkładu do interpretacji zjawisk populacyjnych.

3) Sformułowanie i rozwinięcie pojęć wewnątrzpopulacyjnej izolacji przestrzennej i wiążącego się z nią niedosytu kooperacji wewnątrzgrupowej (międzyosobniczej) a także międzygrupowej oraz integracji przestrzennej stymulowanej dążnością populacji do niwelacji tego niedosytu<sup>43</sup>.

<sup>42</sup> Dotychczas, w badaniach nad różnymi poziomami organizacji mało uwagi poświęcono jednostkom ponadosobniczym, a zwłaszcza już – ich autonomii i powiązaniom przestrzennym między nimi. Relacje między tzw. elementarnymi populacjami, czyli mikropopulacjami najbardziej wyczerpująco omawiają autorzy radzieccy: DUBININ (1966), ISAKOV (1949), MICHEEV (1950), NAUMOV (1956), SEVERCOV (1951, 1957). ŠEVAREVA (1965) ŠVARC (1965) i VORONCOV (1964). NIKOLSKIJ (1965) natomiast teoretycznie rozpatruje powiązania grupowe wśród ryb, a PETRUSEWICZ i ANDRZEJEWSKI (1962) – wśród wolno żyjącej populacji gryzoni. SCHELLHORN (1969) analizując różne poziomy organizacji świata zwierzęcego omawia integrację na szczeblu kolonii, zaś ELTON (1966) dostarcza bogatego materiału, dotyczącego różnych form ugrupowań ponadosobniczych. Współzależności przestrzenno-ilościowe między mikropopulacjami *Ardeola ralloides* są przedstawione w publikacjach JÓZEFIKA (1969b, 1970a,b) – patrz też str. 29.

<sup>43</sup> Problem izolacji wewnątrzpopulacyjnej, jako czynnika ograniczającego wymiar przestrzennej populacji, wraz z omówieniem specyfiki jej mechanizmów po raz pierwszy był szerzej rozwinięty w jednej z poprzednich publikacji (JÓZEFIK 1970c – patrz też – str. 29). Poza wspomnianym aspektem, może on być również rozpatrywany w katego-

4) Rozwinięcie zagadnienia progowych (krytycznych) wielkości podstawowych przestrzenno-funkcjonalnych parametrów populacji, takich jak: minimalny krytyczny poziom kooperacji wewnątrz- i międzygrupowej, próg wielkości ponadosobniczych jednostek organizacji (stada, kolonii lęgowej, mikropopulacji), próg maksymalnie tolerowanej przez populację izolacji przestrzennej (próg rozproszenia) oraz wypracowanie metod obliczania tych parametrów ekologicznych.

5) Rozwinięcie zagadnienia gradientów stresorów wewnątrzpopulacyjnych, jakimi są: powodowane niedosytem kooperacji napięcie pointegracyjne i wynikające ze struktury dominacji osobniczej napięcie konkurencyjne<sup>44</sup>.

riach czynnika mikroewolucyjnego, specjacyjnego, wiążącego się z przepływem genetycznym i selekcją grupową (GADGIL, 1971), znajdując wspólne płaszczyzny z problematyką izolacji szeroko rozpatrywaną, poczynając od DARWINA (1859) i WALLACE'a (1876) i HUTTONA (1897) przez ewolucjonistów (DAVITAŠVILI 1968; ERHLICH, HOLM 1963; HARPER 1961; KISTJAKOVSKIJ 1967; KOMAROV 1957; MAYR 1947, 1959, 1963, 1970; SAVAGE 1963; ZAVADSKIJ 1961), genetyków (BIGELOW 1965; DOBZHANSKY 1951; DUBININ 1966; DUBININ, GLEBOCKIJ 1967; FORD 1967; OLENOV 1961; SRB, OWEN, EDGAR 1969; WRIGHT 1943), zoogeografów (DARLINGTON 1957; GEPTNER 1936; LEMÉE 1967; UDVARDY 1969), czy ekologów (ALLEE, EMERSON et al. 1958; ALLEE, SHMIDT, HESSE 1951; ANDREWARTHA, BIRCH 1954; BEKLEMIŠEV 1960; JACHONTOV 1969; KALELA 1954; MACARTHUR 1972; NAUMOV 1955). Uderzające jest to, że bez względu na bogate piśmiennictwo, poza rozważaniami teoretycznymi, dotychczas nie uchwycono bardziej precyzyjnie mechanizmów niwelujących skutki izolacji (np. nie przeanalizowano w zależności od stopnia izolacji szans kontaktów reprodukcyjnych, kooperacyjnych, wpływu na rotację potencjału w obrębie arealu, sposobów realizacji wymiany genetycznej itd.), a zwłaszcza wśród gatunków wyróżniających się sezonową wędrownością i zmianą struktury przestrzennej. Szczególnie interesujące w tym względzie byłoby przebadanie mechanizmów wymiany osobniczej między mikropopulacjami w okresie zimowisk wśród gatunków socjalnych o dużych zasięgach, lecz zachowujących monotypowość (JÓZEFIK 1970c).

Odmiernym zagadnieniem izolacji wewnątrzpopulacyjnej, zbadanym zresztą najdokładniej, wynikającym nie z heterogenności środowiska, lecz z terytorializmu osobniczego, jest tzw. spacing związany z określoną powierzchnią arealów osobniczych i regulacją zagęszczenia w środowisku homogenym (ARMSTRONG 1965; BOUGHEY 1968; BROWN, ORIAN 1970; DICE 1952; JENNRICH, TURNER 1969; KREBS 1971; TAYLOR 1965; THOMPSON 1956, WIERZBOWSKA 1972). Natomiast kwestia spacingu w środowisku homogenym między ugrupowaniami ponadosobniczymi wykazuje znaczne w tym względzie luki (BROWN, ORIAN 1970; DUBININ 1966).

<sup>44</sup> Między przedstawionym tu w ujęciu modelowym działaniem stresorów wewnątrzpopulacyjnych, jako czynników regulujących, a modelem ODUM'a i ALLEE'go (1945), ukazującym wpływ kooperacji i konkurencji na stopień przeżycia przy zróżnicowanym zagęszczeniu, zachodzą analogie jedynie w odniesieniu do wpływu tych czynników na utrzymanie homeostazy. Model wspomnianych autorów, nie uwzględniający zresztą zróżnicowania cech populacyjnych (KAMIŃSKA, RYSZKOWSKI 1956) praktycznie nie ma odniesienia do realiów w przyrodzie, zaś homeostaza dotyczy tu jedynie tzw. „trwałego punktu” zrównoważenia się przy określonym zagęszczeniu stanów kooperacji i dysoperacji, rzutujących z kolei na wyrównanie bilansu: rozrodczość — śmiertelność.

O stresującym i regulacyjnym zarazem znaczeniu konkurencji (regulacja uzależniona od zagęszczenia) piśmiennictwo dostarcza bardzo obszernej faktologii (np. ANDRZEJEWSKI, PIEŁOWSKI 1971; BAŠENINA 1963; BIRCH 1957; BURKHOLDER 1952; CARRICK

6) Rozwinięcie w aspekcie przestrzenności zagadnień sprzężeń zwrotnych między czynnikami wewnątrzpopulacyjnymi (wielkość grupy, stopień izolacji wewnątrzpopulacyjnej, poziom koakcji kooperacyjnej i nacisku konkurencyjnego) oraz zewnętrznymi środowiska (potencjalna i faktyczna pojemność ekologiczna demotopu), uwarunkowujących funkcjonowanie mechanizmów regulacyjnych populacji<sup>45</sup>.

1972; CLOUDSLEY, THOMPSON 1965; GETZ 1972; HAIRSTON, SMITH, SLOBODKIN 1960; HÜTSENMOSE 1962; KLUYVER 1971; LAESSLE 1965; PARK 1964; PATTERSON 1970; PETRU-TEWICZ, ANDRYCHOWSKA 1969; SLOBODKIN 1962; SOUTHERN 1959; TRÓJAN 1965; WATSON, MOSS 1970; WATTS 1971; WILBERT 1971; WYNNE-EDWARDS 1962), natomiast wpływ niedosytu kooperacyjnego (niedogęszczenie) na liczebność i przeżycie jest zaledwie sygnalizowany (ALLEE, EMERSON et. all. 1958; BOUGHEY 1968; DAVIS 1966; KALELA 1954). Matematyczne udokumentowanie reguły ALLEE'GO, uogólniającej to zjawisko podałem poprzednio (JÓZEFIK 1970 b). Ogólną koncepcję oddziaływania stresorów wewnątrzpopulacyjnych, indukowanych przez sytuacje populacyjne najlepiej przedstawił niewątpliwie SELYE (1960). Coraz częściej też stresor wynikający z niedogęszczenia jest rozważany jako czynnik zasadniczo rzutujący na wymieranie gatunków (TURK et all., 1974).

<sup>45</sup> Dotychczasowe opracowania, obejmujące zagadnienia regulacyjne populacji podzielić można na 3 kategorie rozwiązań: a) Opracowania modeli sprzężeń, dotyczące wydzielonych procesów; b) Dotyczące regulacji liczebności, w wyabstrahowaniu od zmienności wymiaru przestrzennego populacji; c) Próby scalenia w jeden system podstawowych czynników wewnątrzpopulacyjnych, uwarunkowujących całokształt procesów regulacyjnych. Niestety w każdej z tych kategorii spotyka się podejścia deterministyczne, wciąż jeszcze przeważające nad probabilistycznymi. Warto tu zauważyć, że już w latach pięćdziesiątych rozgorzała polemika na temat metodologicznej błędności stosowania rozwiązań deterministycznych w badaniach populacyjnych (vide — COLE 1951; HILBRICHT, RYSZKOWSKI 1959; LACK 1954; RYSZKOWSKI 1961). Te pierwsze, sprzeczne z elementarnymi założeniami funkcjonowania systemu (ANDREWARTHA 1971; WATT 1966), traktować należy jednak jako faktograficzne, nierzadko nie pozbawione walorów koncepcyjnych. Znamienne też, że znacznie więcej opracowań poświęconych jest opisom struktury systemu, niż analizie jego funkcjonowania, a jeszcze mniej wiąże się z interpretacyjnymi elementami scalenia wewnątrzpopulacyjnych mechanizmów w integralny system, funkcjonujący w powiązaniu z probabilistyczną specyfiką współdziałania losowych czynników środowiskowych. Trzeba tu również zaznaczyć, że do dziś jeszcze wielu autorów zakłada z cicha autonomię zjawisk populacyjnych wyodrębniając je od uwarunkowań środowiskowych, chociaż już kilkanaście lat temu wytknęli metodologiczną błędność tego podejścia KURAŹSKOVSKIJ (1957) i TROJAN (1956).

Z opracowań opisujących wycinkowo funkcjonowanie mechanizmów regulacyjnych (np. ujemne sprzężenia między zagęszczeniem populacji a sekrecją hormonalną (CHRISTIAN 1968), czy sprzężenia regulacyjne związane z genotypowym układem populacji (ALTUCHOV, RYČKOV 1970; PIMENTAL 1961, 1963) wynika, że funkcjonowanie układu uwarunkowują ujemne sprzężenia, natomiast ograniczanie w czasie i przestrzeni realizowane jest przez sprzężenia dodatnie. Poczyniono wiele prób budowania teoretycznych modeli funkcjonowania populacji, jak np. modele przebiegu procesów ewolucyjnych oparte na zasadach wynikających z funkcjonowania populacji (PAPENTIN, 1973; RATNER 1973), modele wymiany genetycznej (BABKOV 1973; PŶCH, 1973), dynamiki ilościowej (JAGUETTE 1972) Sformułowano ogólne przesłanki funkcjonowania populacji jako układu samosterownego (ANDREWARTHA 1971; BARTLETT 1960; BARTLETT, HIORNS 1973; LEWINS 1966; MACHIN 1964; MURDOCH 1970; RUBIN, FOCHT, NAUMOV 1966; WARTAK, PANASEWICZ 1965).

Z całokształtu przedstawionego materiału wyłania się kilka zasadniczych zagadnień umożliwiających dokonanie próby scalenia wyjawionych zależności i współzależności w werbalny, na razie, model przestrzennego funkcjonowania populacji jako układu samoorganizującego się. Ponieważ większość uwagi została w gruncie rzeczy poświęcona funkcjonowaniu populacji w warunkach granicznych (niedogęszczenie, parametry progowe występowania, wpływ izolacji wewnątrzpopulacyjnej i niedosytu kooperacyjnego, dodatnie sprzężenia zwrotne czynników wewnątrzpopulacyjnych i zewnętrznych limitujące democę), nie wypełnione pozostają jeszcze luki obejmujące problemy ujemnych sprzężeń regulujących układ przestrzenno-ilościowy populacji w regionach optimum ekologicznego, dynamiki zjawisk w cyklach kilkuletnich, sformułowania matematyczno-cybernetycznego wielu kwestii dotyczących przebiegu procesów regulacyjnych itd. Stąd przedstawioną koncepcję należy traktować jako wstępną, wymagającą dość poważnych jeszcze uzupełnień i dopracowań, szczególnie zaś kwestii postawionych tu li tylko hipotetycznie, a zwłaszcza weryfikacji na materiale dotyczącym gatunków z innych grup zwierzęcych. Za wcześniej też jeszcze na dokonanie pełnej jej konfrontacji z różnymi typami teorii populacyjnych, które w ostatnich latach wyraźnie wzbogaciły piśmiennictwo<sup>46</sup>.

Za punkt wyjściowy dyskusji przyjąć należy stwierdzenie, iż niejednorodność środowiska pod względem przestrzennym i pojemnościowym narzuca określony układ demotopu (generalnie rzecz biorąc — układ użytków rolnych<sup>47</sup>),

Wielu autorów omawia funkcjonowanie mechanizmów regulacyjnych w oparciu o konkretne materiały (BRERETON 1971; KIELCZEWSKI, LIPA 1969; OKULOVA, MYSKIN 1973; RICKLEFS 1973; SOLOMON 1971; WILLIAMSON 1972; WYNNE-EDWARDS 1970). Szczególnie interesująco przedstawiają się problemy stabilności populacji w odniesieniu do funkcjonowania mechanizmów regulacyjnych (BIRCH 1962; BOER 1971; BREWER 1963; HOLMES 1948; MURDOCH 1966, 1970; WATT 1964) oraz wprowadzonych przez człowieka elementów ingerencji (np. sztucznego przegęszczenia (JEZIEWSKI 1968; KAJAK 1963, 1968), rozgęszczenia (KLOMP, 1972), czy sztucznego zwiększania powierzchni życiowej (PETRUSEWICZ 1963; PETRUSEWICZ, PRUS, RUDZKA 1963; PETRUSEWICZ, TROJAN 1963; ŻYROMSKA-RUDZKA 1963). Z podanych przykładów wynika, że trudno jest uzyskać stan trwały, adekwatny do sztucznie wprowadzanych zmian — procesy regulacyjne niwelują w dość krótkim czasie skutki ingerencji. Rozważania ogólnoteoretyczne, interpretujące istotę różnych poziomów integracji procesów samoregulacyjnych przedstawiono w publikacjach: BEKLEMIŠEV, 1960; BOGDANSKI 1972; ŠMALGAUZEN 1961; ŠVARC, GURVIČ et, all. 1972; VASILEVIČ, IPATOV 1969.

<sup>46</sup> Koncepcje i osiągnięcia szkoły polskich populacjologów, na tle rozwoju badań światowych w porządku chronologicznym prześledzić można z publikacji: HILBRICHT, WÓJCIK, 1965; ANON 1962; PETRUSEWICZ 1962 a, b; KAJAK, DOBROWOLSKI 1970; KAJAK 1972; PETRUSEWICZ, 1972; ANDRZEJEWSKI, TROJAN 1974. Trendy badawcze populacjologii radzieckiej są reprezentowane w publikacjach: BEREGOVJ 1967; GILJAROV 1954; JURGENSEN 1970; NAUMOV, NIKOLSKIJ 1962; ŠVARC 1969, 1972, 1974; TIMOFEEV-RESSOVSKIJ 1974, natomiast zachodnio-europejskiej i amerykańskiej w przeglądach i rozprawach: BOUGHEY 1968; BOER, GRADWELL 1971; BROWN, ORIANI 1970; DERAMOND 1959; ROHWER, FRETWELL 1973; SMITH 1964; VARLEY, GRADWELL, HASSELL 1973; WRIGHT 1968.

<sup>47</sup> Bardziej wszechstronnie kwestia rozkładów czynników agrarnych (areal użytków rolnych w rozbiciu na różne typy upraw, klasy gleb, stopień nawożenia sztucznego i natu-



w odniesieniu do którego kształtuje się przestrzenno-ilościowa struktura badanej populacji<sup>48</sup>. Zgodnie z regułą przestrzennej koncentracji elementów biotycznych środowiska (vide — str. 22), areal zajmowany przez populację charakteryzuje się silnie zróżnicowanym gradientem pojemności ekologicznej i rozproszenia demotopu. Rozkład powierzchni arealu pod względem wymienionych cech odznacza się wykładniczym wzrastaniem odsetka biotopów coraz mniej pojemnych, jak też coraz bardziej rozproszonych (funkcja opisująca rozkład jest liniowo-logarytmiczna) — udział środowisk najbardziej pojemnych i ekologicznie najatrakcyjniejszych jest tu więc najniższy oraz, niewspółmiernie wysoki udział środowisk składających się na strefy pessimum i ekstremum ekologicznego. Funkcjonowanie populacji uzależnione jest od nieprzekraczalnego, krytycznego poziomu koakecji kooperacyjnej. Stąd, na tle wspomnianego gradientu demotopu kształtuje się określona struktura przestrzenno-grupowa populacji, będąca wyrazem jej adaptatywnych właściwości samoorganizowania się oraz maksymalnego opanowania środowiska.

Wynikający z przestrzennego układu demotopu fakt izolacji wewnątrzpopulacyjnej odgrywa rolę czynnika ograniczającego przestrzenne i ilościowe występowanie populacji — kształtuje więc granice i ażurowość arealu lęgowego. Liniowemu wzrastaniu rozproszenia i obniżania się potencjalnej pojemności de-

ralnego, zużycie pestycydów itd.) rozpatrzona zostanie w 3 części opracowania. Tam też wprowadzony zostanie wskaźnik waloryzacji środowisk, określający z punktu widzenia potrzeb ekologicznych *Corvidae* ich atrakcyjność. Kwestia przestrzennej struktury i wyróżnienia gradientów czynników środowiskowych w odniesieniu do większych arealów, choć były czynione w tym względzie próby już w ubiegłym stuleciu (MERRIAM 1898), nadal pozostaje na etapie badań początkowych (JURGENSEN 1970; LOTKA 1956; TERBORGH 1970; WATT 1698).

<sup>48</sup> Badania nad strukturą przestrzenno-ilościową populacji w ubiegłych latach metodologicznie były zazwyczaj ustawiane pod kątem deskrypcyjności, lub zgoła miały charakter zoogeograficzny, gdzie punkt ciężkości przypadał na poznanie struktury zasięgów poszczególnych gatunków. Szczególnie znamienne było to dla szkoły radzieckiej, wychowanej na głęboko zakorzenionych tradycjach badań zoogeograficznych. Szerokie jednak, wspólne płaszczyzny ilościowych badań zoogeograficznych oraz populacyjnych w odniesieniu do rozpoznania przestrzennego obrazu ilościowego występowania gatunku, czy populacji sprawiają, że formalne ich rozgraniczanie może być uzasadnione jedynie względami analityczno-interpretacyjnymi. Stąd prace takich autorów, jak: ANDRUŠKO (1957), ARNOLDI (1957), ARTEMIEV (1964), GEPTNER (1936), ISAKOV (1957, 1963 a, b), KRIŠINSKIJ (1963), KIZJAKIN (1963), LJUBIŠEVIČ (1958), poświęcone problematyce arealu, wnoszą też wiele do poznania struktury przestrzennej populacji. Szczególnie dużo uwagi przykłada szkoła radziecka do metod ilościowego kartografowania arealów (GILKOVA 1969; KOROVICYN 1963; KUDRIN, ZAVALIŠIN 1973; PANFILOV, ČERNOV 1963; ŠVARC 1963; VORONOV 1958). Pojawiają się też nowe metody i koncepcje analizy przestrzennego występowania zwierząt (PUZANČENKO 1967; RAVKIN 1967; VTOROV, DROZDOV 1969). Ekologia zachodnia natomiast bardziej wyeksponuje problematykę wiążącą zagadnienia dyspersji osobniczej, poświęconą modelom rozmieszczenia, analizie numerycznej stanów przestrzenno-ilościowych populacji (np. wyróżniają się opracowania: BILEWICZ 1957; BROWN, ORIANS 1970; HAGMEIER 1966; HAGMEIER, STULTS 1964; SEDDON 1971; SKELLAM 1952, SOUTHWOOD 1966; USINGER 1963; WADLEY 1950).

motopu (obydwa parametry korelują dodatnio), towarzyszy logarytmiczny spadek efektywności koakecji kooperacyjnej, tj. wykładniczo narasta niedosyt kooperacji, a więc ograniczający wpływ izolacji.

Wykładniczy charakter ograniczającego oddziaływania izolacji uwarunkowany jest mechanizmami dodatnich sprzężeń zwrotnych między zagęszczeniem na danej powierzchni ponadosobniczych ugrupowań (kolonii lęgowych, mikropopulacji), ich wielkością (liczba osobników w ugrupowaniu) oraz poziomem kooperacji wewnątrz- i międzygrupowej. Powstaje w ten sposób „ogniwo” sprzężeń dodatnich, gdzie spadek zagęszczenia ugrupowań ogranicza kooperację międzygrupową, rzutującą na obniżanie się wielkości każdej z kooperujących grup, to z kolei obniża poziom kooperacji wewnątrzgrupowej i również tą drogą obniża wielkość grupy. Po przekroczeniu progowej wielkości szereg ugrupowań zanika — spada więc ogólne zagęszczenie — w efekcie ogniwo dodatnich sprzężeń działa jeszcze silniej — zostaje przekroczony próg kooperacji międzygrupowej — liczebność populacji na danym terenie zaczyna mocno oscylować i o ile brak jest imigracji z bardziej przegęszczonych części zasięgu, następuje tam zanik gatunku<sup>49</sup>. Rozpatrując wspomniane mechanizmy w odniesieniu do re-

<sup>49</sup> Mechanizmy ruchu (rotacji) osobników w obrębie arealu lęgowego, sądząc z dość obszernej literatury dotyczącej obrączkowania (vide — BALTVIKLS 1970 a, b; BERGMANIS 1963; BUSSE 1963, 1969; DEMENTIEV 1953; ISAKOV 1949; JOHNSON 1961, POLIVANOV 1957; RJABOV, ŠEVAREVA 1955; RYDZEWSKI 1955; ŠEVAREVA 1969; TUGARINOV 1949; VIKSNE, 1970), realizują się najintensywniej: a) w okresie zimowisk i przelotów wiosennych — rozpadanie się stad małych, silniej zredukowanych przez drapieżniki i wnikanie osobników do ugrupowań większych, pochodzących z innych, odległych często regionów zasięgu (mechanizm ten zabezpiecza homogenność genetyczną populacji i monotypowość niektórym gatunkom o rozległych zasięgach); b) w pierwszej fazie okresu lęgowego, tj. w czasie zajmowania miejsc lęgowych — selekty i osobniki młodociane są wówczas wycieśniane do środowisk mniej wartościowych (JÓZEFIK 1960, 1970 c; PINOWSKI 1965, 1967; POLIVANOV 1957). W zależności od stopnia przeżycia populacji w okresie jesienno-zimowym, ruch odśrodkowy nasilać się może w znacznych granicach, natomiast w przypadkach regresów ilościowych powodowanych katastrofami losowymi, przepływ we wczesnej fazie okresu lęgowego może przybrać kierunek dośrodkowy. Niezależnie, przepływ dośrodkowy wiąże się zawsze z trwale utrzymującą się, ogólną tendencją regresu ilościowego gatunku (JÓZEFIK 1969 b) — działają wówczas mechanizmy integrujące przestrzennie gatunek, w związku z czym występuje też silny regres terytorialny.

Mechanizmy przepływu dość szczegółowo zostały poznane wśród populacji gryzoni. W zależności od wahań liczebności w wysokich gradientach zagęszczenia i związanego z tym parcia konkurencyjnego, nasila się ruch migrantów w kierunku środowisk mniej atrakcyjnych (ANDRZEJEWSKI 1963; ANDRZEJEWSKI, PIECZYŃSKA 1963; ANDRZEJEWSKI, WIERZBOWSKA 1961; JANION, RYSZKOWSKI, WIERZBOWSKA 1968; OPUSZYŃSKA, TROJAN 1963; STANCZYKOWSKA, WASILEWSKI 1963; TROJAN 1965). Przepływ z optimum do pessimum stanowi więc w warunkach homeostazy regułę rotacji (patrz też — BEKLEMIŠEV 1960; BURKHARD 1970; FISHER 1955; HAARTMAN 1971; JÓZEFIK 1969 b, 1970 a; KLUYVER, TINBERGEN 1953; MEUNIER 1970; NAUMOV 1956), jakkolwiek pewna część zepchniętych na margines ekologiczny osobników młodocianych w okresie późniejszym, być może, powraca do środowisk atrakcyjniejszych, a w każdym bądź razie do miejsc swego urodzenia (MALČEVSKIJ 1957).

lacji między democeniem populacji a jej demotopem zauważyć należy, że w warunkach niskich gradientów demotopu, democen ograniczany wspomnianymi sprzężeniami pod względem powierzchniowym jest znacznie mniejszy od demotopu. Znaczne zasoby demotopu są przeto przez populację nie wykorzystywane, bądź zajmowane sporadycznie, w zależności od oscylacji głównego jej potencjału skoncentrowanego w głębi zasięgu.

Wyrazem dążności populacji do pokonania ograniczającego wpływu izolacji jest charakteryzujący ją trend integracji przestrzennej (niwelacja napięcia pro-integracyjnego powodowanego niedosytem kooperacji). Stąd przestrzenne rozmieszczenie ugrupowań (kolonii lęgowych) nie jest losowe — prawdopodobieństwo uplasowania się poszczególnych kolonii w uniezależnieniu od układu przestrzennego innych z terenów sąsiednich jest znikome. Dążność do tworzenia agregacji terytorialnych kolonii jest nadzwyczaj rozwinięta — siła socjalnego przyciągania zmusza nowo osiedlające się stada do preferowania miejsc lęgowych w pobliżu już istniejących. W zależności od gradientu zagęszczenia potencjału populacji struktura rozmieszczenia przestrzennego kolonii przyjmuje charakter bardziej skupiskowy przy niskich zagęszczeniach i znacznym w areale rozproszeniu demotopu, w miarę zaś wzrastania zagęszczenia rozmieszczenie lęgówisk staje się coraz mniej zagregowane. Na obszarach o niskiej pojemności ekologicznej kolonie lęgowe tworzą łańcuchy ugrupowań, co pozwala na skuteczne zwiększenie poziomu koakcji kooperacyjnej — ma więc istotne znaczenia dla przeżywalności w środowisku ekstremalnym.

Rozkład potencjału populacji według stopnia zagęszczenia na jednostkę powierzchni ma charakter wybitnie skupiskowy — wysoka koncentracja potencjału charakteryzuje nieznaczne powierzchnie areału, podczas gdy na ogromnych jego obszarach obserwuje się zagęszczenia niskie, bądź wręcz nikłe. Adekwatnie do ogólnego niedogęszczenia na tych obszarach wzrasta stopień zagregowania zasiedlających je ugrupowań ponadosobniczych.

Najbardziej istotnym momentem w przestrzennym funkcjonowaniu populacji jest elementarna, zintegrowana, jednostka organizacji ponadosobniczej, tj. kolonia lęgowa lub mikropopulacja, zasiedlająca izolowane stanowisko lęgowe oraz stado w pozalęgowym okresie cyklu rocznego. Wobec silnie rysującej się zależności prosperowania populacji od poziomu kooperacji wewnątrzpopulacyjnej, tj. stopnia socjalności gatunku, wielkość tej jednostki, utrzymując tendencje do stałego wzrastania, limitowana jest z jednej strony pojemnością demotopu i wiążącym się z tym naciskiem konkurencji wewnątrzgatunkowej, z drugiej — ograniczana jest narastającą w progresji wykładniczej, w miarę rozpraszania demotopu, izolacją wewnątrzpopulacyjną i wynikającym z tego faktu niedosytem kooperacyjnym. Ograniczające oddziaływanie ogniwa sprzę-

Teoretyczno-ewolucyjne konsekwencje rotacji materiału genetycznego omawiają BAZYKIN (1973), EHRLICH, HOLM (1963), MALČEVSKIJ (1969), SYROEČKOVSKIJ (1966). Modele przepływu genetycznego proponują HANSON (1966), MARUYAMA (1972), STAFF i VAG-HOLKAR (1972), ROFF (1974). Nie są one jednak podbudowane faktograficznie.

zeń dodatnich szczególnie potęguje się w pobliżu progowych wartości poziomu kooperacji, wyznaczających progową wielkość ugrupowań, jak również krytyczne ich rozproszenie, czyli próg izolacji. W warunkach homeostazy populacji krytyczny poziom kooperacji jest względną wartością stałą, charakteryzującą się iloczynem progowych wartości wielkości ugrupowań oraz stopnia izolacji między nimi. Oznacza to, że w ekstremalnych warunkach obszaru życiowego populacji wzrastający stopień izolacji może być kompensowany przez zwiększającą się wielkość progową ugrupowań, co wiąże się ze wzrostem autonomii wewnętrznej tych ugrupowań i stwarza warunki do tworzenia się w areale dysjunkcji, i przeciwnie – obniżenie wielkości krytycznej ugrupowań musi być kompensowane zwiększeniem się ich zagęszczenia. Ten drugi wariant łączy się z silniejszym zintegrowaniem przestrzennym ugrupowań i intensyfikacją kooperacji międzygrupowej. Jak stwierdzono, czynnik kooperacji międzygrupowej zyskuje na znaczeniu jedynie w warunkach marginesu ekologicznego. W warunkach tych egzystuje jednakże bardzo niski odsetek potencjału populacji, stąd zasadnicze znaczenie dla jej funkcjonowania odgrywa kooperacja wewnątrzgrupowa, uzależniona ściśle od wielkości grupy, jak również uzależniona od niej jest też relacja stanu kooperacji i konkurencji wewnątrzgatunkowej. Wielkość grupy jest więc najbardziej istotnym czynnikiem wewnątrzpopulacyjnym, odzwierciedlającym pośrednio stan, poziom i relacje szeregu ekologicznych cech populacji. W odniesieniu do arealu i cech populacji wielkość grupy charakteryzuje więc (lub może charakteryzować): a) Stopień ogólnego prosperity ekologicznego populacji w danym regionie zasięgu<sup>50</sup>; b) Relację stresorów wewnątrzpopulacyjnych (wywołane niedosytem kooperacji napięcie prointegracyjne i napięcie konkurencyjne, odczuwane przez poszczególne osobniki jako stany zagrożenia); c) Prawdopodobnie strukturę dominacji osobników w obrębie populacji według uszeregowania cech fenotypowych pod względem ich waloryzacji z punktu widzenia doboru naturalnego (w małych i najmniejszych grupach będą dominowały selekty pochodzące z ugrupowań większych oraz terenów o wyższej koncentracji potencjału<sup>51</sup>); d) Relację democenu do demo-

<sup>50</sup> Wcześniej wprowadzony wskaźnik powodzenia egzystencji  $Z_{pe}$  opierał się na relacji wielkości grupy do stopnia izolacji i charakteryzuje on stopień prosperity ekologicznego mikropopulacji nie tylko w zależności od pojemności ekologicznej środowiska, lecz również od usytuowania jej w gradiencie zagęszczenia stanowisk lęgowych (JÓZEFIK 1970 c). Wskaźniki charakteryzujące sytuację ekologiczną populacji opracowane przez innych autorów (np. MACARTHUR 1972; LUDWIG, BOOST 1939) opierają się na relacjach między rozrodznością a śmiertelnością, albo sprowadzają się (np. FRETWELL, LUCAS 1969) do wartościowania przydatności ekologicznej środowiska dla potrzeb określonego gatunku.

<sup>51</sup> Selekcjonujące działanie mechanizmów wywnątrzpopulacyjnych (DUBININ 1966; NOVOŽENOV 1966), w odniesieniu do przedstawionego modelu funkcjonowania populacji jako homeostatu, powinno najprawdopodobniej znaleźć odbicie w dodatnim korelowaniu preferowanych przez dobór naturalny niektórych cech morfometrycznych (np. większe wymiary ciała, wyższy stopień otluszczenia itd.) z wielkością grupy i stopniem zagęszczenia ugrupowań w obrębie arealu, tj. wartości tych cech powinny być adekwatne do gradientu

topu w danym regionie arealu, bowiem wraz ze zmniejszaniem się grupy wzrasta rozbieżność między potencjalną a faktyczną pojemnością ekologiczną demotopu. Jak poprzednio zaznaczono, democen jest niewspółmiernie mniejszy w niskich gradientach zagęszczenia od demotopu. Przy wzmagającym się niedosycie kooperacyjnym stopień „niedoeksplorowania” środowiska wzrasta prawdopodobnie w progresji zgoła nie liniowej. I odwrotnie – demotopy o najwyższych pojemnościach są okresowo prawdopodobnie „przeeksplorowywane” i w takich sytuacjach democen, być może, „przerasta” powierzchniowo typowy dla gatunku demotop (wnikanie do środowisk obcych). Przeanalizowanie więc struktury grupowości populacji, w podjętych badaniach, zasadniczo decydowało o bardziej pełnym rozpoznaniu z jednej strony mechanizmów i procesów wewnątrzpopulacyjnych składających się na przestrzenne jej funkcjonowanie, z drugiej zaś – pozwoliło wszechstronniej dociekać specyfiki oddziaływania czynników zewnętrznych, w określonej mierze wspomnianą strukturę kształtujących.

Stwierdzono, że: a) Struktura grupowości podlega prawom rozkładu lognormalnego – lognormalne rozkłady wielkości grup, jak również ich zagęszczeń w areale, w odniesieniu do liniowo-logarytmicznego rozkładu powierzchni arealu pod względem jego pojemności dają wyobrażenie o relacji między grupową koncentracją populacji a koncentracją demotopu, pozwalają określić ogólną liczebność populacji, a także pozwalają pośrednio wnioskować o rozkładzie potencjału wzdłuż gradientów czynników zewnętrznych środowiska. b) Struktura grupowa populacji, niezależnie od zmian jej liczebności i rozmieszczenia, charakteryzuje się wewnętrznym uporządkowaniem i stabilnością. Wyrazem tej stabilności jest prawidłowość rozkładu lognormalnego oraz brak istotnego zróżnicowania między rozkładami z różnych lat opartych na materiałach zebranych przy różnych zakresach pokrycia ankietyzacją. c) Przyczynowość kształtowania się struktury grupowości tkwi w multiplikatywnym oddziaływaniu na nią bardzo licznych, słabo między sobą skorelowanych elementarnych czynników środowiskowych, w tym również wewnątrzpopulacyjnych, przy czym warto zauważyć rzecz znamionną, że żaden z tych czynników nie zyskuje roli dominującej. Jeśli rozpatrywać wyłącznie czynniki składające się na presję środowiska, to multiplikacja ich wpływów jest wyrazem oddziaływania dodatnich sprzężeń zwrotnych limitujących obszar życiowy populacji. d) W odniesieniu do gradientu środowiska wspomniana multiplikacja oznacza wykładniczo narastające, lub logarytmicznie obniżające się oddziaływanie czynników limitujących wielkość grupy. Względna wartość presji środowiska jest więc adekwatna do przyrostów gęstości krzywej lognormalnej, czyli funkcji pochodnej rozkładu lognormalnego. e) Adekwatność ta rozpoczyna się jednak od punktu maksimum gęstości rozkładu lognormalnego, wyznaczanego przez ekstremum krzywej przyrostów gęstości, tj. od punktu krytycznego tolerancji optimum – pessimum. Tezę tę, niewątpliwie interesującą dla weryfikacji empirycznej, potwierdzałyby spostrzeżenia PINOWSKIEGO (1967), CHARLESWORTH (1971) i ROUGHGARDENA (1971).

przez najmniejsze zintegrowane ugrupowania osobników potęgującego się nacisku środowiska. Ponieważ u gatunków socjalnych o pokonywaniu tego nacisku decyduje w znacznej mierze, jak to poprzednio omówiono, zależny od wielkości grupy poziom koakeji kooperacyjnej, to punkt maksimum gęstości, wyznaczający granicę, poniżej której wielkość grupy zaczyna gwałtownie obniżać się, stanowi przedział najniższego poziomu kooperacji, przy którym grupa może jeszcze prosperować. Najczęściej reprezentowaną wielkością grupy jest więc ta zbliżająca się do wielkości krytycznej. Poniżej poziomu progowego, na skutek zaznaczającego się coraz gwałtowniej niedosytu kooperacyjnego, autonomiczne dotąd grupy (ustabilizowane kolonie lęgowe) przestają być samoreproduktywne, tracą stabilność ilościową i terytorialną (kolonie sporadyczne) i wkrótce znikają. f) Lognormalny rozkład wielkości grupy charakteryzuje więc wyłącznie te gatunki, których egzystencja opiera się w istotnej mierze na wewnątrzpopulacyjnej kooperacji, gdzie wzrastający wraz z wielkością grupy efekt pokonywania oporu środowiska jest czynnikiem koncentrującym potencjał populacji w ugrupowania na tyle wielkie, na ile pozwala tylko na to pojemność środowiska. Stąd bardziej ekologicznie atrakcyjne i w pierwszej kolejności zajmowane są środowiska najbardziej pojemne i leżące w najbliższym sąsiedztwie innych, już zajętych, stąd też krzywa przyrostów gęstości rozkładu lognormalnego jest pewnym odbiciem gradientu środowiska pod względem jego atrakcyjności ekologicznej. g) Wspomniana funkcja pochodna jest też odzwierciedleniem stopnia sprzężenia dodatniego układu złożonego z takich czynników, jak: wielkość grupy, nacisk środowiska i jego pojemność. Kulminacją sprzężenia jest tu oczywiście obszar na lewo od ekstremum wykresu tej funkcji, reprezentujący pessimum ekologiczne. Spodziewać się można, że wzdłuż, w ten sposób pośrednio przedstawionego gradientu pessimum-optimum, będą się rozkładały fenotypowe i genotypowe cechy populacji uporządkowane przez konkurencję wewnątrzgatunkową pod kątem ich walorów doboru naturalnego. Oczekiwać więc też można, że presja selektywna konkurencji jest proporcjonalna do wartości logarytmicznych wielkości grupy i odwrotnie proporcjonalna do pierwszej pochodnej lognormalnego rozkładu tego parametru. h) Interpretując czynniki decydujące o wielkości grupy w kategoriach sprzężeń zwrotnych łatwo już wnioskować, iż omawiany rozkład reprezentujący strukturę grupową populacji może też posłużyć do naświetlenia mechanizmów integrujących przestrzennie potencjał populacyjny w kooperujące grupy, jak też dezintegrujących, zmuszających ten potencjał pod presją konkurencji do ekstensywnego opanowywania środowiska. Daje więc podstawę do nakreślenia modelu homeostazy populacji — szczegółowiej kwestia ta będzie poruszona dalej.

Reasumując, lognormalny rozkład wielkości jednostek ponadosobniczych jest jednym z najbardziej uniwersalnych i uogólniających modeli populacji gatunków o szczególnie rozwiniętych współzależnościach wewnątrzpopulacyjnych. Rozkład ten oraz jego parametry pochodne dają pogląd nie tylko na strukturę przestrzenną populacji, jej organizację na poziomie ponadosobniczym

oraz funkcjonowanie mechanizmów samoregulujących, lecz zastosowany w ujęciu dynamicznym (analiza rozkładów z różnych lat), pozwoliłby zapewne, sądząc z dotychczas wyróżnionych jego walorów, zorientować się w trendach liczebności populacji oraz jej biologii. Niezależnie, stworzyć też najprawdopodobniej może punkt wyjścia do oceny sytuacji biologicznej populacji, a nawet prognozowania losów ewolucyjnych gatunków, szczególnie tych „rezonujących” z gwałtownymi przekształceniami środowiska przyczynianymi przez człowieka.

Przyjmując niektóre z wymienionych punktów, nawet na poły teoretycznie, bez dostatecznie jeszcze ugruntowanej podstawy materiałowej i dowodności statystycznej wymieniono je, kierując się ideą scalenia na bazie rozkładu lognormalnego poznanych już i opisanych równaniami zależności, jak również wysuniętych tu teoretycznie założeń w logicznie zamknięty model. Dotyczy to w szczególności stosunków kooperacyjno-konkurencyjnych w obrębie populacji.

Biorąc pod uwagę probabilistyczno-przyczynowe aspekty tworzenia się struktury przestrzenno-grupowej populacji, opisanej rozkładem lognormalnym oraz wykładniczy charakter współzależności wewnątrzpopulacyjnych, bez zbyteńczego ryzyka wnioskować można, że mechanizmy wewnątrzpopulacyjne kształtujące całość układu są sterowane przez oddziaływanie dwóch złożonych (w sensie zagregowania większej liczby elementarnych) czynników, wektory sił których są ukierunkowane przeciwnie. Czynniki te — to napięcie prointegracyjne oraz nacisk konkurencji wewnątrzgatunkowej.

W ujęciu modelowym mechanizm oddziaływania wspomnianych czynników w warunkach homeostazy populacji przedstawić można następująco: W zależności od zagęszczenia potencjału populacji, kształtuje się określony gradient interakcji międzypersonicznej oraz wytwarza się określona relacja między stanem kooperacji a konkurencji. Obydwa stany charakteryzują się nasileniem współoddziaływania międzypersonicznego oraz napięciem w sensie odczuwanego przez poszczególne osobniki zagrożenia. Jeśli miarą nasilenia jest częstotliwość aktów interakcyjnych, to napięcie charakteryzuje się jakościowo zróżnicowanym stanem zagrożenia osobniczego. W przypadku konkurencji jest to zarówno zagrożenie bezpośrednie, wynikające z dominacji silniejszych osobników w obrębie stada, kolonii, czy mikropopulacji, wiążące się z określonym ryzykiem aktów agresji oraz zagrożenie pośrednie, wynikające ze skutków redukcji w środowisku zasobów pokarmowych, zajęcia dogodniejszych miejsc lęgowych, zagarnięcia wartościowszych partnerów lęgowych. W uzależnieniu od zróżnicowania cech osobniczych pod kątem ich waloryzacji w strukturze dominacji, poszczególne osobniki mogą tolerować tylko określone napięcie konkurencyjne — muszą więc uplasować się w określonym punkcie gradientu rozpatrywanego czynnika. Stany najwyższego napięcia konkurencyjnego odnieść należy do strefy optimum ekologicznego, charakteryzującej się maksymalną koncentracją potencjału, najniższy zaś poziom napięcia cechować będzie strefy pessimum i ekstremum, zasiedlane przez selekty z regionów o wyższych walorach atrakcyjności ekologicznej. Adekwatnie do jakościowej gradacji napięcia, wynikającej ze zróżni-

cowanego charakteru i siły aktów agresji, obserwuje się skorelowanie z tą gradacją gradientu interakcji — wysokim stanom napięcia towarzyszy większe nasilenie interakcji i odwrotnie. Tak przeto, napięcie i nasilenie konkurencyjne są nawzajem współzależnione na zasadzie dodatniego sprzężenia zwrotnego, a składając się na dany stan konkurencji wytwarzają oddziaływający z określoną siłą stresor selekcyjny, tj. odśrodkowo wycieśniający słabszy materiał populacyjny do środowisk mniej wartościowych.

Jak wynika z modelu matematycznego przedstawionego poprzednio, siła tego stresora dezintegrującego potencjał populacyjny jest wprost proporcjonalna do wartości naturalnych logarytmów zagęszczenia tego potencjału, pośrednio obrazujących też gradient interakcji wewnątrzpopulacyjnej. W odniesieniu do wielkości grupy siła stresora dezintegrującego narasta (najprawdopodobniej) proporcjonalnie do dystrybuanty lognormalnego rozkładu grupowości.

Czynnikiem populacyjnym o przeciwnym ukierunkowaniu, tj. działającym dośrodkowo, jest prointegracyjna dążność poszczególnych osobników do nawiązania kooperacji, czyli złagodzenia stresora wynikającego z zagrożenia zewnętrznego, wywołanego presją drapieżnictwa, konkurencji międzygatunkowej, utrudnieniem w odnajdowaniu pokarmu itd. Niedosyt kooperacyjny stwarza więc stan napięcia rozładowywanego w koakcji kooperacyjnej i określanego tu jako napięcie prointegracyjne. Względne wartości tego napięcia są odwrotnie proporcjonalne do gradientu stresora konkurencji wewnątrzgatunkowej, a także wskaźników wielkości grupy, zagęszczenia i nasilenia interakcji. W warunkach niedogęszczenia obserwuje się ujemne sprzężenie zwrotne — im wyższe napięcie, tym silniejszy trend prointegracyjny zmuszający do integracji przestrzennej i grupowej. Znajduje to wyraz w logarytmicznym zmniejszaniu się przyrostów wielkości grupy powyżej ich wielkości progowej, w miarę zwiększania się zagęszczenia populacji. Przy wielkościach podprogowych przyrosty te są najwyższe, a w obydwu przypadkach — proporcjonalne do stopnia niwelacji omawianego stresora. W odniesieniu do wielkości grupy napięcie prointegracyjne spada proporcjonalnie do wzrastających wartości dystrybuanty rozkładu lognormalnego.

Tak więc, dwa podstawowe stresory o przeciwstawnych, lecz zgoła nie niwelujących się wzajemnie trendach, których siła uzależniona jest od działania dodatnich sprzężeń zwrotnych w obrębie democenu utrzymują układ przestrzenno-ilościowy populacji w równowadze dynamicznej (homeostazie) oraz są motorem funkcjonowania mechanizmów samoregulacyjnych. Suma wektorów sił obydwu stresorów w każdym odcinku gradientu środowiska jest dodatnią wielkością stałą, co stanowi warunek homeostazy, zaś relacja ich wartości względnych pozostaje odwrotnie proporcjonalna. Na obszarach o znacznym zagęszczeniu dominujący jest trend dezintegracyjny (niskie wskaźniki dyspersji kolonii), słabnący coraz gwałtowniej w warunkach zwiększającego się rozproszenia et vice versa — siła trendu prointegracyjnego osiąga kulminację przy



zagęszczeniach podprogowych, a po przekroczeniu progowych natychmiast słabnie w miarę zwiększania się grupy oraz ogólnego zagęszczenia populacji.

W odniesieniu do behawioru osobniczego funkcjonowanie przedstawionego homeostatu populacyjnego opiera się, w gruncie rzeczy, na prostej zasadzie „wyzwalania się” z narastających napięć stresujących przez podjęcie tej, czy innej formy aktywności, charakterystycznej dla danego gatunku. Włączając tu jeszcze, niebagatelne przecież oddziaływanie stresorów abiotycznych, antropogennych, czy nawet fizjologicznych, wypadkowe tej aktywności dają obraz przestrzennego i dynamicznego funkcjonowania rzeczonoego homeostatu, gdzie ruchy potencjału, przepływ genetyczny, a w ogólności wszelkie formy walki o przeżycie motywowane są poszukiwaniem w gradiencie przestrzeni życiowej punktu najniższych napięć stresujących. Tylko z punktu widzenia funkcjonowania populacji, jako układu samosterownego zrozumiały stają się szereg zjawisk zoogeograficznych, takich jak oscylacje granic zasięgu, ekspansywność i regres terytorialny, tworzenie się dysjunkcji, wymieranie itd. Tylko też w oparciu o znajomość całokształtu przebiegu procesów samoregulujących można pokusić się o podjęcie sterowania populacją po linii najkorzystniejszych dla człowieka rozwiązań.

#### PIŚMIENNICTWO

- AINLEY D. G. 1972. Flocking in Adélie Penguins. *Ibis.*, **114**, 3. 388–390.
- ALLEE W. C. 1931. *Animal aggregations*. Chicago 1931.
- ALLEE W. C. EMERSON A. E., PARK O., PARK T., SCHMIDT K.P. 1958. *Zasady ekologii zwierząt*, 1–2, Warszawa.
- ALLEE W.C., SCHMIDT K. P., HESSE R. 1951. *Ecological animal Geography*. New Jork, London.
- ALTUCHOV Ju.P., RYČKOV Ju. G. 1970. Populacjonnyje sistemy i ich strukturnyje komponenty. *Genetičeskaja stabilnost' i izm.* *Žurn. obšč. Biol.* **31**, 5: 507–526.
- ANDREWARTHA H. G., 1971. The concept of local population and the mechanism of negative feed-back in natural population. *Dynamics of populations. Proc. Stud. Inst., Oosterbeek*, pp.189–198.
- ANDREWARTHA H. G., BIRCH L. C. 1954. *The distribution and abundance of animals*. Chicago.
- ANDRUŠKO A. M. 1957. O rozmieščenii vida i jeho dinamike v predelach areala. *Vopr. Zoogeogr. Suši – Tezisy dokl. Lvov*, 1957, 3–4.
- ANDRZEJEWSKI R. 1963 a. Processes of incoming, settlement and disappearance of individuals and variations in the numbers of small rodents. *Acta theriol.*, **7**: 169–213.
- ANDRZEJEWSKI R. 1963 b. Możliwość badań nad kierowaniem dynamiką populacji. *Ekol. pol.*, **B. 9**, 2: 103–106.
- ANDRZEJEWSKI R. 1971. Ekologia a łowiectwo. *Wiad. ekol.*, **17**, 3: 227–238.
- ANDRZEJEWSKI R. PIECZYŃSKA E. 1963. Efekty migracji. *Ekol. pol.*, **B. 9**, 2: 161–172.
- ANDRZEJEWSKI R., TROJAN P. 1974. Osiągnięcia i perspektywy ekologii populacji. *Wiad. ekol.*, **20**, 2: 95–106.
- ANDRZEJEWSKI R., WIERZBOWSKA T. 1961. An attempt at assessing the duration of residence of small rodents in a defined forest area and the rate of interchange between individuals. *Acta theriol.*, **5**: 153–172.

- ANON. 1962. Report on the ten years scientific work of the institute of Ecology of the Polish Academy of Sciences (1952)–1961 and on trends of its future research work. *Ekol. pol.*, B. **8**, 3: 197–253.
- ARMSTRONG J. T. 1965. Breeding home range in the Nighthawk and other birds: its evolutionary and ecological significance. *Ecology*, **46**: 619–629.
- ARNOLDI K. V. 1957. O teorii arela w sviazi s ekologiej i proischozdeniem vidovyh populacij. *Zool. Žurn.*, **34**, 11.
- ARRHENIUS O. 1921. Species and area. *Journ. Ecol.* **9**, 1: 95–99.
- ARTEMIEV Ju. T. 1964. K voprosu o rozmiesčeenii vida vnutri areala na primere ryževatogo i malogo suslikov (*Citellus major* PALL. *C. pymaeus* PALL.). *Prir. Resursy Volžsko-Kamskogo Kraja, AN SSSR, Moskva*, pp. 53–59.
- ASCOMBE F. J. 1949. The statistical analysis of insect counts based on the negative binomial distribution. *Biometrics*, **5**: 165–173.
- ASCOMBE F. J. 1950. Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. *Biometrika*, **37**: 358–382.
- BABKOV V. V. 1973. Modelirovanije evoljucjonno-genetičeskich processov v populjacijach. Soobšč. I. „Šachmatnaja model prostranstvennoj izoljacii“. *Genetika*, **9**, 4: 91–100.
- BALTVILKS J. 1970a. Dispersija vranovyh (*Corvidae*) vostočnogo poberežja Baltijskogo morja. *Mat. 7–j Pribalt. orn. konf., Riga*, **1**: 17–20.
- BALTVILKS J. 1970b. Niekotoryje voprosy migracii i sezonnogo razmeščeniija latvijskich vranovyh (*Corvidae*) po dannym kolcevaniija. *Mat. 7–j Pribalt. orn. konf., Riga*, **2**, 23–28.
- BARTLETT M. S. 1960. Stochastic population models in ecology nade pidemiology. London.
- BARTLETT M. S., HORNES R. W. 1973. The mathematical theory of the dynamics of biological populations. London, New York.
- BAŠENINA N. V. 1963. Značeniije teorii stressa dla ponimaniija mehanizmov dinamiki melkich grizunov. *Bjul. Mosk. Ob-va Isp. Prir.*, **68**: 5–13.
- BAZYKIN A. D. 1973. Otorb i genetičeskaja divergencija v sistemach lokalnych populacij i populjacijach c nepreryvnym arealom. *Problemy evoljucii*, **3**: 231–241.
- BEDNORZ J. 1962. Czapla siwa (*Ardea c. cinerea* L.) i kormoran czarny (*Phalacrocorax carbo sinensis* SHA. et NODD.) w północno-zachodniej Polsce. *Bad. fizjogr. Pol. Zach.*, **10**: 75–131.
- BEEBE C. W. 1965. The bird, its form and function. New York.
- BEKLEMIŠEV V. N. 1960. Prostranstvennaja i funkcjonalnaja struktura populacij. *Bjul. mosk. obšč. Ispyt. Prir.*, **65**, 2: 41–50.
- BELOPOLSKIJ. L. O. 1955. Rol' mežvidovyh vzaimootnošenij v razvitii kolonialnosti u ptic. *Zool. Žurn.*, **34**, 3: 589–600.
- BEREGOVOJ V. E. 1967. Problema podvida i populjacii polimorfnych. *Žurn. obšč. Biol.*, **28**, 1: 50–63.
- BERTALANFFY L. 1968. General system theory. Foundations, development, applications. New York.
- BIGELOW R. S. 1965. Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, **19**, 4: 449–458.
- BILEWICZ T. 1957. Wstępne obserwacje nad ilościowym występowaniem i rozmieszczeniem przestrzennym populacji *Aelia acuminata* L., i *Aelia rostrata* BOH. *Ekol. pol.*, A, **5**, 5: 163–195.
- BIRCH L. C. 1957. The meaning of competition. *Amer. Nat* **91**: 5–18.
- BIRCH L. C. 1962. Stability and instability in natural populations. *New Zealand Science Review*, **20**: 9–14.
- BLAIR W. P. 1964. An ecological context for the effects of chemical stress on population structure. *Bull. ent. Soc. Amer.*, **10**: 225–226.
- BLOCH D. 1970. Knopsvanen (*Cygnus olor*) som kolonifugi i Danmark. *Dansk. orn. foren. Tigsskr.*, **64**, 3: 152–162.
- BODENHEIMER P. S. 1955. Précis d'ecologie animale. Paris.

- BOER P. J. 1971. Stabilization of animal numbers and the heterogeneity of the environment: The problem of the persistence of sparse populations. Proc. Adv. Stud. Inst., Oosterbeek, pp. 77–97.
- BOER P. J., GRADWELL G. R. 1971. Dynamics of populations. Proc. Adv. Stud. Inst., Oosterbeek, pp. 1–611.
- BOGDANSKI C. 1972. Les êtres vivants comme une des principales classes des systèmes autoregulateurs naturels. Bull. biol. France et Belgique, **106**, 1: 3–26.
- BOGUCKI Z. 1967. Kilka uwag o ankietowym badaniu ptaków. Przegl. zool., **11**, 2: 161–164.
- BOUGHEY A. S. 1968. Ecology of populations. New York. London.
- BOX H. O. 1973. Organization in animal communities. London.
- BREDER C. M. 1959. Studies on social groupings in fishes. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., **117**: 397–481.
- BRERETON J. G. 1971. A self-regulation to density-independent continuum in Australian parrots, and its implication for ecological management. 11-th Symp. Brit. Ecol. Soc., Oxford, London, Edinburgh, pp. 207–221.
- BREWER R. 1963. Stability in bird populations. Occasional papers of the C. C. Adams Center for Ecol. Stud., **7**: 1–12.
- BROWN J. L., ORIANI G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Ann. review of Ecology and Systematics, **1**: 239–262.
- BROWER L. H., URBAN E. K. 1969. The breeding biology of the Great white Pelican, *Pelecanus onocrotalus roseus* at Lake Shala, Ethiopia. Ibis, **111**: 199–237.
- BROWN R. G. B. 1967. Breeding success and population growth in a colony of Herring and Lesser Black-headed Gulls, *Larus argentatus* and *L. fuscus*. Ibis., **109**: 502–512.
- BRUNIQUEL S. 1970. Recherches préliminaires sur la biologie d'*Aphaenogaster subterranea* LATR. (*Formicoidea* – *Myrmicidae*). Le nombre social chez cette fourmi. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse, **106**, 1–2: 7–17.
- BULLOCK J. A. 1971. The investigation of sample containing many species. I. Sample description. Biol. Journ. Limn. Soc. **3**, 1: 1–21.
- BURKHARD St. 1970. Die Erweiterung der Areale bei Vögeln durch aktive Ausbreitung. Mitt. Zool. Mus., **46**, 1: 121–133.
- BURKHOLDER P. R. 1952. Cooperation and conflict among primitive organisms. Amer. Scientist, **40**: 601–631.
- BUSSE P. 1959. Dzienna dynamika ilościowa gawronów (*Corvus frugilegus* L.) w kolonii łęgowej przy ul. Rakowieckiej w Warszawie., Zj. Zool. i Anat. w Krakowie, 1959.
- BUSSE P. 1962. Rytmika dobowa gawrona (*Corvus frugilegus* L.) w kolonii łęgowej w Warszawie. Acta orn., **6**, 13: 209–230.
- BUSSE P. 1963. Wyniki obrączkowania ptaków w Polsce. Rodzina *Corvidae*. Acta orn., **7**, 7: 189–220.
- BUSSE P. 1969. Results of ringing of European *Corvidae*. Acta orn., **11**, 8: 263–328.
- BUSSE P. 1969. Wskaźnik oscylacji, homeostazy czy ekspansywności? Not. orn. **10**, 2–3: 39–45.
- CAIN S. 1938. The species area curve. Amer. Midland Naturalist, **19**: 573–581.
- CARRICK R. 1972. Population ecology of the Australian Black-backed Magpie, Royal Penguin, and Silver Gull. „Population ecology of migration birds”. Symp. 1969, Washington, pp. 41–99.
- CASSIE R. M. 1962. Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms. J. anim. Ecol., **31**: 65–92.
- CHAGGET P. 1968. Prostranstvennyj analiz v ekonomičeskoj geografii. Moskva.
- CHAJLOV K. M. 1969. Nekotorye uslovija količestvennogo podchoda k organizacii biologičeskich sistem. Ežogodn. Sist. Issl., **1**: 169–177.
- CHARLESWORTH B. 1971. Selection in density-regulated populations. Ecology, **52**, 3: 469–471.

- CHASTON I. 1971. Mathematics for ecologists. London.
- CHAUVIN R. 1961. Le comportement social chez les animaux. Paris.
- CHAUVIN R. 1963. Les Sociétés animales. Paris.
- CHOJNICKI Z. 1969. Metody matematyczne w badaniach geograficznych Czas. geogr., **40**, 3: 175–188.
- CHRISTIAN J. J. 1968. Endocrine behavioral negative feed-back responses to increased population density. Symp. № 173, „L'effet de Groupe chez les animaux”. Paris, pp. 289–322.
- ČIŽEK F. 1968. Ocelostnosti vida i populjacji. Sborn. „Problemy celostnosti v sovremennoj biologii”, Moskva, pp. 194–237.
- CLARK P. J., EVANS F. C. 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Ecology **35**, 4: 445–453.
- CLARK P. J., EVANS F. C. 1964. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. Readings in Population and Community Ecology. Philadelphia, London pp. 23–31.
- CLOUDSLEY-THOMPSON J. L. 1965. Animal conflict and adaptation. London.
- COLE M. C. 1946. A theory for analyzing contagiously distributed populations. Ecology, **27**, 4: 329–341.
- COLE L. C. 1951. Population cycles and random oscillations. J. wildl. Mgt., **15**: 233–251.
- COOMBS C. J. F. 1971. Aspects of rook behaviour. Animals. **13**, 20: 926–928.
- CROOK J. H. 1961. The basis of flock organization in birds. Current problems in animal behaviour. Cambridge.
- CROOK J. H. 1970. Social organization and environment: aspects of contemporary social ethology. Anim. Behav., **18**: 197–209.
- DARLING F. F. 1938. Bird flocks and the breeding cycle. London, New York.
- DARLING F. 1939. Bird flocks and the breeding cycle: A contribution to the study of avian sociality. Cambridge.
- DARLINGTON Ph. J. 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. New York, London.
- DARWIN C. 1859. On the origin of species. Murray, London.
- DAVIS D. E. 1966. Integral animal behavior. New York.
- DAVITAŠVILI A. Š. 1968. Voprosy metodologii v izučenii evolucii organičeskogo mira. Tbilisi.
- DEMENTIEV G. P. 1953. Materialy k voprosu o sezonnom razmeščenii i pereletach golenastych ptic po dannym kolcevanija v SSSR. Sborn. „Perelety ptic v Evropejskoj časti SSSR”, Riga.
- DERAMOND M. 1959. La dynamique des populations d'oiseaux à lumière des travaux récents. Alauda, **27**, 3: 161–198.
- DICE L. 1952. Measure of spacing between individuals within a population. Contr. Lab. Vert. biol. Univ. Mich., **55**: 1–23.
- DOBBS A. 1964. Rook numbers in Nottinghamshire over 35 years. Brit. Birds, **57**, 9: 360–364.
- DOBROWOLSKI K. A. 1969. Structure of the occurrence of waterfowl types and morpho-ecological forms. Ecol. pol., A. **17**, 2: 29–72.
- DOBROWOLSKI K. A., NOWAK E. 1965. Występowanie remiza, *Remiz pendulinus* (L.) w Polsce. Acta orn., **9**, 2: 77–120.
- DOBROWOLSKI K. A., PIELOWSKI Z., PINOWSKI J., WASILEWSKI A. 1962. Das Vorkommen des Kolkrahen (*Corvus c. corax* L.) in Polen im Zusammenhang mit seinen Arealen und Quantitätsveränderungen in Mitteleuropa. Ecol. pol., A. **10**, 14: 377–456.
- DOBZHANSKY T. 1951. Genetics and the origin of species. New York, London.
- DUBININ N. P. 1966. Evolucija populjacij i radiacija. Moskva.
- DUBININ N. P., GLEMOCKIJ Ja. P. 1967. Genetika populjacij i selekcija. Moskva. 1967-
- DUBNIAK H. 1972. Ocena procesu wieloletniego stosowania na gruntach rolnych isektycy.

- dów z grupy chlorowanych węglowodorów ze szczególnym uwzględnieniem DDT. Poznań.
- DUNNET G. M., FORDHAM R. A., PATTERSON I. J. 1969. Ecological studies of the Rook (*C. frugilegus*) in north-east Scotland. *J. appl. Ecol.* **6**, 3: 459–473.
- DYRCZ A. 1966. Rozmieszczenie kolonii gawrona, *Corvus frugilegus* L., w Polsce. *Acta orn.*, **9**, 5: 227–240.
- EDDEN A. C. 1971. A measure of species diversity related to the lognormal distribution of individuals among species. *J. Exp. Marine Biol. Ecol.*, **6**, 3: 199–209.
- ELLISON L. N. 1973. Seasonal social organization and movements of Spruce Grouse. **75**, 4: 375–385.
- ELTON Ch. S. 1966. The pattern of animal communities. London – New York.
- ELTON Ch. S. 1967. Ekologia inwazji zwierząt i roślin. Warszawa.
- ELTON C., NICHOLSON M. 1942. The ten year cycle in numbers of the *Lynx* in Canada. *J. anim. Ecol.*, **11**: 215–244.
- EHRlich P. R., HOLM R. W. 1963. The process of evolution. New York – London.
- ERRINGTON P. L. 1945. Some contributions of a 15-year local study of the northern Bobwhite to a knowledge of population phenomena. *Ecol. Monogr.*, **15**: 1–34.
- ETKIN W. 1964a. Cooperation and competition in social behavior. Social behavior and organization among vertebrates. Chicago, pp. 1–34.
- ETKIN W. 1964b. Types of social organization in birds and Mammals. Social behavior and organization among Vertebrates. Chicago, pp. 256–297.
- EVENs W. J. 1969. Population genetics. London.
- FIRKOWICZ S. 1970. Statystyczne badania wyrobów. Warszawa.
- FISHER J. 1955. The dispersal mechanisms of some birds. *Proc. XI. Intern. Ornith. Congr.*, pp. 437–442.
- FISHER R. A., CORBET A. S., WILLIAMS C. B. 1943. The relation between the number of individuals and the number of species in a random sample of an animal population. *Anim. Ecol.*, **12**, 1: 42–58.
- FISZ M. 1969. Rachunek prawdopodobieństwa i statystyka matematyczna. Warszawa.
- FORD E. 1967. Genetyka ekologiczna. Warszawa.
- FRETWELL S. D., LUCAS H. L. 1969. On territorial behavior and other factors influencing distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheor.*, **19**: 16–36.
- GADGIL M. 1971. Dispersal: Population consequences and evolution. *Ecology.*, **52**, 2: 253–261.
- GEPTNER V. 1936. Obščaja zoogeografija. Moskva, Leningrad.
- GERVET J. 1968. L'effet de groupe dans la société polygyne de *Polistes*. *Symp. „L'effet de groupe chez les animaux NO 173”*, pp. 77–103.
- GETZ L. L. 1972. Mechanisms involved in cyclic fluctuation of vertebrate populations. *Biologist*, **54**, 4: 163–183.
- GILIKOVA H. V. 1969. Zoologičeskoe kartografirowanie. Moskva.
- GILJAROV M. S. 1954. Vid, populjacija, biocenoza. *Zool žurn.*, **33**, 4: 769–776.
- GLASS N. R. 1967. A technique for fitting nonlinear models to biological data. *Ecology*, **48**, 6: 1010–1013.
- GLEASON H. A. 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 2: 158–162.
- GLEASON H. A. 1925. Species and area. *Ecology*, **6**, 1: 66–74.
- GRASSÉ P. P. 1946. Sociétés animales et l'effet de groupe. *Experientia*, **2**: 77–82.
- GRUNDY P. M. 1951. The expected frequencies in a sample of an animal population in which the abundancies of species are lognormally distributed. Part 1. *Biometrika*, **38**: 427–434.
- HAARTMAN L. 1971. Population dynamics. In „Avian Biology”. **1**, New York, London, pp. 397–459.

- HAGMEIER E. M. 1966. A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. II. Re-evaluation of the provinces. *Syst. Zool.*, **15**: 279–299.
- HAIRSTON N. G., SMITH F. E., SLOBODKIN L. B. 1960. Community structure, population control and competition. *Amer. Nat.*, **94**: 421–425.
- HAGMEIER E. M., STULTS C. D. 1964. A numerical analysis of the distributional patterns of North American mammals. *Syst. Zool.*, **13**, 125–155.
- HAMILTON W. J., WATT K. E. F. 1970. Refuging. *Ann. review of Ecology and Systematics.*, **1**: 263–286.
- HANSON W. D. 1966. Effects of partial isolation (distance), migration and different fitness requirements among environmental pockets upon steady state gene frequencies. *Biometrics*, **22**, 3: 453–456.
- HARPER J. L. et al. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. *Evolution*, **15**: 209–227.
- HEATH R. G., SPANN J. W., HILL E. F., KREITZER J. F. 1972. Comparative dietary toxicities of pesticides to birds. *Spec. Scient. Report Wildlife*. 152.
- HILLBRICH A., RYSZKOWSKI L. 1959. Zagadnienia cykliczności masowego występowania zwierząt w świetle nowszej literatury ekologicznej. *Ekol. pol.*, B. **5**, 3: 225–237.
- HILLBRICHT A., WÓJCIK Z. 1956. Omówienie czteroletniego dorobku polskiej literatury naukowej w zakresie wiedzy o populacji (na podstawie bibliografii wybranych problemów ekologicznych). *Ekol. pol.*, B. **2**, 4: 263–293.
- HOLMES R. T. 1970. Differences in population density, territoriality, and food supply of Dunlin on arctic and subarctic tundra. *Brit. Ecol. Soc. Symp.* NO 10, pp. 303–319.
- HOLMES S. J. 1948. The principle of stability as a cause of evolution. *Quart. Rev. Biol.*, **23**: 324–332.
- HOLYACK D. 1968. Breeding biology of the *Corvidae*. *Bird Study*, **15**: 153–168.
- HOPKINS B. 1955. The species-area relations of plant communities. *J. Ecology*, **43**: 409–426.
- HORN H. S. 1968. The adaptative significance of colonial nesting in the Brewer's Blackbird (*Euphagus cyanocephalus*). *Ecology*, **49**, 4: 682–694.
- HUNT G. L. 1972. Influence of food distribution and human disturbance on the reproductive success of Herring Gulls. *Ecology*, **53**, 6: 1051–1060.
- HUTTON F. W. 1897. The place of isolation in organic evolution. *Nat. Sci.*, **11**: 240–246.
- HÜTTENMOSER S. 1962. Vermehrungsrate, Populationsdruck und Existenzbazen. *Orn. Beob.*, **59**, 3: 73–83.
- ILIČEV V. D. 1974. Novye metodiki i podchody – novye vozmožnosti i rešenija problem ornitologii. *Mat. 6-j Vsesojuzn. orn. Konf.*, Moskva, čast' I, pp. 5–7.
- IMMELMANN K. 1971. Ecological aspects of periodic reproduction. In „Avian biology”, vol. I. New York, London, p. 341–389.
- ISAKOV Ju. A. 1949. K voprosu ob elementarnych populacijach u ptic. *Izv. AN SSSR, ser. biol.*, 1.
- ISAKOV Ju. A. 1957. Nekotorye voprosy izučenija fauny i geografičeskogo raspredelenija ptic. *Tr. 2-j Pribalt. orn. Konf.*, Moskva.
- ISAKOV Ju. A. 1963 a. Sostojanie i nekotoryje očerednye zadači zoologiičeskoj kartografii. *Vopr. zool. Kartografii*, Moskva, p. 5–8.
- ISAKOV Ju. A. 1963 b. Nekotoryje voprosy izučenija areala. *Vopr. zool. Kartografii*, Moskva, p. 16–18.
- ISHIKARA M., HOZUMI K., SHINOZAKI K. 1972. A mathematical model of the foodconsumer system. I. A case without food replenishment. *Res. Pop. Ecol.*, **13**, 2: 114–126.
- JACHONTOV V. V. 1969. Ekologija nasekomych. Moskva.
- JACOBI W. E. 1965. Stajnost' i orientacija ptic. *Novosti Ornitologii. Mat. 4-j Wsecojuzn. orn. Konf.*, Alma-Ata, p. 438–439.

- JACOBI V. E. 1967. O prisposobitelnom značenii stajnego povedenija ptic. Tr. 5-j Pribalt. otr. Konf., Tallin, p. 144–151.
- JAKUBIEC Z. River as a feeding place for Crows (*Corvidae*). Ecol. pol., 20, 43: 609–635.
- JANION S. M., RYSZKOWSKI L., WIERZBOWSKA T. 1968. Estimate of numbers of rodents with variable probability of capture. Acta Theriol., 13, 285–294.
- JAQUETTE D. L. 1972. Mathematical models for controlling growing biological populations: a survey. Oper. Res., 20, 6: 1142–1151.
- JENNIRICH R. J., TURNER F. B. 1969. Measurement of noncircular home range. J. Theor. Biol., 22: 227–237.
- JEZIERSKI W. 1968. Some ecological aspects of introduction of the European Hare. Acta Theriol., 13: 1–10.
- JEZIERSKI W. 1972. Elements of the space structure of European Hare (*Lepus europeus*, PALLAS, 1778) population. Ecol. pol., 20, 42: 597–607.
- JOHNSTON R. F. 1961. Population movements of birds. Condor, 63: 386–388.
- JONES R., HALL W. B. 1973. A simulation model for studying the population dynamics of some fish species. In „The mathematical theory of the dynamics of biological populations”. London, New York, pp. 35–59.
- JÓZEFIK M. 1954. Materiały po ekologii powtornego i normalnego gnezdowania kvakwy i żeltoj capli v nizovijach Dnestra. Tr. Odesk. Gos. Univ., 3: 171–175.
- JÓZEFIK M. 1957. Z wędrówek po czapińcach. Warszawa.
- JÓZEFIK M. 1960. Modyfikacje południowo-zachodniej granicy zasięgu *Erythrina erythrina erythrina* (PALL.) na przestrzeni dwóch ostatnich stuleci. Acta orn., 5, 11: 307–324.
- JÓZEFIK M. 1962. Wpływ niektórych czynników środowiskowych na wielkość i rozmieszczenie kolonii brzegówek, *Riparia riparia* (L.) na Sanie. Acta orn., 7, 3: 69–87.
- JÓZEFIK M. 1969a. Studies on the Squacca Heron, *Ardeola ralloides* (SCOP.) Part I. History of research Acta orn., 11, 6: 103–134.
- JÓZEFIK M. 1969 b. Studies on the Squacco Heron, *Ardeola rolloides* (SCOP.). Part II. Secular changes n the numbers and distribution in the palaeartic range. Acta orn., 11, 7: 135–262.
- JÓZEFIK M. 1969 c. Caspian Tern, *Hydroprogne caspia* (PALL.) in Poland – the biology of migration period. Acta orn., 11, 11: 381–443.
- JÓZEFIK M. 1970 a. Studies on the Squacco Heron, *Ardeola ralloides* (SCOP.). Part III. Geographical variability critical and mean micropopulation size. Acta orn., 12, 3: 57–102.
- JÓZEFIK M. 1970 b. Studies on the Squacco Heron, *Ardeola ralloides* (SCOP.). Part IV. Spatial organization and mechanisms integrating the species. Acta orn., 12, 10: 393–444.
- JÓZEFIK N. 1970 c. Studies on the Squacco Heron, *Ardeola ralloides* (SCOP.). Part V. Intra-specific isolation and the ecological zones of the range. Acta orn., 12, 11: 345–505.
- JÓZEFIK M. 1971. Wpływ czynników antropogenicznych na strukturę rozmieszczenia gatunku (na przykładzie *Ardeola ralloides* (SCOP.)). Wiad. ekol., 17, 2: 118–126.
- JURGENSEN P. B. 1970. Teorija razmeščenija, prostranstvennyj analiz i prikladnaja ekologija životnych. Bjul. mosk. Obšč. Isp. Prir., Otd. biol., 75, 6: 5–16.
- KACZMAREK W. 1960 Research on the space pattern of the population of several choses species of *Collembola*. Ecol. pol., A. 7, 3: 49–64.
- KADLEC J. A., DRURY W. H. 1968. Structure of the New England Herring Gull population. Ecology, 49: 644–676.
- KAJAK Z. 1963. The effect of experimentally induced variations in the abundance of *Tendipes plumosus* L. larvae on intraspecific and interspecific relations. Ecol. pol., A. 11, 15: 355–367.
- KAJAK Z. 1968. Analiza eksperymentalna czynników decydujących o obfitości bentosu

- (ze szczególnym uwzględnieniem *Chironomidae*). Zesz. nauk. Inst. Ekol. PAN., 1: 1–94.
- KAJAK Z. 1972. Z dorobku ekologii polskiej w 25-leciu powojennym. Wiad. ekol., 13, 3.
- KAJAK Z., DOBROWOLSKI K. A. 1970. Osiągnięcia ekologii w 25-leciu Polski Ludowej. Stan, potrzeby i perspektywy rozwojowe. Nauka pol., 6: 44–61.
- KALELA O. 1954. Populationsökologische Gesichtspunkte zur Entstehung des Vogelzugges. Über den Revierbesitz bei Vögeln und Säugetieren als Populationsökologischer Faktor. II. Ann. Zool. Soc. „Vanamo”, 16, 4: 1–30.
- KAMIŃSKA A., RYSZKOWSKI L. 1956. Uwagi dyskusyjne na temat modelu populacji ALLEE'go i ODUMA. Ekol. pol., B, 2, 1: 23–26.
- KARMIN A. S. 1969. O primeneni matematičeskich metodov v sovremennoj nauke. Sborn. „Očerki istorii i razvitiija nauki.” Moskva, pp. 405–421.
- KERSHAW K. A. 1964. Quantitative and dynamic ecology. London.
- KIELCZEWSKI B., LIPA J. J. 1969. Cybernetyczna analiza samoregulacji w populacjach owadów. Ekol. pol., B, 15, 1: 7–18.
- KILBURN P. D. 1966. Analysis of the species-area relation. Ecology, 47, 5: 831–843.
- KIŠINSKIJ A. A. 1963. Opyt kartirovanija raspredelenija nekotorych mlekopitajuščich v Kopjackom nagorie. Vopr. zool. Kartirovanija, Moskva, pp. 25–27.
- KISTJAKOVSKIJ A. V. 1967. Problema vida v ornitologii. Sborn. „Sovešč. po ob'emu vida a vnutri vid. sist.” — Tezisy dokl. Leningrad, p. 72.
- KIZJAKIN A. P. 1963. Ob atlase arealov k novemu izdaniju „Opredelitelja mlekopitajuščich SSSR”. Vopr. zool. Kartirovanija”, Moskva, pp. 176–177.
- KLICHOWSKI R. 1963. Biologia gawrona (*Corvus frugilegus* L.) w miejskim Lasku Gołęcińskim w Poznaniu. Maszynopis pracy magisterskiej — Biblioteka WSR w Poznaniu.
- KLIMENKO M. I. 1950. K ekologii čajkovych severnogo Cernomorskogo poberežja. Tr. Čern. gos. Zap., 1.
- KLOMP H. 1972. Regulation of the size of bird population by means of territorial behaviour. Nath. J. Zool., 22, 4: 456–488.
- KLUYVER H. N. 1971. Regulation of numbers in populations of Great Tits. (*Parus m. major*). Proc. Adv. Stud. Inst., Oosterbeek, pp. 507–523.
- KLUYVER H. N. TINBERGEN L. 1953. Territory and the regulation of density in Titmice. Arch. Neerl. Zool., 10: 265–289.
- KOMAROW W. 1957. Studium o gatunkach roślinnych. Warszawa.
- KOROVICYN V. P. 1963. Kartografirovanije naselenija. Vopr. zool. Kartografirovanija, Moskva, pp. 13–15.
- KREBS Ch. J. 1972. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. New York.
- KREBS J. R. 1971. Territory and breeding density in the Great Tit, *Parus major* L. Ecology, 52, 1: 2–22.
- KUDRIN A. I., ZAVALIŠIN N. N. 1973. O primeneni statističeskich kriteriev pri planirovanii krupnomaštbnogo kartografirovanija razmeščeniija bezpozvočnych i ocenke ego rezultatov. Zool. Žurn., 52, 12: 1861–1867.
- KURĄZKOVSKIJ Ju. N. 1957. Sootnošenje osobennostej dejstvija osnovnyh grupp faktorov srede v ekologii. Tr. Voronež. gos. Zap. 7.
- KURŠAKOVA Ju. S. 1972. Vnutripopuljacionnaja comatičeskaja izmenčivost' kak ob'ekt biometričeskogo issledovanija. Tr. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir., Otd. biol., 43: 202–208.
- KUŹNICKI L., URBANEK A. 1967. Zasady nauki o ewolucji. Warszawa.
- LACK D. 1951. Population ecology in Birds. Proc. 10 Int. Orn. Congr., Uppsala, pp. 409–448.
- LACK D. 1954 a. The natural regulation of animal numbers. Oxford.
- LACK D. 1954 b. The stability on the Heron population. Brit. Birds, London, 47, 4.
- LACK D. 1966. Population studies of birds. Oxford.



- LACK D. 1970. The natural regulation of animal numbers. Oxford.
- LACK D. 1971. Ecological isolation in birds. Cambridge Mass.
- LAESSLE A. M. 1965. Spacing and competition in natural stands of Sand Pine. *Ecology*, **46**, 1-2: 65-72.
- LEMEÉ G. 1967. Précis de biogéographie. Paris.
- LEŚNIAK A. 1974. Efekt grupy w populacjach owadów. *Wiad. ekol.*, **20**, 1: 14-20.
- LEWINS R. 1966. The strategy of model building in population biology. *Amer. Scientist*, **54**, 4: 421-431.
- LEWIS T., TAYLOR L. R. 1967. Introduction to experimental ecology. London - New York.
- LING R. 1965. O strukture kolonii obyknovenoj čajki, *Larus ridibundus* L. *Lood. Seltsi Aastaraamat.*, Tartu, **57**: 196-203.
- LIPA J. J. 1964. Ekologiczne podstawy biologicznego zwalczania szkodliwych owadów. (Część I). *Ekol. pol.*, B, **10**, 4: 271-295.
- LJUBIŠČEV A. A. 1958. Perspektivy i metody količestvennoj zoogeografii. *Sborn. „Problemy zoogeogr. suši”*, Lvov, pp. 155-160.
- LOTKA A. J. 1956. Elements of mathematical biology. New York.
- LUDWIG W., BOOST Ch. 1939. Über das Wachstum von Protistenpopulationen und den allelokatalytischen Effekt. *Arch. Protist.* **92**: 453-484.
- LUNIAK M. 1972. Rozmieszczenie kolonii gawrona, *Corvus frugilegus* L., w powiecie Siedlce. *Acta orn.*, **12**, 11: 425-449.
- MACARTHUR R. H. 1957. On the relative abundance of bird species. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, **43**: 293-295.
- MACARTHUR R. H. 1960. On the relative abundance of species. *Amer. Nat.*, **94**: 25-36.
- MACARTHUR R. H. 1969. Patterns of communities on the tropics. *Biol. Journ. Linn. Soc.*, **1**: 19-30.
- MACARTHUR R. H. 1972. Geographical Ecology: Patterns in the distribution of species. New York, San Francisco, London.
- MACARTHUR R., CONNELL J. 1966. The biology of populations. New York, London, Sydney.
- MACFADYEN A. 1963. Animal ecology. Aims and methods. London.
- MACHIN K. E. 1964. Feedback theory and its application to biological systems. 18th Symp. Soc. exp. Biol. „Homeostasis and feedback mechanisms”. Cambridge, pp. 321-446.
- MACROBERTS B. R., MACROBERTS M. N. 1972. Social stimulation of reproduction in Herring and Lesser Black-backed Gulls. *Ibis*, **114**, 4: 495-506.
- MAJDANOWSKI S. 1953. Katalog jezior polskich. Jeziora poznańsko-lubuskie. Cz. 9. *Biul. geogr.* **9**, 19: 1-63.
- MALČEVSKIJ A. S. 1957. Javlenie gnezdovogo konservatizma u verob'inych ptic. *Vestn. Lenigr. Univ.*, **2**, 9: 58-70.
- MALČEVSKIJ A. S. 1969. Dispersija osobej i evolucija vidov i populacij u ptic. *Sborn. „Ornitologija v SSSR”*, 5, Vsesojuzn. orn. Konf., Aščabad, pp. 111-124.
- MALČEVSKIJ A. S. 1970. Teorija struktur i ejo mesto v sistemnom podchode. *Ezegodn. Sist. Issl.*, Moskva, **2**: 10-31.
- MALMBERG T. 1971. Censuses of the Rook, *Corvus frugilegus* L. in Scania, Sweden 1955-1970. *Orn. Scand.*, **2**, 2: 89-117.
- Mapa Polski. 1965. Średnia gęstość zaludnienia w powiatach. 1: 500000, Centr. Urząd Geod. i Kart., Warszawa.
- MARTIN J. 1972. Podstawy matematyki i statystyki. Warszawa.
- MARUYAMA T. 1972. Distribution of gene frequencies in a geographically structured finite population. I. Distribution of neutral genes and of genes with small effect. *Amer. Hum. Genet.*, **35**, 4: 411-423.
- MAYR E. 1947. Systematics and the origin of species. New York.
- MAYR E. 1959. Isolation as an evolutionary factor. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, **103**: 221-230.
- MAYR R. 1963. Animal species and evolution. Cambridge, Mass.

- MAYR E. 1970 a. Biologičeskoe značenie vida. Priroda, 5: 49–54.
- MAYR E. 1970 b. Populations, species and evolution. Cambridge, Mass.
- MERRIAM C. H. 1898. Lofe zones and crop zones in the United States. U.S. Dept. Agr. Bull., 10: 1–79.
- MEUNIER K. 1960. Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Vögel. Z. wiss. Zool. 163: 397–445.
- MICHAJŁOW W. 1970. Współczesne problemy środowiska. Nauka Polska, 18, 6.
- MICHEEV A. V. 1950. K voprosu formirovanija staj u ptic i raspadenija vyvodkov. Zool. Žurn., 29, 2.
- MILSUN I. H. 1966. Biological control systems analysis. New York.
- MODESTOV V. M. 1943. K evolucii gnezdovogo perioda čaek v delte Volgi. Zool. Žurn., 22, 2.
- MODESTOV V. M. 1967. Ekologija kolonialno gnezdjaščichsja ptic (po nabljudenijam na Vostočnom Murmane i v delte Volgi). Tr. Kandalakškogo gos. Zapov., 5: 49–154.
- MORISITA M. 1954. Estimation of population density by spacing method. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., E, 1: 187–197.
- MORISITA M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distribution patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., E, 2: 215–235.
- MORISITA M. 1962.  $I_d$ -index, a measure of dispersion of individuals. Res. Popul. Ecol., 4: 1–17.
- MORISITA M. 1964. Application of  $I_d$ -index to sampling techniques Res. Popul. Ecol., 6: 43–53.
- MURDOCH W. W. 1966. Population stability and life history phenomena. Amer. Nat., 100: 5–11.
- MURDOCH W. W. 1970. Population regulation and population inertia. Ecology, 51, 3: 496–502.
- NAUMOV N. P. 1955. Ekologija životnych. Moskva.
- NAUMOV N. P. 1965. Mežvidovye otnošenija u životnych (prejmuščestvenno pozvonočnych). Usp. sovr. Biol., 41.
- NAUMOV N. P. 1965. Prostranstvennyje osobennosti i mehanizmy dinamiki čislennosti nazemnyh pozvonočnyh. Žurn. obšč. Biol., 26, 6: 625–633.
- NAUMOV N. P., NIKOLSKIJ G. V. 1962. O nekotoryh obščih zakonomernostjach populjacii životnych. Zool. Žurn., 41: 1132–1139.
- NAZARENKO L. F., JÓZEFIK M. F. 1957. Gnizduvannja malogo baklana (*Phalacrocorax pygmaeus* PALL.) na Dnistri. Tr. Odesk. Derž. Univ., 147, 8: 207–208.
- NIKOLSKIJ G. V. 1965. Teorija dinamiki stada ryb. Moskva.
- NOVOŽENOV Ju. I. 1966. Populjacionnaja struktura vida i massovye razmnoženija životnych. Žurn. obšč. Biol., 27, 1: 48–57.
- NOWAK E. 1971. O rozprzestrzenianiu się zwierząt i jego przyczynach. Zesz. nauk. Inst. Ekol. PAN. 3: 1–225
- ODUM E. P. 1959. Fundamentals of ecology. 2nd ed. Philadelphia.
- ODUM E. P. 1963. Podstawy ekologii. Warszawa.
- ODUM E. P. 1971. Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia.
- ODUM H. T., ALLEE W. C. 1945. A note on the stable point of populations showing both intraspecific cooperation and disoperation. Ecology, 35, 1: 95–97.
- OKULOVA N. M., MYSKIN A. A. 1973. O ocenke značenija različnyh faktorov v dinamike čislennosti sibirskoj krasnoj polevki (*Cletheria neomys rutilus*). Zool. Žurn., 52, 12: 1849–1860.
- OLENOV Ju. M. 1961. Nekotorye problemy evoljucionnoj genetiki i darvinizma. Moskva, Leningrad.

- OPUSZYŃSKI K., TROJAN P. 1963. Distribution of burrows and elements of the population structure of small forest rodents. *Ekol. pol.*, A, **9**, 14: 339–352.
- ORIAN S. G. 1971. Ecological aspects of behavior. In „Avian biology”, 1, New York, London, pp. 512–546.
- OWEN D. F. 1959. The breeding season and clutch-size of the Rook (*Corvus frugilegus*). *Ibis*, **101**: 235–239.
- PAJUSOVA A. N. 1965. O načalnych etapach obrazovanija elementarnych populjacii u ryb. *Zool. Žurn.*, **44**, 10: 1516–1525.
- PANFIL J. 1966. Łabędź niemy w województwie olsztyńskim. *Chrońmy Przyr. ojez.*, **22**, 2–3: 66–75.
- PANFILOV D. V., ČERNOV Ju. I. 1963. Metody i napravlenija kartografičeskogo issledovanija nasekomych. *Sborn. „Voprosy zool. kartografii”*. Moskva, pp. 8–9.
- PARENTIN F. 1973. A Darwinian evolutionary system. I. Definition and basic properties. *Journ. Theor. Biol.*, **39**, 2: 397–415.
- PARK Th. 1964. Beetles, competition, and populations. Readings in „Population and community ecology”. Philadelphia, London, 1964. pp. 132–142.
- PATRICK R., HOHN M. H., WALLACE J. H. 1954. A new method for determining the pattern of the diatom flora. *Notul Natur.*, **259**: 1–2.
- PATRICK R., STRAWBRIDGE D. 1963. Variation in the structure of natural diatom communities. *Amer. Nat.*, **98**: 51–57.
- PATTEN B. C. 1971. System analysis and simulation in ecology. vol. 1, London.
- PATTERSON I. J. 1965. Timing and spacing of broods in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Ibis*, **107**: 433–460.
- PATTERSON I. J. 1970. Food fighting in Rooks. *Brit. Ecol. Soc. Symp.* N° 10, Oxford, Edinburgh, pp. 249–252.
- PATTERSON I. J., DUNNET G. M., FORDHAM R. A. A. 1971. Ecological studies of the Rook, *Corvus frugilegus*, in north-east Scotland. *Dispersion. Journ. appl. Ecol.*, **8**, 3: 815–833.
- PESENKO Ju. A. 1974. Opredelenie polnogo čisla vidov v lokalnoj faune (ili flore). *Zool. Žurn.*, **53**, 3: 449–453.
- PETRUSEWICZ K. 1963. General remarks on the productivity of confined populations. *Ekol. pol.*, A, **11**, 29: 617–624.
- PETRUSEWICZ K. 1966. Dynamics, organization and ecological structure of populations. *Ecol. pol.*, A, **14**, 25: 413–436.
- PETRUSEWICZ K. 1970. Dynamics and production of the Hare population in Poland. *Acta Theriol.*, **15**: 413–445.
- PETRUSEWICZ K. 1972. Ważniejsze osiągnięcia ekologii polskiej na tle trendów rozwojowych w tej gałęzi biologii. *Wiad. ekol.*, **18**, 3: 229–238.
- PETRUSEWICZ K., ANDRYCHOWSKA R. 1960. Dalsze badania nad wpływem populacji na rezultat walk samców myszy. *Ekol. pol.*, A, **8**: 325–333.
- PETRUSEWICZ K., ANDRZEJEWSKI R. 1962. Natural history of free-living groupings within the population. *Ekol. pol.*, A, **10**, 5: 85–122.
- PETRUSEWICZ K., PRUS T., RUDZKA H. 1963. Density and size of medium in population of *Tribolium*. *Ekol. pol.*, A, **11**, 27: 603–608.
- PETRUSEWICZ K., TROJAN P. 1963. The influence of the size of the cage on the members and density of a self-ringing population of White Mice. *Ekol. pol.*, A, **11**, 28: 611–614.
- PETRUSEWICZ K., TROJAN P. 1964. Źródła współczesnej koncepcji gatunku. *Kosmos*, **13**, 4: 283–295.
- PIELOU E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. New York.
- PIEŁOWSKI Z. 1961. Untersuchungen über die Struktur der Vogelgesellschaft einiger Waldbiotope. *Vogelwelt*. **82**, 65–83.

- PIEŁOWSKI Z. 1966. Badania nad zającem szarakiem. XII. Organizacja przestrzenna populacji. *Acta Theriol.*, **11**, 22: 449–484.
- PIMENTAL D. 1961. Animal population regulation by genetic feed-back mechanisms. *Am. Naturalist*, **95**: 65–79.
- PIMENTAL D. 1963. Natural population regulations and interspecies evolution. *Proc. 16 Intern. Congr. Zool.*, **3**: 329–336.
- PINOWSKI J. 1954. Wpływ obszarów zadrzewionych na awifaunę terenów otwartych i związane z tym zagadnienia adaptacji populacyjnych. *Ecol. pol.*, **A**, **2**, 4: 379–446.
- PINOWSKI J. 1959. Factors influencing the number of feeding rooks (*Corvus frugilegus*) L. in various field environments. *Ecol. pol.*, **A**, **7**, 16: 435–482.
- PINOWSKI J. 1959b. Regelmässigkeiten bei der Besiedlung verschiedener Ackerlandschaften durch die Saathrähe (*Corvus frugilegus* L.). *Verb. 4 Intern. Pflanzenschutz-Kongr.*, **1**: 41–45.
- PINOWSKI J. 1960. Über die Ursachen der unterschiedlichen Häufigkeit von Saathrähe, Nebelkrähe und Dohle während der Stunden intensiver Nahrungsaufnahme in verschiedenen Feldbiotopen. *Probl. Angew. Orn.*, **39**: 91–100.
- PINOWSKI J. 1965. Overcrowding as one of the causes of dispersal of young of Tree Sparrows. *Bird Study*, **12**: 27–33.
- PINOWSKI J. 1967. Die Auswahl den Brutbiotops beim Feldsperling (*Passer montanus montanus* L.) *Ecol. pol.*, **A**, **15**, 1: 1–30.
- PISARSKI B. 1973. Struktura społeczna *Formica* (G.) *execta* NYL. (*Hymenoptera: Formicidae*) i jej wpływ na morfologię, ekologię i etologię gatunku. Warszawa, 1973.
- POLIVANOV V. M. 1975. К вопросу о постojанстве местных гнездовых популяций у птиц. *Tr. 2-j Pribalt. orn. Konf.*, Moskva, p. 239–253.
- PONUĞAEVA A. G. 1951. Изучение стадных рефлексов на теплообмен как метод эколого-физиологической характеристики млекопитающих. *Sbor. 2-j Ecol. Konf. po probleme „Massovoe razmnoženie životnych i ich pričiny”*, Moskva, čast' 3.
- POTTS G. R. 1971. Agriculture and the survival of Partridges. *Outlook on Agricult.*, **6**, 6: 267–271.
- PRESTON F. W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**: 254–258.
- PRESTON F. W. 1958. Analysis of the Audubon Christmas bird counts in terms of the log-normal curve. *Ecology*, **39**: 620–624.
- PRESTON F. W. 1960. Time and space and the variation of species. *Ecology*, **41**: 785–790.
- PRESTON F. W. 1962 a. The canonical distribution of commonness and rarity. Part I. *Ecology*, **43**: 185–215.
- PRESTON F. W. 1962 b. The canonical distribution of commonness and rarity. Part II. *Ecology*, **43**: 410–432.
- PUZANČENKO Ju. G. 1967. Geografičeskaja izmenčivost' obilija i struktury naselenija ptic lesnych biocenozov. *Ornitologija*, **8**.
- PYCH Ju. A. 1973. Issledovanie ustojčivosti v dinamičeskich modeljach populacionnoj genetiki. *Probl. Evol.*, **3**: 214–221.
- RATNER V. A. 1973. Matematičeskaja teorija evolucii mendelevskich populacij. *Probl. Evol.*, **3**: 151–214.
- RAVKIN Ju. S. 1967. Strukturnye osobennosti naselenija ptic Severo-vostočnogo Altaja. *Ornitologija*, **8**.
- REMANE A. 1965. *Das soziale Leben der Tiere*. Hamburg.
- RICHDALE L. E. 1957. *A population study of Penguins*. Oxford.
- RICHLINGOWA B. 1952. *Katalog Jezior Polskich. Jeziora Mazurskie*. Cz. III. *Biul. geogr.*, **7–8**: 1–90.

- RICKLEFS R. E. 1973. Fecundity, mortality and avian demography. Proc. Symp. on Breeding behavior and reproductive physiol. in Birds, Washington, pp. 366–435.
- RJABOV V. F., ŠEVAREVA T. P. 1955. Rezultaty kolcevaniya gračej. Tr. Bjuro Kolc., 8; 104–122.
- ROBERTSON R. J. 1973. Optimal niche space of the Redwinged Blackbird spatial and temporal patterns of nesting activity and success. Ecology, 54: 1085–1093.
- ROFF D. A. 1974 a. Spatial heterogeneity and the persistence of populations. Oecologia, 15, 3: 245–258.
- ROFF D. A. 1974 b. The analysis of a population model demonstrating the importance of dispersal. Oecologia, 15, 3: 259–275.
- ROHWER S. A., FRETWELL S. D. 1973. Bird populations Institute. Ring 76: 61–62.
- ROKICKIJ P. F. 1964. Biologičeskaja statistika. Moskva.
- ROKICKIJ P. F. 1965. Značenie matematičeskich metodov v zoologii. Sborn. „Ekologija pozv. životnych Belorussii”. Minsk. pp. 3–14.
- ROMAŠEVA A. G. 1940. Biocenotičeskije bzaimootnošenija kolonialnych caplevych. Tr. Astrach. gos. Zap., 3.
- ROSEN R. 1972. On the decomposition of a dynamical system in to non-interacting subsystems. Bull. Math. Biophys., 34, 3: 337–341.
- ROŠEVSKIJ Ju. K. 1974. Dinamika gruppovogo efekta v gnezdomom povedenii rečnoj krački. Mat. 6-j Vsesojuzn. orn. Konf., část' I. Moskva, pp. 166.
- ROUGHARDEN J. 1971. Density-dependent natural selection. Ecology, 52, 3: 453–468.
- RUBIN A. B., FOCHT A. S., NAUMOV N. P. 1966. K voprosu o matematičeskom modelirovanii ekologičeskich sistem. Žurn. Obšč. Biol., 27, 2: 163–176.
- Rydzewski W. 1955. The nomadic movements and migrations of the European Heron (*Ardea cinerea*). Acta 9 Congr. int. Orn., Basel, pp. 652–654.
- RYDZEWSKI W., TOMIAŁOJĆ L., WITKOWSKI J. 1972. W sprawie ankietowego badania ptaków. Przegl. zool., 16, 4: 424–427.
- RYSZKOWSKI L. 1954. Tworzenie skupisk czapli w okresie koczowania. Ekol. pol., A, 2, 2.
- RYSZKOWSKI L. 1961. Zagadnienie cykliczności masowego występowania zwierząt w świetle nowszej literatury ekologicznej. Ekol. pol., B, 7, 4.
- RYSZKOWSKI L. 1972. Badanie agrocenoz a rozwój biccenologii. Kosmos, 21, 4: 370–383.
- SABINE W. S. 1956. Integrating mechanisms of the *Junco* winter flocks. Condor, 58: 338–341.
- SAČKOV Ju. V. 1969. Verojatnost' i razvitie sistemno-strukturnych issledovanij. Ežegodn. Sist. Issledovanija AN SSSR, Moskva, pp. 122–139.
- SAMORODOV A. V. 1935. Grač – materialy po biologii i selskochozjajsvennomu značeniju. Bjul. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir., 44.
- SANTOS E. P. 1972. On the spatial dynamics of biological populations. An. Acad. brasil. Cienc., 44, 2: 277–279.
- SAPIN-JALOUSTRE J. 1960. Ecologie du Manchot Adélie. Paris.
- SAVAGE J. M. 1963. Evolution. New York, London.
- SCHÄFER W. 1956. Der kritische Raum und die kritische Situation in der tierischen Sozietät. Frankfurt am Main.
- SCHELLHORN M. 1969. Probleme der Struktur, Organisation und Evolution biologischer Systeme. Jena.
- SCOTT J. P. 1964. The effects of early experience on social behavior and organization. Social behavior and organization among vertebrates. Chicago, pp. 231–255.
- SEDDON B. 1971. Introduction to biogeography. London.
- SELYE H. 1960. Stress życia. Warszawa.
- ŠEVAREVA T. P. 1965. Populjacionnye osobennosti migracii ptic. Ornitologija, 7; 318–327.

- ŠEVAREVA T. P. 1969. O postojanstve i smene mest gnezdovanja linki i zimovok vodoplavajušćimi pticami. Coobšč. Pribalt. Kom. po Izuč. Migraciji Ptic, 6: 13–38.
- SEVERCOV S. A. 1957. Zagadnienia ekologii zwierząt. Warszawa.
- SIMPSON G. G. 1953. Evolution and geography. Eugene, Oregon.
- SIMPSON G. G. 1964. Species density of North American mammals. Syst. zool., 13: 57–73.
- SKELLAN J. G. 1952. Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern. Biometrika, 39: 346–362.
- SLOBODKIN L. B. 1962. Growth and regulation of animal population. New York, 1962.
- ŠMALGAUZEN I. I. 1961. Inercija biologičeskich sistem i ich samoregulacija. Bjul. MOIP. otd. biol., 66: 104–134.
- SMITH F. E. 1964. Experimental methods in population dynamics: a critique. Readings in population and community ecology, Philadelphia – London, pp. 96–105.
- SMITH J. M. 1968. Mathematical ideas in biology. Cambridge.
- SOLOMON M. E. 1971. Elements in the development of population. Dynamics of populations. Proc. Adv. Study Inst. on „Dynamics of numbers in populations”, Oosterbeek, pp. 29–40.
- SONDHEINER E. J., SIMEONE J. B. 1970. Chemical ecology. New York, London.
- SOUTHERN H. N. 1959. Mortality and population control. Ibis, 101, 3–4: 429–436.
- SOUTHWOOD T. R. E. 1966. Ecological methods. London.
- SPILLER D. 1948. Truncated log-normal and root-normal frequency distributions of Insect populations. Nature, 162: 330.
- SRB A. M., OWEN R. D., EDGAR R. S. 1960. Genetyka ogólna. Warszawa.
- STAFF P. J., VAGHOLKAR M. K. 1972. Open migration Systems with uniform inflow. Mathem. Biosci., 13, 1–2: 95–108.
- STAŃCZYKOWSKA A., WASILEWSKI A. 1963. Przyczyny i przebieg migracji. Ekol. pol., B, 9, 2: 151–160.
- STRAWIŃSKI S. 1963. Ptaki podmiejskich zadrzewień Torunia. Stud. Soc. Scient. Torunensis, Sectio E (zool.), 7, 5: 3–25.
- SUKAČEV V. N. 1966. Programma i metodika biogeocenologičeskich issledovanij. Moskva.
- SYROEČKOVSKIJ E. E. 1966. Podvižnost' populjacji i vnutrividovaja izmenčivost' ptic. Sborn, 4-j Mežvuz. zoogeogr. Konf., Tezisy dokl. Odessa, pp. 274–275.
- ŠVARC S. S. 1963. O principach kartografirovanija krupnych ekologo-faunističeskich kompleksov (na primere teriofauny Subarkтики). Vopr. zool. Kartografirovanija, Moskva, pp. 67–69.
- ŠVARC S. S. 1965 a. Učenie o mikroevoljucii i teoričeskie voprosy sistematiki ptic. Sborn. „Sovt. Problemy Ornitologii”, 4-ja Vsesojuzn. orn. Konf., Frunze, pp. 65–86.
- ŠVARC S. S. 1965 b. Vozrastnaja struktura populjacji životnych i problemy mikroevoljucii (teoretičeskij analiz problemy). Zool. Žurn., 44, 10: 1443–14–53.
- ŠVARC S. S. 1967. Sovremennye problemy evoljucionnoj teorii. Vopr. filos., 21 10: 143–153.
- ŠVARC S. S. 1969. Evoljucionnaja ekologija životnych. Tr. Inst. Ekol. Rast. i Životn., 65: 1–198.
- ŠVARC S. S. 1972. Materialy k sostavleniju dolgosročnogo prognoza razvitija populjacionnoj ekologii. Ekologija, 6: 13–19.
- ŠVARC S. S., GURVIĆ E. D., SOSIN V. F. 1972. Funkejionalnoe edinstvo populjacji. Žurn. obšč. Biol., 33, 1: 3–14.
- SVETLOSANOV V. A. 1974. Ob odnoj matimatičeskoj modeli raspredelenija osobej po vidam. Žurn obšč. Biol., 35, 1: 58–62.
- SZARSKI H. 1954. Uwagi o wymieraniu szczepów zwierzęcych. Kosmos, 3: 369–375.
- SZARSKI H. 1972. Mechanizmy ewolucji. Wrocław.
- TAYLOR L. R. 1965. A natural law of the spatial disposition of insects. Proc. 12 int. Congr. Ent., pp. 396–397.

- TERBORGH J. 1970. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of the Cordillera Vilcaramba, Peru. *Ecology*, **52**, 1: 23–40.
- TERENTIEV P. V. 1958. Razmery arealov. Sborn. „Problemy zoogeogr. suši”, Lvov, pp. 283–289.
- THOMPSON H. R. 1965. Distribution of distance to  $n$ th neighbor in a population of randomly distributed individuals. *Ecology*, **37**, 391–394.
- THIENEMANN J. 1907. Über Saatkrähen-Kolonien in Ostpreussen. *Schr. phys.-ökon. Ges. Königsberg*, **47**: 64–70.
- TIMOFEEV-RESSOVSKIJ N. V. 1970 a. Strukturnye urovni biologičeskich sistem. *Ežegodn. Sist. Issl.*, Moskva, pp. 80–113.
- TIMOFEEV-RESSOVSKIJ N. V. 1970 b. Sistemnyj podehod v ekologii. *Ežegodn. Sist. Issl.*, Moskva, pp. 114–133.
- TIMOFEEV-RESSOVSKIJ N. V., JABLOKOV A. V., GLOTOV N. V. 1973. Očerki učenija o populjacii. Moskva.
- TRAMER E. J. 1969. Bird species diversity: components of SHANNON's formula. *Ecology*, **50**: 927–929.
- TRICOT J. 1971. Centrale Ornithologique AVES. III. Enquete Freux 1971. Feuille de Contact Soc. d'Etud. orn. Aves, 11: 171.
- TRICOT J. 1973. Operation Freux 1971. Résultats des recherches 1972. Feuille de Contact soc. d'Etud. orn. Aves, 1: 18–22.
- TROJAN P. 1956. Zagadnienia środowiska gatunku jako problem metodologiczny. *Ekol. pol.*, B, **2**, 4: 323–330.
- TROJAN P. 1965. Intrapopulation relations and regulation of numbers in small forest rodents. *Ekol. pol.*, A, **13**, 11: 143–168.
- TROJAN P. 1972. Zadania i możliwości ekologii w zakresie problematyki „Człowiek i środowisko”. *Wiad. ekol.*, **18**, 3: 282–293.
- TROJAN P. 1974. *Ekologia ogólna*. Warszawa.
- TUGARINOV A. Ja. 1949. Sovremennoe sostojanie učenija o sezonnych migracijach ptic. *Izv. AN SSSR, ser. biol.*, **1**.
- TURČEK F. J. 1966. The zoological significance of ecological and geographical bordlands. *Acta zool. Acad. Sci. Hung.*, **12**: 193–201.
- TURK A., TURK J., WITTES J. T., WITTES R. 1974. *Environmental Science*. Philadelphia, London, Toronto.
- UDVARDY M. D. F. 1969. *Dynamic zoogeography*. New York.
- USINGER R. L. 1963. Animal distribution patterns in the tropical Pacific. In „Pacific Basin Biogeography”. Honolulu, pp. 255–262.
- VARLEY G. C., GRADWELL G. R., HASSELL M. P. 1973. *Insect population ecology – an analytical approach*. Oxford.
- VASILEVIČ V. I., IPATOV V. S. 1969. Nekotorye čerty struktury nadorganizmennyh sistemnyh urovnej. *Žurn. obšč. Biol.*, **30**, 6: 643–650.
- VESTAL A. G. 1949. Minimum areas for different vegetations. *Illinois Biol. Monogr.*, Urbana, **20**, 3: 1–129.
- VIKSNE Ja. 1970. Svjaz' s mestom roždenija u ozernoj čajki (*Larus ridibundus* L.). *Mat. 7-j Pribalt. orn. Konf.*, Riga, **1**: 41–44.
- VLADEŠEVSKIJ D. V. 1968. O metodike izučeniya raspredelenija životnyh. *Vestn. Zool.*, Kiev, **3**: 84–87.
- VORONCOV E. M. 1964. O gnezdomom konservatizme i mikropopuljacijach u ptic. Sborn. „Problemy Ornitologii”, Lvov, pp. 164–167.
- VORONOV A. G. 1958. Nekotorye problemy sovremennoj zoogeografii. Sborn. „Problemy zoogeogr. suši”, Lvov, pp. 44–51.
- VOTOROV P. P., DROZDOV N. N. 1969. Nekotorye aspekty količestvennogo analiza nasele-nija ptic. *Tr. 5-j Vsesojuzn. orn. Konf.*, Ašchabad, pp. 188–202.

- WADLEY F. M. 1950. Notes on the form of distribution of insect and plant populations. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **43**: 581–586.
- WALLACE R. A. 1876. The geographical distribution of animals. London, 1876. vol. 1–2.
- WARTAK J., PANASEWICZ J. 1965. Modelowanie jako metoda badania w biologii. *Nauka pol.*, **13**, 3: 38–44.
- WATSON A., MOSS R. 1970. Dominance, spacing behaviour and aggression in relation to population limitation in *Vertebrates*. Symp. 10 Brit. ecol. Soc., Oxford, Edinburgh, pp. 167–220.
- WATT K. E. F. 1962. The conceptual formulation and mathematical solution on practical problems in population input – output dynamics. Brit. ecol. Soc. Symp. 2, Oxford, pp. 191–203.
- WATT K. E. F. 1964. Comments on fluctuations of animal population and measures of community stability. *Can. Ent.*, **96**: 1434–1442.
- WATT K. E. F. 1966. *Systeme analysis in ecology*. New York, London.
- WATT K. E. F. 1968. *Ecology and resource management. A quantitative approach*. New York.
- WATTS D. 1971. *Principles of biogeography*. London.
- WERTH J. 1960. The problem of flocking in birds. 12 Int orn. Congr. Helsinki, pp. 744–748.
- WIERZBOWSKA T. 1972. Statistical estimation of home range size of small rodents. *Ekol. pol.*, **20**, 49: 781–831.
- WIERZBOWSKA T., PETRUSEWICZ K. 1964. Residency and rate of two free-living populations of the Mouse, *Mus musculus* L. *Ekol. pol.*, **A**, **11**: 557–574.
- WILBERT H. 1971. Feedback control by competition. Dynamics of populations. Proc. Adv. Study Inst. on „Dynamics of numbers in population”. Oosterbeek, pp. 174–188.
- WILLIAMS C. B. 1943. Area and number of species. *Nature*, **152**: 264–267.
- WILLIAMS C. B. 1953. The relative abundance of different species in a wild animal population. *Journ. anim. Ecol.*, **22**, 14–31.
- WILLIAMS C. B. 1960. The range and pattern of insect abundance. *Amer. Nat.*, **94**: 137–151.
- WILLIAMS C. B. 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. New York, London.
- WILLIAMSON M. U. 1972. *The analysis of biological populations*. London.
- WILLIS C. J. 1922. *Age and area. A study in geographical distribution and origin of species*. Cambridge.
- WRIGHT S. 1968. *Evolution and the genetics of populations. Genetic and biometric foundations*. vol. 1. Chicago, London.
- WYNNE-EDWARDS V. C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behavior*. New York.
- WYNNE-EDWARDS V. C. 1968. Social selection in *Lagopus scoticus* (*Aves*, *Galliformes*, *Tetraonidae*). In „L'effect de groupe chez les animaux”. N° 173, Paris, pp. 361–378.
- WYNNE-EDWARDS V. C. 1970. Feedback from food resources to population regulation. Brit. ecol. Soc. Symp. N° 10, pp. 413–430.
- ZAJĄC R. 1963. Łabędź niemy, *Cygnus olor* (GMELIN) w północno-zachodniej Polsce. *Acta orn.*, **7**, 8: 221–252.
- ZAVADSKIJ K. M. 1961. *Učenie o vide*. Leningrad.
- ŻYROMSKA-RUDZKA H., WASILEWSKI A. 1963. Przestrzeń życiowa a liczebność i zagęszczenie zwierząt. *Ekol. pol.*, **B**, **9**: 65–71.



## РЕЗЮМЕ

[Заглавие: Распространение грача, *Corvus frugilegus* L. в Польше. Часть I. Пространственная структура и саморегуляционные механизмы популяции]

На основании анкетных материалов, собранных автором в 1971 году, и такого же рода данных с 1963 года, предоставленных ему доц. Анджеем Дырчем (Вроцлавский университет), которые касаются распространения и численности грача, *Corvus frugilegus* L., автор дает картину пространственной структуры популяции этого вида в Польше. Кроме того автор ставит целью: а) обнаружить взаимозависимость между отдельными параметрами обуславливающими распространение колоний, б) исследовать влияния внутривидовых факторов, которые обуславливают размещение. Основное внимание уделяется общетеоретическим (законы пространственной организации) и практическим аспектам (подготовка конкретных данных, служащих для выяснения роли грача в агроценозах, и контрольно-регуляционных мероприятий, которые могли бы быть применены в случае надобности). Аспект автоэкологии грача разработан в меньшей степени.

Работа состоит из трех частей — первой из них является настоящая публикация. Её проблематика концентрируется на характеристиках и анализе взаимозависимости следующих параметров: величина колонии, степень их стабильности, пороговые и субпороговые их величины, плотность, концентрация и случайность распределения, дисперсия и внутривидовая изоляция. Главным моментом, имеющим практическое значение, являются методы определения пороговой величины колонии и создание номограмм взаимозависимости исследуемых параметров. Во второй части автор намеревается сосредоточиться на профильном и региональном анализе размещения (пространственная картина популяции и топография основных показателей размещения). Тут будут выделены также экологические зоны польской части ареала. В третьей части будет рассмотрено влияние абиотических факторов, главным образом аграрных, на размещение колоний грача; будет произведено также сопоставление воздействия абиотических и внутривидовых факторов.

Автор приводит критерия оценки анкетного материала с точки зрения правильности видового определения, количественного определения величины колонии, точности определения как географического положения колонии, так и типа биотопа (пойменные леса, агроценозы, урбиценозы).

Полученные данные были нанесены на сводные листы: а) квадраты величиной 30' географической долготы x 30' географической широты (1904 км<sup>2</sup>), б) листы повятов. Поскольку величины колоний колебались в колоссальных пределах (5—10000 гнездовых пар) для анализа были применены логарифмические распределения. Их нормальность исследовалась тестом  $\chi^2$  с целью сравнения эмпирической кривой с теоретической. Характер агрегированных колоний и проблемы, связанные с внутривидовой изоляцией, исследовались на выборочном материале. С этой целью произведена случайная выборка 225 (квадратов) величиной 11,2 x 11,3 км (126,56 км<sup>2</sup>), в пределах которых была определена численность колоний и другие параметры размещения. Таким же образом были взяты 15 прямоугольников 30' гео-

графической долготы и широты, в которых были измерены расстояния между колониями — принимались во внимание средние расстояния (8 измерений расстояний между данной колонией и ближайшими, находящимися в отдельных секторах розы ветров) и минимальные расстояния. Вероятность случайного распределения колоний в (225 квадратах) была определена: а) путем сравнения тестом  $\chi^2$  эмпирического распределения с теоретическим распределением Пуассона, б) пользуясь тестом Мориситы (MORISITA, 1959, 1960, 1964), в) по методу Кларка и Эванса (CLARK, EVANS, 1964) была высчитана вероятность случайного размещения в зависимости от эмпирического распределения минимальных расстояний между колониями в 15 прямоугольниках  $30' \times 30'$  географической долготы и широты.

Автор анализирует польскую и европейскую литературу, касающуюся исследований по грачу, обращая особое внимание на работы, посвященные учету колоний и изменениям их размещения. Много места посвящает анализу исходных принципов анкетного метода исследований, произведенных в период 12 апреля — 30 июня 1971 года. С этой целью было разослано различным учреждениям и частным лицам 21 500 анкет (табл. 1). Получено из них 8482 ответа, из которых 50,97% были положительными и 49,03% отрицательными.

Автор констатирует, что анкетный метод, даже при очень большом покрытии поверхности не позволяет получить данные, соответствующие абсолютной численности колоний и количеству гнездовых пар. Он отображает лишь количественно-пространственные отношения популяции и позволяет создать репрезентативную статистически картину взаимозависимости основных параметров пространственной структуры по отношению к поверхности, не меньшей, чем средняя величина повята. Уточняя критерия анкетного метода исследований, автор подчеркивает, что: а) на одного корреспондента не может припадать площадь больше, чем заключенная в радиусе 5 км от места его жительства ( $72,5 \text{ км}^2$ ), причем половина этой поверхности должна быть охвачена добавочно другими по соседству корреспондентами; б) покрытие анкетами должно проводиться параллельно по двум административным линиям (например, Государственные лесничества и сельсоветы — см. табл. 1); в) отрицательные ответы как альтернативный материал являются с научной точки зрения равноценными с положительными. В полученном материале 9,74% поверхности страны имело недостаточное покрытие, 40% — удовлетворительное и свыше 50% — хорошее и очень хорошее (граф. 1). Констатировано, что 15% анкет дублировались.

Констатируется, что: а) процент положительных ответов в прямоугольниках  $30'$  и  $30'$  не зависит в основном от общего числа ответов; б) отрицательные ответы могут приниматься во внимание как альтернативный материал только в том случае, если они получены с средне и густо населенных территорий; в) репрезентативность положительных ответов с редко населенных территорий в связи с синантропийностью размещения грача, не может вызывать сомнений, если даже они получены от корреспондента, охватившего участок свыше нормы, которая была установлена для статистического корреспондента (см. графики 1—6).

В разделе, касающемся общих характеристик размещения грача (граф. 7—14, табл. 2) автор констатирует, что: а) распределение величины гнездовых колоний является типичным распределением логарифмическо-нормальным (логнормальное), которое характеризует также и другие зоогеографические параметры в животном мире; б) закономерности логнормального распределения могут быть использованы для определения пороговой величины колонии, оценки относительной величины популяции; в) для экологодемографических сравнений, обнаружения биологических изменений и тенденций этих изменений. Биологическая интерпретация логнормального распределения сводится к следующим моментам: а) грач как исключительно общественный вид характеризуется тенденцией к концентрации в крупных колониях; б) величина колоний ограничивается, однако, экологической вместимостью биотопа; в) распределение показателей экологической вместимости (граф. 13) принимает вид гиперболической кривой (наибольшую поверхность гнездового ареала занимают экстремальные с наименьшей экологической вместимостью биотопы, в то время, как биотопы с наибольшей экологической вместимостью составляют минимальную часть гнездового ареала). Это распределение коррелирует с правой стороной логнормального распределения величины колоний. Левая сторона находится в непосредственной зависимости от пороговой величины колонии. В связи с этим биотопы с низкой экологической вместимостью либо не используются видом вообще, либо только спорадически.

Средняя величина колоний, определенная, как средняя геометрическая, указывает на то, что наиболее характерными для Польши являются колонии, состоящие из около 50 гнездовых пар (табл. 2). Как следует из распределения величина почти 70% колоний колеблется в пределах 12,5—204 гнезда. Автор сравнивает распределения величин колоний в 1963 и в 1971 годах (граф. 7—10, 12), констатируя, что нет между ними существенного различия.

Степень концентрации в большие колонии в Польше очень высока. Свыше половины популяции гнездится в колониях, в которых имеется свыше 275 гнезд, причем составляют они лишь 8% всего числа колоний. Таким образом, на относительно небольших площадях наблюдается чрезмерная плотность популяции. В то время, как территории с низкой плотностью популяции очень обширны (почти 50% колоний содержит до 35 гнезд и 75% — до 96 гнезд) (граф. 12).

На основании логнормального распределения автор оценивает теоретически относительную численность популяции (табл. 3).

Анализируя составные элементы уравнения логнормального распределения, автор констатирует, что некоторые из них (модуль  $a$  и интермодальный промежуток  $\delta$ ) могут послужить как константы для характеристики экологических признаков исследуемой популяции.

В разделе, посвященном пороговой величине колонии, автор дает статистические характеристики стабильных колоний (регулярных) и нестабильных (спорадических) и приводит критерии принадлежности к этим типам. Констатирует, что о нарушении количественно-пристрастного гомеостаза популяции свидетельствует возрастание числа спорадических колоний, которые являются фор-

постом борьбы популяции с напором неблагоприятных условий среды, с ограничивающими факторами. Характеристики регулярных и спорадических колоний приведены на таблицах 4 и 5 и графиках 15—20.

Концепцию пороговой (критической) величины колонии автор основывает на следующих предпосылках: а) уравновешенный динамически, относительно стабильный репродуктивный баланс колонии может быть достигнут в условиях обеспечения соответствующего стадного эффекта, действенность которого коррелирует с величиной колонии; б) критическая величина стадного эффекта обуславливает, в зависимости от ограничивающих факторов, адекватный критический уровень величины колонии, ниже которого колония перестает быть саморепродуктивной. Автор определяет этот уровень как пороговую величину колонии; в) пороговая величина имеет, таким образом, решающее значение для степени количественной и территориальной стабилизации колонии (регулярность гнездования на протяжении длительного периода времени); г) ниже пороговой величины колония быстро уменьшается, а ее величина подвержена значительным колебаниям, наступает также декомпенсация баланса: репродукция — смертность, с регулярных превращаются они в спорадические или постепенно исчезают. Автор констатирует, что: а) экологическая емкость среды положительно коррелирует с величиной колонии только до пункта максимальной плотности логнормального распределения величины колонии, то-есть до критического пункта пороговой величины колонии; б) колонии пороговой величины и территории с наименьшей экологической емкостью составляют в природе наиболее многочисленную группу; в) пороговая величина колонии и зависящая от нее пороговая величина их рассеяния ограничивают, однако, возможности использования всех биотопов, имеющих наиболее низкую экологическую емкость, поэтому корреляция емкости биотопа с величиной колонии от порогового пункта превращается в отрицательную — распределение величины колонии принимает вид логнормального; г) пороговую величину следует рассматривать как среднюю для определенного региона, биотопа, периода времени. В связи с этим она не может характеризовать единичных колоний.

Автор приводит методы эмпирического и теоретического установления пороговой величины колонии. Они сводятся к математическому вычислению пункта максимальной плотности кривой распределения величины колонии (см. стр. 41—44, граф. 23—25, табл. 6). Автор высчитывает пороговые величины колоний ( $C_s$ ) для трех видов гнездовых биотопов: пойменных лесов ( $C_s = 6,90$  гнездовых пар), агроценозов ( $C_s = 9,31$ ), урбиценозов ( $C_s = 10,51$ ) (табл. 6). Доказывает, что рассматриваемый параметр формируется в зависимости от экологической специфики биотопа, особенно от его трофических условий. В урбиценозах (кормежки сильно химизированы), где фауна почвенных беспозвоночных очень бедна, пороговая величина наиболее высокая, что обосновывается следующим образом: для обеспечения в гнездовом периоде источников корма значительную роль в поисках кормежек играет звуковая сигнализация, а, таким образом, стадный эффект. При общей более низкой плотности популяции в такого рода биотопе стадный эффект может быть обеспечен путем повышения критической величины колонии. Действу-

ющая одновременно бедность трофических условий снижает продуктивность самой колонии — саморепродуктивность может быть сохранена только при более высоком критическом уровне ее величины.

В очередном разделе, посвященном пространственной структуре популяции, автор констатирует, что: а) неоднородность биотопа обуславливает определенную структуру размещения колонии; б) распределение числа колоний согласно классам плотности принимает вид логнормальной кривой (граф. 26). На основании этой кривой автор высчитывает пороговую величину рассеяния колонии —  $C_{sd} = 2,38$  колонии/100 км<sup>2</sup>.

Анализируя график пространственной концентрации колонии (граф. 27), автор констатирует, что на 1/4 исследованной территории концентрируется 50% колоний. Из этого следует, что контрольно-регуляционные мероприятия можно было бы применить, в противоположность употребляемым до настоящего времени методам, только на незначительной площади страны. Если величина колонии и степень ее стабилизации имеют причинную связь, то зависимость между численностью колоний в прямоугольниках 30' × 30' и степенью стабилизации структуры всей системы имеет более сложный характер. Спорадические колонии характерны для территории с низкой плотностью регулярных колоний (граф. 28 и 29). В то же время в местах значительной концентрации популяции, где имеются крупные колонии, спорадические колонии также относительно многочисленны и играют роль сателитов, возникая в зависимости от степени перенаселения популяции, то-есть периодических колебаний численности птиц. В связи с этим наблюдаются два типа нестабильности (граф. 30): а) возникающий вследствие значительного (субпорогового) рассеяния популяции в экстремальных биотопах, б) в перенаселенных районах, где под натиском внутривидовой конкуренции возникают колонии-сателиты. Величина колоний и степень их пространственной концентрации связаны положительной корреляцией, а ее величина (граф. 31) при значительной плотности популяции постепенно снижается именно вследствие возникновения небольших колоний-сателитов. На территориях с экстремальными экологическими условиями, где плотность популяции минимальна, величина колонии ограничивается как вследствие внутривидовой пищевой конкуренции, так и значительной внутривидовой изоляции в то время, как на площадях с оптимальными условиями питания сокращается поисковое пространство, что позволяет грачам концентрироваться в более крупные колонии и, таким образом, исключить лимитирующее влияние изоляции. Это последнее имеет весьма существенное значение для переживания популяции. Распределение средних значений величин колоний в отдельных прямоугольниках приближается по своей форме к логнормальной кривой (граф. 32).

Рассматривая пространственное распределение численности популяции, автор констатирует, что свыше чем на половине исследованной территории плотность гнездовых пар составляет менее одной пары/км<sup>2</sup> и 75% — менее 2 пар/км<sup>2</sup> (граф. 33). На этих территориях вид удерживается, повидимому, в значительной степени благодаря постоянному приплыву особей из перенаселенных районов (редукция грача

на перенаселенных территориях привела бы к исчезновению его на упомянутых площадях с низкой плотностью популяции). Распределение численности гнездовых пар, построенное по принципу градации плотности (граф. 34), выявляет, что самый большой относительно потенциал популяции концентрируется в прямоугольниках с плотностью 500—1000 пар/100 км<sup>2</sup>. Эти территории составляют 14,4% всего исследуемого ареала, и населяет их 33,4% популяции. Если 50% колоний концентрируется на 1/4 части исследованной территории, то концентрация числа гнездовых пар является еще выше — на 1/4 поверхности сосредотачивается 62% популяции (граф. 35).

Исследуя вопрос случайности размещения колоний, автор констатирует, что: а) Вероятность независимого местоположения отдельных колоний от пространственной системы других колоний с окружающих территорий является ничтожной ( $P = 0,000002$ ); б) Стремление к возникновению скоплений (агрегаций) колоний необыкновенно развито — сила социального притяжения так велика, что заставляет поселяющиеся стада избирать для гнездования места вблизи уже существующих колоний; в) Стремление популяции к пространственной интеграции следует рассматривать как тенденцию к преодолению внутривидовой изоляции и удовлетворению голода кооперации. Тенденция к интеграции уравнивается давлением внутривидовой конкуренции; г) Минимальные расстояния между колониями ( $\bar{x}_m = 2,16$  км) связывая эти колонии в непрерывную цепь агрегаций, позволяют на контакт между собой отдельных микропопуляций. На площадях с низкой плотностью грача это позволяет увеличить в гнездовой период стадный эффект на кормежках, что имеет особенно большое значение для сохранения вида в экстремальных биотопах. Как подчеркивает автор, недооцениваемый до настоящего времени в зоогеографии фактор внутривидовой (внутривидовой) пространственной интеграции играет существенную роль в формировании границ и структуры гнездового ареала.

В предпоследнем разделе автор сосредотачивает внимание на вопросе саморегуляционных механизмов пространственно-количественной структуры популяции. Он констатирует, что функционирование популяции как саморегулирующейся системы основано на принципе гомеостата. Распределение численности популяции в градиенте внешней среды согласно адекватности этому градиенту индивидуальных признаков, ценных с точки зрения естественного отбора, удерживается благодаря действию двух противоположно направленных факторов. Первый из них — это давление внутривидовой конкуренции (дезинтегрирующий фактор), второй — проинтеграционное напряжение, обусловленное голодом кооперации и возникшее в условиях возрастающей сопротивляемости внешней среды (интегрирующий фактор). Автор строит теоретическую модель взаимоотношения обоих факторов на фоне градиента плотности, исходя из принципа, что частота взаимодействия между отдельными особями (внутрипопуляционной интеракции) прямо пропорциональна натуральным логарифмам плотности, а вероятность кооперативного взаимодействия (кооперационная интеракция) и конкурентного взаимодействия (конкурентная интеракция) независимо от градиента взаимодействия равны друг

другу. В примечаниях на страницах 86, 87 приведена математическая модель взаимоотношения рассматриваемых факторов. В зависимости от силы конкуренции (силы дезинтеграционного тренда) и напряжения, вызванного неудовлетворенностью голода кооперации (сила проинтеграционного тренда) формируется на фоне логарифмического распределения экологической емкости биотопа пространственная структура группировок. Выражением этой структуры является логнормальное распределение вероятности величины группы и численности групп по степени их плотности. В условиях гомеостаза популяции сумма векторов сил проинтеграционного тренда и дезинтеграционного тренда в любом пункте градиента интеракции является постоянной величиной ( $= 1$ ). Величина дезинтеграционного вектора, направленного центробежно, постоянно превышает соответствующую ему величину проинтеграционного вектора, направленного центростремительно.

Автор считает, что сила конкуренции, которая вытесняет менее ценную с точки зрения естественного отбора часть популяции из экологического оптимума в биотопы менее полноценные и на экологическую грань, достигает максимальной величины при максимальных плотностях популяции и наивысшей степени интеракции. Она ослабевает в логарифмическом темпе по направлению уменьшения плотности популяции. Сила проинтеграционного напряжения, которая является показателем противодействующих факторов среды, нивелируется пропорционально к частоте кооперационной интеракции и достигает наивысших показателей при субпороговых величинах колонии и плотности, популяции. По пересечении пороговых величин этих параметров и по мере их экспоненциального возрастания сила проинтеграционного напряжения резко ослабляется.

Автор приводит распределение потенциала популяции на фоне градиента внутривидовой интеракции (граф. 50). В условиях острой неудовлетворенности кооперационной интеракции (то-есть сильного проинтеграционного напряжения) остается ничтожный процент этого потенциала, что свидетельствует о том, что популяция находится в состоянии гомеостаза.

Автор рассматривает также стадную структуру вне гнездового периода и констатирует, что она не отличается от общих правил, описанных для групповой структуры в гнездовой период.

Конечным акцентом настоящей работы является попытка создать математическую модель взаимозависимостей пространственно-группировочных популяционных параметров (уравнения основанные на 2—3 факторах, а также дифференциалы и номограммы — граф. 54). Моделью можно воспользоваться для планировки контрольно-регуляционных мероприятий по численности грача в Польше.

Последняя глава посвящена дискуссии, где на фоне литературных данных рассматривается проблема пространственного функционирования популяции как самоуправляющейся системы.

Объяснения к графикам и таблицам:

График 1. Результаты анкетного исследования численности и распространения гнездовой популяции грача в Польше в 1971 г.  $x$  — число возвратных анкет на прямоугольник поверхностью  $30'$  географической долготы  $x 30'$  географической широты;  $y$  — % прямоугольников (шкала для  $A$ );

$z$  — % прямоугольников (шкала для  $B, C$ );  $p$  — максимальная поверхность (в км<sup>2</sup>), приходящаяся на одного корреспондента;  $r$  — радиус территории охваченной одним корреспондентом;  $A$  — процентное распределение прямоугольников согласно количеству полученных ответов;  $B$  — суммарная распределения;  $C$  — % положительных ответов в пределах отдельных классов.

График 2. Корреляция коэффициента  $z$  (соотношение числа отрицательных анкет к положительным  $\left(z = \frac{p}{n}\right)$  и общего числа ответов, полученных из 0,5-градусных прямоугольников.  $x$  — коэффициент  $z$  ( $z < 1$  — преобладание отрицательных ответов);  $y$  — число ответов в прямоугольнике;  $z$  — % прямоугольников;  $A$  — регрессия числа ответов по отношению к величине  $z$ ;  $B$  — регрессия  $z$  по отношению к числу ответов; на малом графике (кривая  $C$ ) приведено процентное распределение числа прямоугольников согласно классам величины коэффициента  $z$  ( $n = 155$ ).

График 3. Анкетные данные — долготный анализ.  $x$  — географическая долгота;  $y$  — процент ответов на анкету и плотность населения в Польше (шкала для  $A, C$ );  $z$  — % положительных ответов (шкала для  $B$ );  $A$  — распределение общего числа ответов;  $B$  — процентное распределение полученных положительных ответов;  $C$  — процентное распределение плотности населения; ( $n_A = 8482$ ,  $n = 4323$ ).

График 4. Номограмма трансформации данных по плотности населения, полученных с отчетов на фотозлектрическом интеграторе, на основании карты: „Средняя плотность населения в повятах” (Карта Польши 1:500000). Главн. упр. геод. и картогр., Варшава 1956.  $x$  — шкала показателей интегратора;  $y$  — плотность населения на исследуемой площади.

График 5. Анкетные данные — широтный анализ.  $x$  — географическая широта; остальные обозначения, как на граф. 3.

График 6. Корреляция между положительными и отрицательными ответами.  $x$  — число положительных ответов, приходящихся на 0,5-градусный прямоугольник;  $y$  — число отрицательных ответов, приходящихся на 0,5-градусный прямоугольник;  $A$  — регрессия положительных ответов по отношению к отрицательным;  $B$  — регрессия отрицательных ответов по отношению к положительным.

График 7. Логнормальные процентные распределения величины гнездовых колоний грача.  $x$  — величина колонии;  $y$  — % колоний в данном классе;  $A$  — по анкете 1963 года;  $B$  — 1971 года;  $\tilde{x}_A, \tilde{x}_B$  — средние геометрические кривых распределения ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

График 8. Процентное распределение величины колонии.  $x, y, A, B$  — как на граф. 7;  $C$  — равнодействующая кривых  $A, B$  с гиперболическим уравнением:  $y = \frac{285}{x}$  ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

График 9. Кумулянта числа колоний и численности констатированных в них гнезд (гнездовых пар) на фоне логнормального распределения величины колонии (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — % колоний в данном классе величины (шкала для  $A$ );  $z$  — % гнезд и колоний (шкала для  $B, C$ );  $A$  — логнормальное распределение величины колонии;  $B$  — кумулянта численности колонии;  $C$  — кумулянта численности гнезд;  $\bar{x}_A$  — средняя арифметическая;  $\tilde{x}_g$  — средняя геометрическая; вертикальной пунктирной линией обозначен предел достоверности при  $P = 0,9973$  ( $n_A = 5867$ ,  $n_C = 761084$ ).

График 10. Кумулянта числа колоний и численности гнезд на фоне логнормального распределения величины колонии (1963 г.).  $x, y, z, A, B, C, \bar{x}_g$  — как на граф. 9; вертикальной пунктирной линией обозначен предел достоверности при  $P = 0,9973$  ( $n_A = 1823$ ,  $n_C = 300518$ ).

График 11. Распределение количества колоний и численности гнездовой популяции согласно классам величины колонии (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — % количества колонии и % количества гнезд;  $A$  — колонии;  $B$  — гнезда;  $\tilde{x}_C$  — средняя геометрическая распределения числа колоний;  $\tilde{x}_N$  — числа гнезд;  $\delta$  — интермодальное расстояние ( $\log \sigma = \log \tilde{x}_N - \log \tilde{x}_C$ ); ( $n_A = 5867$ ,  $n_B = 761084$ ).

График 12. Кривые концентрации гнездовой популяции грача в Польше (1971 г.).  $x$  — % количества колоний;  $y$  — % количества гнезд; на малом графике представлена концентрация в 1963 г. ( $\eta_{71} = 0,6803$ ,  $\eta_{63} = 0,7434$ ).



График 13. Косвенная оценка экологической емкости среды обитания грача согласно градации плотности популяции (количество гнезд в 225 квадратах  $11,2 \times 11,2$  км взятых по принципу случайной выборки из общего числа 2325 квадратов).  $x$  — число гнезд в квадрате;  $y$  — % числа квадратов; уравнение кривой плотности:  $y = 36,1 - 9,6 \log x$ .

График 14. Теоретическое и эмпирическое логнормальное распределение величины колонии и численности гнездовой популяции (1971 г.).  $x$  — величина колоний;  $y$  — количество гнездовых колоний;  $z$  — количество гнезд (гнездовых пар);  $A$  — эмпирическое распределение величины колонии;  $B$  — теоретическое;  $C$  — теоретическое распределение количества гнездовых пар;  $D$  — распределение приростов плотности кривой  $A$ ;  $\tilde{x}_C$  — средняя распределений  $A$ ,  $B$ ;  $\tilde{x}_N$  — средняя распределений  $C$ ;  $\delta$  — интермодальное расстояние ( $\log \delta = 0,8518$ ); ( $n_A = 5867$ ,  $n_B = 5806$ ,  $n_C = 836275$ );  $\chi^2$  различия распределений  $A$ ,  $B = 0,96$  при  $df = 10$ .

График 15. Процентное распределение величины стабильных и спорадических колоний (1971 г.).  $x$  — величина колоний;  $y$  — % колоний;  $A$  — стабильные колонии;  $B$  — спорадические колонии ( $n = 5872$ ).

График 16. Процентные соотношения стабильных и спорадических колоний в пределах отдельных классов их величины (1971 г.).  $x$  — величина колоний;  $y$  — % спорадических колоний (площадь „*Sr*.” по отношению к площади „*R*.” иллюстрирует количественные пропорции между обеими категориями колоний).

График 17. Логнормальные распределения величины спорадических колоний и гнездящихся в них гнездовых пар (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — количество колонии (в абсолютных величинах);  $z$  — количество гнездовых пар (в абс. вел., шкала для  $C$ );  $A$  — эмпирическое распределение величины колонии;  $B$  — теоретическое распределение;  $C$  — теоретическое распределение количества гнездовых пар по классам величины колоний;  $\tilde{x}_C$  — средняя геометрическая кривой  $A$ ;  $\tilde{x}_N$  — кривой  $C$ ;  $\delta$  — интермодальное расстояние.

График 18. Логнормальное распределение величин стабильных колоний и численности гнездящихся в них гнездовых пар (1971 г.).  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $\tilde{x}_C$ ,  $\tilde{x}_N$ ,  $\delta$  — как на графике 17;  $E$  — распределение плотности частот кривой  $A$ ;  $C$  — пороговая величина колонии;  $\chi^2$  различия распределения  $A$ ,  $B = 0,71$  при  $df = 9$ .

График 19. Кривая концентрации популяции грача в Польше (1971 г.).  $x$  — % количества колоний;  $y$  — % количества гнездовых пар (гнезд) (график стабильных колоний).

График 20. Кривая концентрации популяции грача в Польше.  $x$ ,  $y$  — как на графике 19 (график спорадических колоний).

График 21. Плотность популяции грача в выбранных по принципу случайной выборки 225 квадратов  $11,2 \times 11,3$  км).  $x$  — % прямоугольников;  $y$  — количество гнездовых пар, приходящихся на квадрат; уравнение кривой плотности:  $y = 5850 \cdot 0,785^x$ .

График 22. Корреляция величины колонии и плотности популяции грача на основании выбранных путем случайной выборки 225 квадратов  $11,2 \times 11,3$  км).  $x$  — средняя величина колонии в квадрате;  $y$  — количество гнезд в прямоугольнике в %;  $A$  — регрессия величины колонии по отношению к плотности;  $B$  — регрессия плотности по отношению к средней величине колонии.

График 23. Кривая средней плотности частот логнормальных распределений величины колоний (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — % изменений количества колоний;  $A$  — в пойменных биотопах;  $B$  — в агроценозах;  $C$  — в урбисценозах.

График 24. Метод графического определения пороговой величины ( $C_s$ ) колонии. Гистограмма охватывает начальный отрезок разделительного ряда стабильных колоний (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — количество гнезд;  $C_s$  — пороговая величина колонии.

График 25. Установливание пороговой величины колонии ( $C_s$ ) по методу графического дифференцирования. В качестве примера дается начальный отрезок кривой логнормального распределения величины колонии в агроценозах (1971 г.).  $x$  — величина колонии;  $y$  — количество колоний;

$a$  — граница „отрицательного” класса, от которой линии параллельные касательным кривой  $A$  устремляются на оси  $y$  производные величины ( $f'(x_0)$ );  $A$  — кривая логнормального распределения;  $A'$  — производная функция кривой  $A$ .

График 26. Плотность колоний в 0,5-градусных прямоугольниках (1971 г.).  $x$  — количество колоний в прямоугольнике;  $y$  — % прямоугольников (шкала для  $A$ ) и % колоний (шкала для  $B$ );  $z$  — шкала для кумулянты  $C$ ;  $A$  — процентное распределение количества прямоугольников в степени плотности колоний в них;  $B$  — логнормальное распределение количества колоний в процентах по классам плотности в прямоугольниках;  $C$  — кумулянта кривой  $A$ ; ( $n_A = 188$ ,  $n_B = 6369$ ).

График 27. Кривая концентрации колоний в 0,5-градусных прямоугольниках (1971 г.).  $x$  — % прямоугольников;  $y$  — % гнездовых колоний.

График 28. Плотность стабильных и спорадических колоний в 0,5-градусных прямоугольниках (1971 г.).  $x$  — количество колоний в прямоугольнике;  $y$  — % прямоугольников;  $A$  — процентное распределение прямоугольников согласно степени плотности спорадических колоний;  $B$  — распределение прямоугольников согласно плотности стабильных колоний.

График 29. Плотность колоний в 0,5-градусных прямоугольниках.  $x$  — количество колоний в прямоугольнике;  $y$  — количество колоний в %;  $z$  — шкала для кумулянты  $C$ ;  $A$  — % спорадических колоний в пределах каждого класса;  $B$  — процентное распределение колоний согласно их плотности в прямоугольниках;  $C$  — кумулянта кривой  $B$  ( $n_A = 522$ ,  $n_B = 6369$ ).

График 30. Регрессия количества спорадических колоний по отношению к количеству стабильных колоний в 0,5-градусных прямоугольниках.  $x$  — количество стабильных колоний;  $y$  — количество спорадических колоний в среднем.

График 31. Корреляция плотности колоний в 0,5-градусных прямоугольниках и величины колонии.  $x$  — количество колоний в прямоугольнике;  $y$  — величина колоний;  $A$  — регрессия величин колоний в среднем по отношению к их плотности в прямоугольниках ( $y = 45 x^{0,3153}$ );  $B$  — регрессия плотности колоний в среднем в прямоугольниках по отношению к величинам колоний.

График 32. Средняя величина колоний в 0,5-градусных прямоугольниках.  $x$  — величина колонии в среднем;  $y$  — % прямоугольников;  $z$  — шкала для кумулянты  $B$  и кривой  $C$ ;  $A$  — процентное распределение прямоугольников согласно величине колоний;  $B$  — кумулянта кривой  $A$ ;  $C$  — % спорадических колоний в пределах каждого класса.

График 33. Плотность гнезд в 0,5-градусных прямоугольниках (в пересчете на  $100 \text{ км}^2$ )  $x$  — количество гнезд/ $100 \text{ км}^2$   $y$  — % прямоугольников;  $z$  — шкала для кривых  $A$ ,  $C$ ;  $A$  — % гнезд в спорадических колониях в пределах каждого класса;  $B$  — процентное распределение количества прямоугольников согласно плотности гнезд/ $100 \text{ км}^2$ ;  $C$  — кумулянта кривой  $B$ .

График 34. Плотность численности гнезд (гнездовых пар) в 0,5-градусных прямоугольниках.  $x$  — количество гнезд в прямоугольнике;  $y$  — % прямоугольников;  $z$  — % гнезд;  $A$  — процентное распределение количества прямоугольников;  $B$  — процентное распределение количества гнезд согласно их плотности в прямоугольниках.

График 35. Концентрация численности гнезд в 0,5-градусных прямоугольниках ( $n = 0,5466$ ).  $x$  — % прямоугольников  $y$  — % гнезд.

График 36. Регрессия среднего количества спорадических колоний по отношению к плотности гнезд в 0,5-градусных прямоугольниках.  $x$  — количество гнезд в прямоугольнике;  $y$  — количество спорадических колоний;  $z$  — шкала для кумулянты  $B$ ;  $A$  — кривая регрессии;  $B$  — кумулянта численности гнезд в прямоугольниках.

График 37. Процентное распределение численности гнезд в 0,5-градусных прямоугольниках согласно двум типам колоний — стабильным и спорадическим.  $x$  — количество гнезд в прямоугольниках;  $y$  — % гнезд;  $A$  — распределение количества гнезд в спорадических колониях;  $B$  — в стабильных колониях (оба распределения высчитаны по отношению к общему количеству гнезд  $n = 852261$ ).

График 38. Процентное распределение численности 0,5-градусных прямоугольников согласно степени плотности гнезд.  $x$  — количество гнезд в прямоугольнике;  $y$  — % прямоугольников;  $A$  — распределение по плотности гнезд в спорадических колониях;  $B$  — распределение по плотности гнезд в стабильных колониях.

График 39. Пространственное распределение размещения гнездовых колоний грача (на основании 225 квадратов, взятых по методу случайной выборки,  $11,2 \times 11,3$  км).  $x$  — количество колоний в квадрате;  $y$  — % квадратов;  $A$  — эмпирическое распределение;  $B$  — теоретическое распределение по закону вероятности Пуассона;  $C$  — интерполяция кривой  $A$  ( $\chi^2$  различия распределений = 292 при  $df = 7$ ).

График 40. Распределение минимальных расстояний между колониями.  $x$  — минимальные расстояния в км;  $y$  — % колоний;  $z$  — шкала для кумулянты  $B$ ;  $A$  — кривая распределения;  $B$  — кумулянта распределения.

График 41. Распределение средних расстояний между колониями.  $x$  — средние расстояния в км;  $y$  — % колоний;  $z$  — шкала для кумулянты  $B$ ;  $A$  — кривая распределения;  $B$  — кумулянта распределения.

График 42. Регрессия величины колоний по отношению к средним расстояниям между ними.  $x$  — средние расстояния в км;  $y$  — средняя величина колонии в квадрате.

График 43. Скорость пунктовых приростов кривой (дифференциалы) величины колонии по отношению к градиенту плотности популяции (экологическая емкость).  $x$  — плотность гнездовых пар в квадратах  $11,2 \times 11,3$  км;  $y$  — дифференциалы изменений величины колонии;  $y' = 1,0485x^{-0,2967}$ .

График 44. Корреляция плотности (численность гнезд) в выборке 225 квадратов  $11,2 \times 11,3$  км и величины колонии.  $x$  — величина колонии;  $y$  — численность гнезд в квадрате;  $A$  — регрессия величины по отношению к плотности;  $B$  — регрессия плотности по отношению к величине.

График 45. Зависимость плотности и степени интеграции между особями от величины колонии (на основании выборки 225 квадратов).  $x$  — величина колонии;  $y$  — численность гнезд в квадрате  $11,2 \times 11,3$  км;  $z$  — коэффициент возможности интеракции ( $z = \ln y$ );  $A$  — кривая регрессии ( $y = 0,8663x^{1,3032}$ );  $A'$  — график функции производной  $A$  ( $dy = 1,129x^{0,3032}dx$ ).

График 46. Зависимость между степенью плотности и коэффициентом интеракции между особями а величиной колонии — влияние возможностей интеракции на величину колонии.  $w$  — коэффициент степени интеракции;  $x$  — коэффициент плотности (численность гнездовых пар в квадрате  $11,2 \times 11,3$  км) соответствующий коэффициенту интеракции;  $y$  — величина колонии;  $z$  — шкала для кривой  $A'$ ;  $A$  — кривая регрессии ( $y = 1,47x^{0,7133}$ );  $A'$  — график функции производной  $A$  ( $dy = 1,0485x^{-0,2867}dx$ ).

График 47. Корреляция численности гнезд в прямоугольниках и величины колонии.  $x$  — численность гнезд в прямоугольниках;  $y$  — величина колоний;  $A$  — регрессия численности гнезд по отношению к величине колонии;  $B$  — регрессия величины колонии по отношению к численности гнезд в прямоугольниках.

График 48. Зависимость величины колонии и степени концентрации от плотности популяции  $x$  — численность гнезд в прямоугольнике  $30' \times 30'$ ;  $y$  — величина колонии;  $z$  — шкала для графиков функций производных  $A'$ ,  $B'$ ;  $A$  — график зависимости ( $y = 3,05x^{0,477}$ );  $A'$  — график функции производной кривой  $A$  ( $dy = 1,4548x^{-0,523}dx$ );  $B$  — график степени концентрации ( $y = 24,9x^{0,1763}$ );  $B'$  — график функции производной кривой  $B$  ( $dy = 4,3899x^{-0,8237}dx$ ).

График 49. Распределение вероятностей величины колонии согласно градиенту возможности интеракции между особями.  $w$  — градиент возможностей интеракции;  $x$  — величина колонии;  $y$  — % численности колоний.

График 50. Распределение потенциала популяции согласно градиенту возможностей интеракции между особями и степени плотности популяции.  $w$  — коэффициент интеракции;  $x$  — соответствующий ему градиент плотности в прямоугольниках;  $y$  — % численности популяции.

График 51. Структура стай грача вне гнездовых колоний на протяжении годового цикла (по материалам д-ра Б. Яблонского).  $x$  — величина стаи (количество особей);  $y$  — % количества стай;  $A$  — распределение для периода времени март — сентябрь;  $B$  — распределение на протяжении года.

График 52. Влияние дисперсии колонии на их величину.  $x$  — ареал (в км<sup>2</sup>) приходящийся на одну колонию;  $y$  — величина колонии (количество гнездовых пар);  $z$  — шкала для кривой  $B$ ;  $A$  — зависимость величины колонии от занимаемой ею площади ( $y = 542x^{-0,3249}$ );  $B$  — функция производная кривой  $A$  ( $dy = 176,1x^{-1,3249}dx$ ), иллюстрирующая скорость снижения величины колонии при возрастании занимаемой ею площади.

График 53. Влияние дисперсии колонии на их величину.  $x$  — ареал (в км<sup>2</sup>) приходящийся на одну колонию (кривая  $A$ ), степень изолированности колоний (расстояние в км) (кривая  $B$ );  $y$  — средняя величина колонии в прямоугольнике  $30' \times 30'$ ;  $A$  — зависимость от площади приходящейся на одну колонию ( $y = 542x^{-0,3249}$ );  $B$  — зависимость от степени изолированности колоний ( $y = 886x^{-0,6619}$ ).

График 54. Взаимозависимость между количеством колоний и плотностью популяции (количество гнезд в прямоугольниках  $30' \times 30'$ ) и номограммы обоих параметров в пересчете на 100 км<sup>2</sup>.  $x$  — количество гнезд в прямоугольнике (кривая  $A$ ), количество колоний/100 км<sup>2</sup> (кривая  $B$ ), количество гнезд/100 км<sup>2</sup> (кривая  $C$ );  $y$  — количество колоний в прямоугольнике (кривые  $A, A'$ ), количество гнезд/100 км<sup>2</sup> ( $B$ ), количество колоний/100 км<sup>2</sup> ( $C$ );  $z$  — шкала для кривой  $A'$ ;  $A$  — зависимость количество колоний от численности гнезд в прямоугольнике ( $y = 0,03858x^{0,8317}$ );  $A'$  — график функции производной кривой  $A$  ( $dy = 0,03209x^{-0,1683}dx$ );  $B$  — номограмма расчисления количества колоний приходящихся на 100 км<sup>2</sup> на основании количества гнезд с этой площади ( $y = 18,97x$ );  $C$  — номограмма расчисления количества гнезд приходящихся на 100 км<sup>2</sup> на основании количества колонии с данной площади ( $y = 0,055x$ ).

Таблица 1. Результаты анкетных исследований численности и размещения грача в Польше в 1971 году. (1) — корреспонденты; (2) — количество разосланных анкет; (3) — количество полученных ветов (абсолютные единицы, %); (4) — процент ответов по отношению к количеству анкет в данной категории корреспондентов (%); (5) — сельские старосты; (6) — сельсоветы; (7) — горсоветы и райсоветы; (8) — повятовые народные советы; (9) — государственные лесничества; (10) — другие учреждения и частные лица; (11) — всего (в среднем).

Таблица 2. Статистические характеристики величин гнездовых колоний грача в Польше. (1) — анкетные материалы с года; (2) — количество колоний ( $N$ ); (3) — распределение переменной  $x$ ; (4) — средняя арифметическая ( $\bar{x}$ ); (5) — средняя геометрическая ( $\bar{\tilde{x}}$ ); (6) — стандартное отклонение средней арифметической ( $\sigma_x$ ); (7) — распределение переменной  $\log x$ ; (8) — логарифмическая величина средней геометрической ( $\log \bar{\tilde{x}}$ ); (9) — логарифмическое стандартное отклонение средней геометрической ( $\sigma_{\log x}$ ); (10) — логарифмическая средняя ошибка ( $S_{\log x}$ ); (11) — модуль логнормального распределения ( $a$ ); (12) — асимметрия кривой логнормального распределения ( $g'$ ); (13) — коэффициент концентрации ( $\eta$ ); (14) —  $t$  различия между  $\tilde{x}_{1963}$  и  $\tilde{x}_{1971}$ .

Таблица 3. Результаты эмпирических и теоретических вычислений относительной численности гнездовых колоний и гнездовый пар грача в Польше по материалам 1971 года. (1) — количественная оценка; (2) — эмпирическая (на основании анкет); (3) — теоретическая (на основании логнормального распределения); (4) — на основании уравнения  $N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma)$ ; (5) — различия в %; (6) — гнездовые колонии; (7) — гнездовые пары.

Таблица 4. Статистические характеристики величин спорадических и регулярных колоний (по материалам 1971 года). (1) — колонии; (2) — спорадические; (3) — регулярные; (4) — количество колоний ( $N$ ); (5) — распределение переменной  $x$ ; (6) — средняя арифметическая ( $\bar{x}$ ); (7) — стандартное отклонение ( $\sigma$ ); (8) — распределение переменной  $\log x$ ; (9) — средняя геометрическая ( $\bar{\tilde{x}}$ ); (10) — логарифмическая величина среднейгеометрической ( $\log \bar{\tilde{x}}$ ); (11) — логарифмическое стандартное отклонение ( $\sigma \log x$ ); (12) — логарифмическая средняя ошибка ( $\log S_x$ ); (13) — асимметрия кривой

логнормального распределения ( $g'$ ); (14) — модуль логнормального распределения ( $a$ ); (15) — ин-термодальное расстояние ( $\delta$ ); (16) — коэффициент концентрации ( $\eta$ ); (17) —  $t$  различия между  $\bar{x}_{reg.}$  и  $\bar{x}_{spor.}$

Таблица 5. Оценка относительной численности регулярных и спорадических колоний и численности гнездовой популяции грача (1971 г.). (1) — гнездовые колонии; (2) — количество гнездовых пар в колониях; (3) — количество колоний; (4) — регулярных; (5) — спорадических; (6) — эмпирическая оценка; (7) — на основании анкет; (8) — процент; (9) — статистическая оценка на основании; (10) — теоретическое распределение; (11) — уравнения  $N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma)$ ; (12) — средняя вычисленная на основании двух предыдущих определений; (13) — процент; (14) — различия между эмпирической и теоретической оценкой в %.

Таблица 6. Пороговые величины ( $C_s$ ) величины колонии грача в Польше, вычисленные различными методами по материалам 1971 года. (1) — распределение; (2) — нелогарифмические распределения; (3) — логарифмические распределения; (4) — метод вычисления; (5) — графическая интерполяция гистограммы (граф. 24); (6) — графическое дифференцирование (граф. 25); (7) — по формуле интерполяции (16) параболы 2-го порядка; (8) — по формуле (26); (9) — по формуле (33); (10) — средняя; (11) — пойменные биотопы; (12) — агроценозы; (13) — урбиценозы; (14) — регулярные колонии; (15) — в общем.

Таблица 7. Схема положительных возвратных связей условий внешней среды и внутривидовых факторов, раскрывающих лимитирующие механизмы распространения популяции (разработано на основании собственных материалов и библиографических данных следующих авторов: ANDREWARTHA, BIRCH 1954; BROWN, 1967; DARLING, 1939; DEEVEY, 1964; DOBROWOLSKI, 1969; FRETWELL, LUCAS, 1969; HAMILTON, WATT, 1970; HORN, 1968; HUNT, 1972; ISHIHARA, HOZUMI, SHINOZAKI, 1972; KLIMENKO, 1950; LACK, 1954, 1971; MACARTHUR, 1972; MODESTOV, 1967; NAUMOV, 1955; ORIAN, 1971; PATTERSON, 1965; PIELOWSKI, 1966; PINOWSKI, 1969; PONUGAEVA, 1951; PRZYBOROWSKI, 1954; ROŠEVSKIJ, 1974; SOLOMON, 1971; TUGARINOV, 1949; WILBERT, 1971; WYNNE-EDWARDS, 1962, 1968). (1) — рост дисперсии кормежек, ухудшение трофических условий среды; (2) — снижение экологической ёмкости биотопа; (3) — расширение поисковой территории кормежек; (4) — рост дисперсии гнездовых колоний; (5) — снижение стадного эффекта (неудовлетворенность инстинкта кооперации); (6) — возрастание ограничивающего действия хищников, рост эпизоотий; (7) — рост энергетического расхода у взрослых птиц; (8) — уменьшение кладки, недостаточное питание птенцов; (9) — рост смертности взрослых птиц; (10) — рост гнездовых потерь, повышение смертности у птенцов; (11) — снижение продуктивности колонии; (12) — снижение величины гнездовой колонии.

## SUMMARY

[Title: Occurrence of the Rook, *Corvus frugilegus* L. in Poland. Part I. Spatial structure and self-regulatory mechanisms of population]

Characteristics of spatial structure of the population of the Rook, *Corvus frugilegus* L., in Poland are presented on the basis of material concerned with the distribution and numbers of this species obtained from questionnaires in 1971, and from a similar material collected by Ass. Prof. Andrzej DYRCZ, Wrocław University. In addition, the relationships among the particular parameters of occurrence are discussed and the influence of intrapopulation factors on the distribution is analysed. The general theoretical aspect (regularities of the spatial organization) and practical aspect (preparation of definite data to

explain the role of the Rook in agrocoenoses and an attempt of the possible control) are more emphasized in the present paper than the autecological aspect.

The studied problems will be presented in three parts. The first part, presented in this paper, is concerned with characteristics and analyses of the relationships among the following parameters: the size of colonies, the degree of their stability, their threshold and sub-threshold values, density and concentration of the population, randomness of occurrence, aggregation and intrapopulation isolation. Essential practical aspects here are the methods of calculating the threshold size of colonies and the nomograms of interrelationships among the parameters under study. In Part II latitudinal and longitudinal cross-sections, regional distribution (spatial characteristics of the population) and topography of the basic indices of distribution will be analysed. Also the ecological zones of the Rook range in Poland will be delimited. Part III will be concerned with the effects of the biotic factors, mainly agrarian, on the distribution. These effects will be compared with intrapopulation factors.

Criteria of the verification of the material obtained from questionnaires are given. They concern the correctness of species identification and accuracy of the estimates of such parameters as colony size, geographical location of colonies and type of the habitat (riveraine forests, agrocoenoses, urbicoenoses).

The obtained data were put on summary sheets of two types: a) concerning the rectangles of 30' of longitude  $\times$  30' of latitude (1904 km<sup>2</sup>) and b) district sheets. Because the colony sizes ranged from 5 to 10,000 breeding pairs, the logarithmic distributions were used in analyses. The regularity of the log-normal distribution was tested by  $\chi^2$ , comparing empirical and theoretical distributions. The character of the aggregation of colonies and intrapopulation isolation are based on randomly sampled materials. Thus, 225 quadrats of 11.2  $\times$  11.3 km (126.56 km<sup>2</sup>) were selected at random within which the colonies were counted and the parameters of distribution were analysed. Also 15 rectangles of 30'  $\times$  30' were randomly selected, in which the distances between the colonies were measured; the average distances were taken into account (the average of 8 measurements between a given colony and the nearest colonies located in particular sectors of the wind rose), and minimum distances. Probability of the random occurrence of colonies was calculated: a) comparing the distribution of the colonies in 225 squares with the theoretical POISSON distribution, b) using the distribution and aggregation test of MORISITA (1959, 1962, 1964) and c) estimating after CLARCK and EVANS (1964) the probability of random distribution in relation to empirical distribution of the nearest distances among the colonies in 15 rectangles of 30'  $\times$  30'.

Polish and European literature dealing with the Rook is surveyed, with special emphasis on the lists of colonies and the changes in the distribution. Much attention is paid to the principles of gathering information from questionnaires during April 12 to June 30, 1971, when 21,500 forms were sent out to

various institutions and private persons (Tab. 1.). From this number 8,428 forms were returned, including 50.97% of forms with positive replies and 49.03% with negative replies.

It was found that the questionnaires as a specific method of representative investigations, could not be used for determining the absolute number of colonies and breeding pairs, even if the forms densely covered the area of the country. This method can only reflect the number-spatial relation of the population and provide a statistically representative picture of interrelationships among the basic parameters of the spatial structure in relation to the areas not smaller than the average size of a district. It is pointed out that: a) a statistical observer can not cover a greater area than that within a distance of 5 km from its dwelling (72.5 km<sup>2</sup>). In addition, a half of this area should be covered also by the observers from adjacent areas; b) the questionnaires should be sent out at least through two administrative authorities simultaneously (for instance, through the state forest inspectorates and village administrators (see Tab. 1); c) negative answers, as an alternative material, have the same scientific value as positive answers. In the obtained materials 9.75% of the country area was unsufficiently covered with the questionnaires, 40% was sufficiently covered and more than 50% was well and very well covered (Graph. 1). 15% of the questionnaires doubled themselves.

It is found that: a) the per cent of positive answers is largely independent of the total number of answers obtained from a rectangle of 30' × 30'; b) the negative answers can be regarded as an alternative documentation only in relation to the areas moderately and densely populated by man; c) representativeness of the positive answers in relation to the areas sparsely populated by man can not be put in question even above the norm accepted for a statistical respondent as the Rook is a synanthropically distributed species (see Graphs 1 — 6).

In the chapter on the general distribution of the Rook (Graphs 7 — 14 and Tab. 2) it is stated that: a) the sizes of colonies have a typical lognormal distribution, which is also characteristic of other zoogeographical parameters in the animal world; b) regularities of the lognormal distribution can be used to calculate threshold colony sizes and relative population numbers; c) they can also be used for ecological-demographic comparisons, for detection of the changes in the biology and their trends. Biological interpretation of the lognormal distribution is based on the facts that: a) the Rook, as a highly social species, displays a tendency to the maximum concentration in large colonies; b) the size of the colonies, however, is limited by the ecological carrying capacity of the environment; c) the carrying capacity index has a hyperbolic distribution (Graph 13), i. e., the largest area is occupied by extremal environments with the lowest carrying capacity, while the areas with the highest carrying capacity occupy insignificant part of the breeding range. This distribution is correlated with the right side of the lognormal distribution of the colony sizes.

The left side directly depends on the threshold colony sizes, and hence, the environments with a low carrying capacity are not utilized by this species, or are occasionally utilized.

The geometric mean of the colony sizes indicates that the colonies containing about 50 breeding pairs are typical in Poland (Tab. 2). The size of 70% of colonies fluctuates between 12.5 and 204 nests. Also the frequency distributions of the colony sizes in 1963 and 1971 are reported (Graphs: 7 – 10, and 12); there were no significant differences between them.

The degree of the concentration in large colonies is very high in Poland. More than half of the population lives in colonies exceeding 275 nests. They represent merely 8% of the total number of colonies. So, overpopulation is limited to relatively small areas, while the areas with small densities are very large. Nearly 50% of the total number of colonies is represented by small colonies comprising no more than 35 nests and 75% is represented by the colonies containing up to 96 nests (Graph 12).

Basing on the lognormal distribution of the colony sizes, the number of the population is theoretically estimated (Tab. 3).

Analysing the components of the lognormal distribution equation it has been found that some of them (modulus  $\alpha$  and intermodal distance  $\delta$ ) may serve as constant characteristics of ecological features of the studied population.

In the chapter concerned with the threshold colony size, the statistical characteristics of stabilized colonies and non-stabilized (sporadic) colonies are given and criteria of classifying according to the mentioned categories are presented. It has been found that disturbance of the number-spatial homeostasis in the population is signaled by a relative increase in the per cent of sporadic colonies, which represent a front of the struggle of the population with environmental resistance, i. e., with limiting factors. The characteristics of stabilized and sporadic colonies are given in Tables 4 and 5, and in Graphs 15 – 20.

The concept of the threshold colony size is based on the following premises: a) Dynamically stabilized or positive reproductive balance of the colony is reached when an appropriate level of the group effect is ensured, the effectiveness of which is correlated with the colony size; b) Depending on the limiting factors, the critical value of the group effect determines an adequate critical level of the colony size, below of which the colony is not longer self-reproducing. This level is regarded as a threshold size of the colony; c) Thus, the threshold size determines the degree of stabilization of the colony numbers and territory (long-term regularity of nesting); below the threshold level the size of the colony decreases, great fluctuations in the population numbers occur and reproduction-mortality balance is disturbed. As a result, a stabilized colony becomes sporadic or disappears. It has been found that: a) Colony size is positively correlated with the ecological capacity of the habitat only to the point of a maximum density of the lognormal curve of the colony sizes, i. e., to the threshold point



of the colony sizes; b) Colonies of threshold sizes, and areas with the lowest carrying capacities are the most numerous in nature; c) Threshold size of the colonies and interrelated threshold value of dispersion, however, limit the possibility of utilizing all habitats with the lowest carrying capacity and hence, the correlation between the carrying capacity of the habitat and the colony sizes becomes negative — the distribution of the colony sizes becomes log-normal; d) Threshold size should be regarded as an average value for a particular region, habitat and time period. Hence, it can not characterize a single colony.

The methods of determination of empirical and theoretical values of threshold colony sizes are given. They consist in mathematical calculation of the point of the maximum density of the curve of colony sizes distribution (see pages 41 — 44, Graphs: 23 — 25 and Tab. 6). Threshold sizes of the colonies occupying three habitats are calculated:  $C_s$  (threshold size) in riveraine forests is 6.90 breeding pairs, in agrocoenoses 9.31 and in urbicoenoses 10.51 (Tab. 6). The value of this parameter depends on ecological specificity of the habitat, primarily on its trophy. In urbicoenoses (feeding areas considerably polluted with chemicals), where the soil invertebrate fauna is sparse, the value of the threshold size is the highest, which can be explained in the following way: to ensure appropriate trophic conditions during the breeding period, vocal signals are of great importance in finding new sources of food, therefore the group effect. As the total density of the population is low in the habitats of this type, vocal communication can be effective only at a higher threshold colony size. In addition, poor trophy accounts for a decrease in the productivity of the colony, thus, self-reproduction can be maintained only at a higher threshold size.

In the successive chapter it is concluded that: a) Heterogeneity of the habitat imposes a definite structure on the distribution of the colonies; b) The distribution of the number of colonies according to the density classes is log-normal. Therefore, a threshold value of the colony distribution  $C_{sd}$  is calculated. It is 2.38 colonies/100 km<sup>2</sup> (Graph 26).

The diagram of spatial concentration of the colonies (Graph 27) indicates that 50 per cent of them are concentrated on one-fourth of the area under study, thus, the possible controlling treatments can be limited to relatively small regions of the country, instead of up to date treated areas.

While the size of colonies and the degree of their stabilization are directly connected with each other, the relation between the density of colonies within the rectangles of 30' × 30' and the degree of the structure stabilization of the whole system has a more complex character. Sporadic colonies are characteristic of the areas with a low density of regular colonies (Graphs 28 and 29). At the same time, at the places of a high population concentration, where the colony size is large, the relative number of sporadic colonies increases and they occur there as satellite colonies, the existence of which depends on the

population density, thus, on temporal fluctuations in its numbers. Hence, two types of instability are observed (Graph 30); a) resulting from a considerable (underthreshold) population dispersion in extremal habitats, b) occurring on overpopulated areas, where under the intraspecific competition impact satellite colonies are formed. The size of the colonies and their densities are positively correlated but the degree of this relationship (Graph 31) gradually decreases at high population concentrations because small satellite colonies are formed. On ecologically extremal areas, with low population density, the size of colonies is limited by both trophic intraspecific competition and considerable intrapopulation isolation, while in habitats with the optimum trophic conditions, the area of penetration for food is smaller, which accounts for concentration in larger colonies and thus, for elimination of the limiting effect of isolation. This is of significant importance for the population survival. The average colony sizes characteristic of particular rectangles have an approximately lognormal distribution (Graph 32).

Analysing the distribution of the population numbers it has been found that more than half of the area is occupied by less than one pair per one km<sup>2</sup>, and 75 % of the area is occupied by less than two pairs per km<sup>2</sup> (Graph 33). The surviving of the species there is probably mostly due to the permanent inflow of individuals from overpopulated areas (reduction on the overpopulated areas would result in disappearance of the Rook from the areas of its low density). The number distribution of the breeding pairs along the density gradient (Graph 34) indicates that the relatively highest population potential is concentrated in the rectangles with a density of 500 – 1000 pairs per 100 km<sup>2</sup>. These areas contribute to 14.4 % of the total area under study, and are inhabited by 33.4 % of the total population number. While 50 % of the colonies is concentrated on one-fourth of the area under study, the concentration of breeding pairs is still higher, and 62 % of the population occupies one-fourth of the area (Graph 35).

Analysis of the randomness of the spatial distribution of the colonies indicates that: a) Probability of the distribution of particular colonies independently of the spatial distribution of other colonies is insignificant ( $P = 0.000002$ ); b) Tendency to the aggregation of colonies is highly developed. Due to a force of social attraction, new flocks settle themselves in vicinity to already existing nest sites; c) Tendency to spatial integration should be regarded as striving to overcome the intrapopulation isolation and to satisfy a deficiency in co-operation. The tendency to integration is balanced by an impact of the intrapopulation competition; d) The minimum distances among the colonies ( $x_m = 2.16$  km), which unite them in the chains of aggregations, enable the particular micropopulations to communicate directly. On the areas with a low density of the Rook it accounts for an effective intensification of the group effect at the feeding sites during the breeding season, which is of particular importance to the survival in an extremal habitat. It is emphasized that the

intrapopulation (intraspecific) spatial integration plays an important role in shaping the boundaries and structure of the breeding range, which has not been sufficiently appreciated in zoogeography so far.

In the last but one chapter self-regulatory mechanisms of the spatial-number structure of the studied population are discussed. It has been found that the functioning of the population as a self-regulating system is based on a homeostat principle. The distribution of the potentials along a gradient of environments, according to the gradation of vital features of the individual (domination and natural selection) is maintained due to the action of two antagonistic factors. It is an impact of intrapopulation competition (desintegrating factor) and a prointegration tension resulting from a deficiency of co-operation, and developing when the environmental resistance increases (an integrating factor). A theoretical model of the relations between these two factors along a density gradient is developed, assuming that the intensity of individual interactions (intrapopulation interactions) is directly proportional to the natural logarithm of the density, while the probability of co-operative interactions and competitive interactions are equal to each other, independently of the gradient of interaction. In the footnotes on pages 86, 87, a mathematical model of the relations among the factors discussed is given. A spatial group structure of the population is formed under the pressure of competition (desintegrating force) and the tension resulting from a deficiency in co-operation (prointegration force) in relation to the logarithmic distribution of the ecological carrying capacity of the environment. The effect of this structure is a lognormal distribution of the probabilities of the group sizes and of the numbers of the groups according to their densities. Under the conditions of the population homeostasis, the sum of vectors of the forces of prointegrating trend and those of desintegrating trend is a constant value, being equal to one at any point of the interaction gradient. The value of the desintegrating vector, which is directed to outside, permanently exceeds the corresponding value of the prointegrating vector, which is directed to inside.

It has been proved that the stress of competition, contributing to the replacement of less valuable, from the point of view natural selection, population components from the ecological optimum towards less suitable habitats at ecological margins, reaches the highest intensity at the maximum population densities and at the maximum interaction intensities. Its intensity decreases at a logarithmic rate with a decrease in the population density. The force of prointegration tension is reduced in a direct proportion to the intensity of co-operative interactions and reaches its highest values at sub-threshold densities. Beyond the threshold density it rapidly declines with an exponential increase in this parameter.

On the background of the intrapopulation interaction gradient, the distribution of the population potential is presented (Graph 50). Under the conditions of a heavy deficiency of co-operative interactions (i. e. prointegration

tension) only insignificant percentage of this potential is maintained, which indicates that the population is in a state of homeostasis.

Also the group structure (flock structure) after the breeding period has been analysed. It follows the same general rules that has been described for the group during the breeding period.

Finally, an attempt has been made to construct a mathematical model of the spatial-group interrelationships of population parameters (equations including 2 – 3 factors, partial differentials and nomograms – Graph 54) from the point of view of practical application of this model to planning the control-regulating treatments of the Rook in Poland.

In the discussion of the results a concept of spatial functioning of the population as a self-regulating system is analysed in relation to the available literature.

#### Explanations to the graphs and tables:

Graph 1. Results obtained from the questionnaires concerned with the number distribution of the breeding population of the Rook in Poland in 1971.  $x$  – number of answers from rectangles of 30' of longitude and 30' of latitude;  $y$  – per cent of rectangles (scale for  $A$ );  $z$  – per cent of rectangles (scale for  $B$  and  $C$ );  $p$  – maximum area (km<sup>2</sup> per observer);  $r$  – radius of the area covered by an observer;  $A$  – percentage distribution of rectangle numbers according to the number of answers;  $B$  – distribuante;  $C$  – per cent of positive answers within particular cases.

Graph 2. Correlation between coefficient  $z$  (ratio of the number of negative answers to positive answers  $z = p/n$ ) and the total number of answers obtained from 30' × 30' rectangles;  $x$  – coefficient  $z$  ( $z < 1$  – more negative than positive answers);  $y$  – number of answers per rectangle;  $z$  – per cent of rectangles;  $A$  – regression of number of answers in relation to  $z$  value;  $B$  – regression of  $z$  in relation to number of answers; on the small diagram (curve  $C$ ) percentage distribution of the number of rectangles according to the classes of coefficient  $z$  values ( $n = 155$ ).

Graph 3. Results obtained from the questionnaires – parallel cross-section.  $x$  – latitude;  $y$  – per cent of answers obtained and density of settlement in Poland; (scale for  $A$  and  $C$ );  $z$  – per cent of positive answers (scale for  $B$ );  $A$  – distribution of total numbers of answers;  $B$  – percentage distribution of positive answers;  $C$  – percentage distribution of settlement density; ( $n_A = 8482$ ,  $n_B = 4323$ ).

Graph 4. Nomogram of the transformation of photoelectric integrator records concerned with the people population density within 30' × 30' rectangles, based on a map 1:1:500000.  $x$  – scale of the records of integrator;  $y$  – population density in the area under study.

Graph 5. Results obtained from the questionnaires – meridian cross-section.  $x$  – latitude; the other parameters as in Graph 3.

Graph 6. Correlation between the positive and negative answers.  $x$  – number of positive answers per rectangle of 30' × 30';  $y$  – number of negative answers per rectangle;  $A$  – regression of positive answers in relation to negative answers;  $B$  – regression of negative answers in relation to positive answers.

Graph 7. Lognormal percentage distribution of the sizes of the Rook breeding colonies.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of colonies per class;  $A$  – according to the question-

naires from 1963;  $B$  – from 1971;  $\tilde{x}_A$  and  $\tilde{x}_B$  – geometric means of distribution curves ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

Graph 8. Percentage distribution of the colony sizes.  $x$ ,  $y$ ,  $A$ , and  $B$  as in Graph 7;  $C$  – resultant of curves  $A$  and  $B$  described by a hyperbolic equation:  $y = 285/x$  ( $n_A = 1822$ ,  $n_B = 5867$ ).

Graph 9. Distribuantes of the number of colonies and the number of nests (breeding pairs) found in them in relation to the lognormal distribution of the colony sizes in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of colonies per class (scale for  $A$ );  $z$  – per cent of nests and colonies (scale for  $B$  and  $C$ );  $A$  – lognormal distribution of the colony sizes;  $B$  – distribuante of the number of colonies;  $C$  – distribuante of the number of nests;  $\bar{x}_A$  – arithmetic mean;  $\tilde{x}_G$  – geometric mean; vertical dashed line indicates the confidence limit at  $P = 0.9973$  ( $n_A = 5867$  and  $n_C = 761084$ ).

Graph 10. Distribuantes of the number of colonies and nests in relation to the lognormal distribution of the colony sizes in 1963.  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $C$  and  $\tilde{x}_G$  as in Graph 9; vertical dashed line indicates the confidence limit at  $P = 0.9973$  ( $n_A = 1832$  and  $n_C = 300518$ ).

Graph 11. Distribution of the number of colonies and the number of breeding population according to the classes of colony sizes in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of the number of colonies and per cent of the number of nests;  $A$  – colonies;  $B$  – nests;  $\tilde{x}_C$  – geometric mean of distribution of the number of colonies;  $\tilde{x}_N$  – numbers of nests;  $\delta$  – intermodal distance ( $\log \delta = \log \tilde{x}_N - \log \tilde{x}_C$ ); ( $n_A = 5867$  and  $n_B = 761084$ ).

Graph 12. Curves of the concentration of the Rook breeding population in Poland in 1971.  $x$  – per cent of the number of colonies;  $y$  – per cent of the number of nests; small figure indicates the concentration in 1963. ( $\eta_{71} = 0.6803$  and  $\eta_{63} = 0.7434$ ).

Graph 13. Indirect estimate of carrying capacity of the Rook habitat along the density gradient (the number of nests in 225 squares of  $11.2 \times 11.3$  km selected at random from the total number of 2325 squares).  $x$  – number of nests per square;  $y$  – per cent of the number of squares; equation of density curve:  $y = 36.1 - 9.6 \log x$ .

Graph 14. Theoretical and empirical lognormal distribution of the colony sizes and numbers of the breeding population in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – number of breeding colonies;  $z$  – number of nests (breeding pairs);  $A$  – empirical distribution of colony sizes;  $B$  – theoretical;  $C$  – theoretical distribution of the number of breeding pairs;  $D$  – distribution of point density of curve  $A$ ;  $\tilde{x}_C$  = mean of distribution  $A$  and  $B$ ;  $\tilde{x}_N$  = mean of distribution  $C$ ;  $\delta$  – intermodal distance ( $\log \delta = 0.8518$ );  $n_A = 5867$ ,  $n_B = 5806$  and  $n_C = 836275$ ;  $\chi^2$  of difference between distribution  $A$  and  $B$  is 0.96 at  $df = 10$ ).

Graph 15. Percentage distributions of the sizes of stabilized and sporadic colonies in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of the colonies;  $A$  – stabilized colonies;  $B$  – sporadic colonies ( $n = 5872$ ).

Graph 16. Percentage proportions of stabilized and sporadic colonies within particular size classes in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of sporadic colonies („*Sp.*” in relation to „*R.*” illustrates number proportions between these two categories of colonies).

Graph 17. Lognormal distributions of the sizes of sporadic colonies and of the number of breeding pairs in them in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – number of colonies;  $z$  – number of breeding pairs (scale for  $C$ );  $A$  – empirical distribution of colony sizes;  $B$  – theoretical;  $C$  – theoretical distribution of the number of breeding pairs according to colony size classes;  $\tilde{x}_C$  – geometrical mean of curve  $A$ ;  $\tilde{x}_N$  – of curve  $C$   $\delta$  – intermodal distance.

Graph 18. Lognormal distributions of the sizes of stabilized colonies and the numbers of breeding pairs in them in 1971.  $x$ ,  $y$ ,  $z$ ,  $A$ ,  $B$ ,  $C$ ,  $\tilde{x}_C$ ,  $\tilde{x}_N$  and  $\delta$  as in Graph 17;  $E$  – distribution of point density of curve  $A$ ;  $C_s$  = threshold value of colony size;  $\chi^2$  of difference between distribution  $A$  and  $B$  is 0.71 at  $df = 9$ .

Graph 19. Curves of the concentration of the Rook population in Poland in 1971.  $x$  – per cent of the number of colonies;  $y$  – per cent of the number of breeding pairs (nests) (only stabilized colonies are included).

Graph 20. Curve of the concentration of the Rook population in Poland.  $x$  and  $y$  as in Graph 19 (only sporadic colonies are included).

Graph 21. Density of the Rook in 225 squares of  $11.2 \times 11.3$  km selected at random.  $x$  – per cent of squares;  $y$  – number of breeding pairs per square; equation of density curve:  $y = 5850 \cdot 0.785^x$ .

Graph 22. Correlation between the colony size and population density (based on 225 squares of  $11.2 \times 11.3$  km selected at random).  $x$  – average colony size per square;  $y$  – number of nests per square in per cent;  $A$  – regression of colony size in relation to density;  $B$  – regression of density in relation to average size within a square ( $r_{xy} = +0.949$ ).

Graph 23. Curves of the average point density of the lognormal distribution of colony sizes in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – per cent of changes in the number of colonies when their sizes increase by one pair;  $A$  – colonies in riverain forests;  $B$  – in agrocoenoses;  $C$  – in urbicoenoses.

Graph 24. Graphical method of the estimation of threshold colony size ( $C_s$ ). Histogram includes the starting section of the distribution curve of regular colonies in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – the number of nests;  $C_s$  – threshold size of colony.

Graph 25. Estimation of the threshold colony size ( $C_s$ ) by graphical differentiation. This example is based on the starting section of the lognormal distribution curve of colony sizes in agrocoenoses in 1971.  $x$  – colony size;  $y$  – number of colonies;  $a$  – limit of „negative” class, from which the lines parallel to the tangents of curve  $A$  delimit derivative values ( $f'(x_0)$ ) on axis  $y$ ;  $A$  – curve of lognormal distribution;  $A'$  – derivative function of curve  $A$ .

Graph 26. Density of the colonies in  $30' \times 30'$  rectangles in 1971.  $x$  – the number of colonies per rectangle;  $y$  – per cent of rectangles (scale for  $A$ ) and per cent of colonies (scale for  $B$ );  $z$  – scale for distributive  $C$ ;  $A$  – percentage distribution of the number of rectangles according to the density of colonies;  $B$  – lognormal percentage distribution of the number of colonies according to density classes in rectangles;  $C$  – distributive of curve  $A$ ; ( $n_A = 188n_B = 6369$ ).

Graph 27. Curve of the colony concentration in  $30' \times 30'$  rectangles in 1971.  $x$  – per cent of rectangles;  $y$  – per cent of colonies.

Graph 28. Density of regular and sporadic colonies in  $30' \times 30'$  rectangles in 1971.  $x$  – the number of colonies per rectangle;  $y$  – per cent of rectangles;  $A$  – percentage distribution of rectangle numbers according to the density of sporadic colonies;  $B$  – distribution of rectangles according to the density of stabilized colonies.

Graph 29. Density of colonies in  $30' \times 30'$  rectangles.  $x$  – number of colonies per rectangle;  $y$  – per cent of colonies;  $z$  – scale for cumulant  $C$ ;  $A$  – per cent of sporadic colonies within each class;  $B$  – percentage distribution of colonies according to their density per rectangle;  $C$  – distributive of  $B$  ( $n_A = 522$ ,  $n_B = 6369$ ).

Graph 30. Regression of the number of sporadic colonies in relation to the number of regular colonies in  $30' \times 30'$  rectangles.  $x$  – the number of regular colonies;  $y$  – the average number of sporadic colonies.

Graph 31. Correlation between the density of the colonies in  $30' \times 30'$  rectangles and colony sizes;  $x$  – number of colonies per rectangle;  $y$  – colony size;  $A$  – regres-

sion of mean colony sizes in relation to their densities per rectangle ( $y = 45 x^{0.3153}$ );  $B$  – regression of mean density per rectangle in relation to colony size.

Graph 32. Average colony sizes in  $30' \times 30'$  rectangles.  $x$  – average colony density;  $y$  – per cent of rectangles;  $z$  – scale for distribuante  $B$  and curve  $C$ ;  $A$  – percentage distribution of rectangles according to average colony size;  $B$  – distribuante of  $A$ ;  $C$  – per cent of sporadic colonies within each class.

Graph 33. Density of nests in the  $30' \times 30'$  rectangles (calculated per 100 km<sup>2</sup>).  $x$  – the number of nests per 100 km<sup>2</sup>;  $y$  – per cent of rectangles;  $z$  – scale for curves  $A$  and  $C$ ;  $A$  – per cent of nests in sporadic colonies within each class;  $B$  – percentage distribution of the number of rectangles according to nest density per 100 km<sup>2</sup>;  $C$  – distribuante of  $B$ .

Graph 34. Density of nests in  $30' \times 30'$  rectangles.  $x$  – the number of nests per rectangle;  $y$  – per cent of rectangles;  $z$  – per cent of nests;  $A$  – percentage distribution of rectangles;  $B$  – percentage distribution of nest number according to their density per rectangle.

Graph 35. Concentration of the nest number in  $30' \times 30'$  rectangles ( $\eta = 0.6466$ ).  $x$  – per cent of rectangles;  $y$  – per cent of nests.

Graph 36. Regression of the average number of sporadic colonies in relation to the nest density in  $30' \times 30'$  rectangles.  $x$  – the number of nests per rectangle;  $y$  – the number of sporadic colonies;  $z$  – scale for distribuante  $B$ ;  $A$  – curve of regression;  $B$  – distribuante of nest numbers per rectangle.

Graph 37. Percentage distributions of the number of nests in  $30' \times 30'$  rectangles according to the division into stabilized and sporadic colonies.  $x$  – the number of nests per rectangle;  $y$  – per cent of nests;  $A$  – distribution of nest numbers of sporadic colonies  $B$  – of stabilized colonies (both the distributions are calculated in relation to the total number of nests,  $n = 852261$ ).

Graph 38. Percentage distributions of  $30' \times 30'$  rectangle numbers according to the nest density.  $x$  – the number of nests per rectangle;  $y$  – per cent of rectangles;  $A$  – distribution according to the density of nests in sporadic colonies;  $B$  – distribution according to the nest density in stabilized colonies.

Graph 39. Spatial distribution of the breeding colonies of the Rook (based on 225 squares of  $11.2 \times 11.3$  km, randomly selected).  $x$  – the number of colonies per square;  $y$  – per cent of squares;  $A$  – empirical distribution;  $B$  – theoretical distribution according to Poisson probabilities;  $C$  – interpolation of curve  $A$  ( $\chi^2$  of the difference in distributions is 292 at  $df = 7$ ).

Graph 40. Distribution of the minimum (nearest) distances among the colonies.  $x$  – minimum distances in km;  $y$  – per cent of colonies;  $z$  – scale for distribuante  $B$ ;  $A$  – distribution curve;  $B$  – distribuante.

Graph 41. Distribution of average distances between the colonies.  $x$  – average distances in km;  $y$  – per cent of colonies;  $z$  – scale for distribuante  $B$ ;  $A$  – distribution curve;  $B$  – distribuante.

Graph 42. Regression of the colony size in relation to the average distances between them.  $x$  – average distances in km;  $y$  – average colony size in square.

Graph 43. The rate of point changes (differential) of colony sizes in relation to the density gradient of population (carrying capacity).  $x$  – density of breeding pairs in squares  $11.2 \times 11.3$  km;  $y$  – differential of changes of colony sizes;  $y' = 1.0485 x^{-0.2867}$ .

Graph 44. Correlation between the density (nest numbers in 225 squares of  $11.2 \times 11.3$  km randomly selected) and the size of the group (colony).  $x$  – size of group;  $y$  – the number of nests per square;  $A$  – regression of group size in relation to density;  $B$  – regression of density in relation to group size.

Graph 45. Theoretical relation of the density and individual interactions to the group size (based on 225 squares randomly selected).  $x$  – group (colony) size;  $y$  – the number of nests per  $11.2 \times 11.3$  square;  $z$  – index of interaction probability ( $z = \ln y$ );  $A$  – regression curve ( $y = 0.8663 x^{1.3032}$ );  $A'$  – derivate of  $A$  ( $dy = 1.129 x^{0.3032} dx$ ).

Graph 46. Theoretical relation of the density, and individual interaction to the group size – effect of the gradation of interaction probability on the group size.  $w$  – index of interaction intensity;  $x$  – density gradient corresponding to interaction index (the number of breeding pairs per  $11.2 \times 11.3$  km square);  $y$  – size of group (colony);  $z$  – scale for curve  $A'$ ;  $A$  – regression curve ( $y = 1.47 x^{0.7133}$ );  $A'$  – derivate  $A$  ( $dy = 1.0485 x^{-0.2867} dx$ ).

Graph 47. Correlation of the number of nests in  $30' \times 30'$  rectangles to the group (colony) size.  $x$  – the number of nests in rectangles;  $y$  – colony size;  $A$  – regression of the number of nests in relation to group size;  $B$  – regression of group size in relation to the number of nests in rectangles.

Graph 48. Relation of the group size and concentration to the population density.  $x$  – the number of nests per  $30' \times 30'$  rectangle;  $y$  – size of group (colony);  $z$  – scale for derivative function  $A'$  and  $B'$ ;  $A$  – diagram of the relation ( $y = 3.05 x^{0.477}$ );  $A'$  – diagram of derivative function of curve  $A$  ( $dy = 1.4548 x^{-0.523} dx$ );  $B$  – diagram of the degree of concentration ( $y = 24.9 x^{0.1763}$ );  $B'$  – the diagram of derivative function of curve  $B$  ( $dy = 4.3899 x^{-0.8237} dx$ ).

Graph 49. Distribution of the probabilities of the group size along the gradient of individual interactions.  $w$  – gradient of the probability of interactions;  $x$  – group size;  $y$  – per cent of the number of groups (colonies).

Graph 50. Distribution of the population potential along the gradient of individual interaction probability and population density.  $w$  – interaction index;  $x$  – corresponding gradient of density per rectangle;  $y$  – per cent of population numbers.

Graph 51. Flock structure of the Rook beyond the breeding colonies over the year (based on the materials of dr B. JABŁOŃSKI).  $x$  – flock size (the number of individuals);  $y$  – per cent of the number of flocks;  $A$  – distribution during March – September;  $B$  – distribution throughout the year.

Graph 52. Effect of the dispersion of colonies on their sizes.  $x$  – area (in  $\text{km}^2$ ) per colony;  $y$  – size of colony (the number of breeding pairs);  $z$  – scale for curve  $B$ ;  $A$  – relation of colony size to the area occupied by it ( $y = 542 x^{-0.3249}$ );  $B$  – derivative function of curve  $A$  ( $dy = 176.1 x^{-1.3249} dx$ ) indicating the rate of colony sizes reduction with the increase in their areals.

Graph 53. Effect of the dispersion of colonies on their sizes.  $x$  – areal in  $\text{km}^2$  occupied by a colony (curve  $A$ ) and degree of isolation among colonies in km (curve  $B$ );  $y$  – average size of colony in  $30' \times 30'$  rectangle;  $A$  – relation to areal of one colony ( $y = 542 x^{-0.3249}$ );  $B$  – relation to degrees of isolation among colonies ( $y = 886 x^{-0.6619}$ ).

Graph 54. Relationship between the number of colonies and population density (the number of nests in  $30' \times 30'$  rectangles) and nomograms of both the parameters calculated per  $100 \text{ km}^2$ .  $x$  – the number of nests per rectangle (curve  $A$  and  $A'$ ), the number of colonies per  $100 \text{ km}^2$  (curve  $B$ ) and the number of nests per  $100 \text{ km}^2$  (curve  $C$ );  $y$  – the number of colonies per rectangle (curve  $A$ ), the number of nests per  $100 \text{ km}^2$  ( $B$ ) and the number of colonies per  $100 \text{ km}^2$  ( $C$ );  $z$  – scale for curve  $A'$ ;  $A$  – relationship between the number of colonies and nests per rectangle ( $y = 0.03858 x^{0.8317}$ );  $A'$  – diagram of derivative function of curve  $A$  ( $dy = 0.03209 x^{-0.1683} dx$ );  $B$  – nomogram of the number of colonies per  $100 \text{ km}^2$  based on the known number of nests ( $y = 18.97 x$ );  $C$  – nomogram of the number of nests per  $100 \text{ km}^2$  based the known number of colonies ( $y = 0.055 x$ ).

Tab. 1. Results obtained from questionnaires concerning numbers and distribution



of the Rook in Poland in 1971. (1) – respondents; (2) – the number of questionnaires sent out (absolute and percentage values); (3) – the number of answers obtained; (4) – per cent of answers in relation to the number of questionnaires for particular categories of respondents; (5) – village administrators; (6) – Village People's Councils; (7) – Town and District People's Councils; (8) – People's District Councils; (9) – Forest Inspectorates; (10) – other institutions and private persons; (11) – total (average).

Tab. 2. Statistical characteristics of the size of breeding colonies of the Rook in Poland. (1) – materials from the years; (2) – the number of colonies ( $N$ ); (3) – distribution of variable  $x$ ; (4) – arithmetic mean ( $\bar{x}$ ); (5) – geometric mean ( $\tilde{x}$ ); (6) – standard deviations of arithmetic mean ( $\sigma_x$ ); (7) – distribution of variable  $\log x$ ; (8) –  $\log \tilde{x}$ ; (9) – logarithmic standard deviation of geometric mean ( $\sigma_{\log x}$ ); (10) – logarithmic average error ( $S_{\log x}$ ); (11) – modulus of lognormal distribution ( $a$ ); (12) – skeweness of lognormal distribution ( $g'$ ); (13) – coefficient of concentration ( $\eta$ ); (14) –  $t$  of difference between  $\tilde{x}_{1963}$  and  $\tilde{x}_{1971}$ .

Tab. 3. Empirical and theoretical calculations of the relative number of breeding colonies and breeding pairs of the Rook in Poland according to the data from 1971. (1) – quantitative estimate; (2) – empirical (on the basis of questionnaires); (3) – theoretical (on the basis of theoretical lognormal distribution); (4) – theoretical (from the equation:  $N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma)$ ); (5) – discrepancy in per cent (empirical data taken as 100%); (6) – breeding colonies; (7) – breeding pairs.

Tab. 4. Statistical characteristics of the sizes of sporadic and stabilized colonies (according to the material from 1971). (1) – colonies; (2) – sporadic; (3) – stabilized; (4) – the number of colonies ( $N$ ); (5) – distribution of variable  $X$ ; (6) – arithmetic mean ( $\bar{x}$ ); (7) – standard deviation ( $\sigma_x$ ); (8) – distribution of variable  $\log x$ ; (9) – geometric mean ( $\tilde{x}$ ); (10) – logarithmic value of geometric mean ( $\log \tilde{x}$ ); (11) – logarithmic standard deviation ( $\sigma_{\log x}$ ); (12) – logarithmic mean error ( $\log S_x$ ); skeweness of lognormal distribution ( $g'$ ); (14) – modulus of lognormal distribution ( $a$ ); (15) – intermodal distance ( $\delta$ ); (16) – concentration coefficient ( $\eta$ ); (17) –  $t$  of the difference between  $\bar{x}_{reg.}$  and  $\bar{x}_{spor.}$

Tab. 5. Estimate of the relative numbers of regular and sporadic colonies and the number of breeding population in 1971. (1) – breeding colonies; (2) – the number of breeding pairs in colonies; (3) – the number of colonies; (4) – stabilized; (5) – sporadic; (6) – empirical estimate; (7) – from questionnaires; (8) – per cent; (9) – theoretical estimate on the basis of; (10) – theoretical distribution; (11) – equation:  $N = \sqrt{2\pi}(y_0\sigma)$ ; (12) – average for both estimates; (13) – per cent; (14) – percentage difference between empirical and theoretical estimates.

Tab. 6. Comparison of threshold values of the Rook colony sizes ( $C_g$ ) calculated by different methods. (1) – distribution; (2) – non-logarithmic distributions; (3) – logarithmic distributions; (4) – calculation method; (5) – graphical interpolation of histogram (Graph 24); (6) – graphical differentiation (Graph 25); (7) – according to parabolic equation of the second degree (16); (8) – according to equation (26); (9) – according to equation (33); (10) – average; (11) – riveraine forests; (12) – agrocoenoses; (13) – urbi-coenoses; (14) – stabilized colonies; (15) – average.

Tab. 7. Schematic diagram of positive feed-backs of environmental internal factors and intrapopulation factors illustrating the limiting mechanisms of population occurrence (on the basis of analyzed materials and after cited papers – see page 71). (1) – Increase in dispersion of feeding biotops and deterioration of environmental trophy; (2) – Decrease in carrying capacity of environment; (3) – Increase in area of penetration for food; (4) – Increase in dispersion of breeding colonies (increase in intrapopulation isolation); (5) – Decrease in group effect (unsufficient level of interindividual co-operation); (6) – Increased reduction by predators; (7) – Increase in energy losses by adult birds; (8) – Dec-

rease in brood size, undernourishment of nestlings; (9) — increase in mortality of adult birds; (10) — Increase in brood losses, decrease in nestling mortality; (11) — Decrease in productivity of colony; (12) — Decrease in breeding colony size.

Redaktor pracy — mgr Z. Swirski

Państwowe Wydawnictwo Naukowe — Warszawa 1976

Nakład 825+90 egz. Ark. wyd. 12; druk. 9. Papier druk. sat. kl. III 80 g, Bl. Cena zł 60. —

Nr zam. 2082/75 — L-15 — Wrocławska Drukarnia Naukowa



Cena zł 60, —