

ANNA STAŃCZYKOWSKA I ALEKSANDER WASILEWSKI

Zakład Ekologii PAN
Warszawa

Przyczyny i przebieg migracji

Badania dotyczące migracji wskazują na powszechność występowania zjawisk migracyjnych wśród różnych grup zwierząt. Dużą rolę migracji, tak w życiu populacji, jak i całych biocenoz podkreślają badania ekologiczne.

Wydaje się wobec tego celowe przeanalizowanie przyczyn oraz przebiegu migracji z ekologicznego punktu widzenia. Próbę takiej analizy dotyczącej niektórych wybranych zagadnień przebiegu oraz przyczyn migracji zwierząt przeprowadzono w oparciu o prace prowadzone w Zakładzie Ekologii PAN.

Pobieżny choćby przegląd zjawisk migracyjnych wskazuje, że wiążą się one z różnymi przejawami życia populacji, czy też biocenozy. Powoduje to w konsekwencji dużą złożoność zjawisk migracyjnych, co nasuwa trudności w ich klasyfikowaniu i badaniu. Przyczyny wywołujące migrację, jak też modyfikujące jej przebieg przeanalizowano poniżej, począwszy od przyczyn wynikających z biologicznych przystosowań gatunku do migracji, poprzez migracje związane z wpływem środowiska, do migracji pod wpływem populacji i biocenozy.

Przeprowadzony podział nie wyczerpuje całości problemów związanych z migracją, obejmuje jednak zasadnicze grupy czynników odgrywających rolę w każdym jej przypadku. Biorąc pod uwagę skomplikowanie omawianych problemów powyższa klasyfikacja jest do pewnego stopnia schematyczna, jednak na podstawie konkretnych materiałów starano się podkreślić współdziałanie czynników determinujących zjawiska migracji.

I. Migracje wynikające z biologicznych przystosowań gatunku – modyfikowane działaniem środowiska

Zaliczono tu przede wszystkim przemieszczenia różnych gatunków zwierząt mające u podstaw biologiczne tendencje do migracji. Przebieg tego typu migracji związany jest zwykle z działaniem środowiska. Wiążą się one często z rozrodem, pojawem określonego stadium rozwojowego, względnie nowej generacji młodych osobników. W związku z tym mają one w wielu przypadkach wyraźnie sezonowy charakter.

Migracje związane z rozrodem stwierdzono u niektórych gatunków *Carabidae* w trakcie badań nad ich rozmieszczeniem i ruchliwością,

prowadzonych w kilku środowiskach leśnych i łąkowych na terenie rezerwatu Sieraków (G r ü m 1962). Porównując procent powracających samców i samic w ciągu dłuższego okresu (do 3 lat) wpływającego od chwili ich znakowania, wykazano istnienie kierunkowych przemieszczeń samic. Jednocześnie stwierdzono, że larwy znajdują się jedynie w niektórych częściach areału populacji i tam właśnie występują samice. Wyciągnięto wniosek, że kierunkowe migracje samic są wywołane koniecznością złożenia jaj w miejscach dogodnych dla rozwoju larw. Przypuszcza się, że opisane przemieszczenia samic były spowodowane znaczną mozaikowością środowiska, która powodowała rozdział lub niepokrywanie się nisz ekologicznych larw i imagines. Proces migracji związany z biologią gatunku może być więc w danym przypadku modyfikowany przez sytuacje środowiskowe.

U szeregu gatunków (np. stonka ziemniaczana kruszynek), obserwujemy powtarzające się z roku na rok migracje, związane z pojawem określonego stadium rozwojowego. Przyczyn tych migracji, tak jak i w cytowanym wyżej przykładzie, upatrywać należy w biologicznych adaptacjach gatunku, w wyniku których występują tendencje migracyjne. W danym przypadku interesujące jest przedstawienie modyfikującego oddziaływania czynników środowiskowych na przebieg tego procesu.

Lokalne migracje stonki ziemniaczanej (*Leptinotarsa decemlineata* Say) związane są z cyklem rozwojowym tego gatunku i spowodowane są poszukiwaniem dogodnego środowiska pokarmowego przez formy imaginalne. Charakter przelotów, to jest ich zasięg, sposób penetracji terenu, kierunek przelotów, modyfikowany jest jednak przez szereg działających aktualnie czynników środowiskowych. W badaniach nad czynnikami kształtującymi lokalne migracje stonki ziemniaczanej, przeprowadzonymi w województwie poznańskim (W. K a c z m a r e k 1955), stwierdzono wyraźne oddziaływanie na przelot stonki z zimowisk na pola ziemniaczane następujących czynników: 1) rozmieszczenie zbiorników wodnych, dookoła których stonka skupia się bezpośrednio po wylocie, 2) wybiórczość pokarmowa stonki w stosunku do danego gatunku ziemniaka, 3) kierunek wiatrów, 4) występowanie zadrzewień, pośrednio wpływających na siłę i kierunek wiatrów.

Poziome migracje kruszynka — *Trichogramma evanescens* Westw. wykazują również zależność od działania niektórych czynników środowiskowych (K o t 1960 i materiały w opracowaniu). W doświadczeniach nad rozlotem kruszynka przeprowadzonych w 1958 i 1959 roku w okolicy Łomny stwierdzono, że kruszynek najintensywniej migrował na tereny o największym nasłonecznieniu. Charakter penetracji terenu był ponadto zależny od sposobu rozmieszczenia i zagęszczenia jaj żywiciela kruszynka — *Sitotroga cerealella* Oliv.

Jesienne wędrówki pajaków, tzw. babie lato, mające zdecydowanie sezonowy charakter można również zaliczyć do kategorii migracji wynikających z biologicznych przystosowań gatunków do migrowania. Wędrówki te mogą być jednak w dużym stopniu zależne od właściwości siedliska, z którego następuje migracja. Obserwacje nad wędrówkami tego rodzaju przeprowadziła K a j a k A. (1959) na rozległych obszarach torfowisk w dorzeczu Biebrzy. Badaniami objęto łąki sztuczne i naturalne. W trakcie obserwacji stwierdzono masowe wchodzenie pajaków na wierzchołki traw, co poprzedza rozprzestrzenianie się ich drogą po-

wietrzną. Przemieszczenia te występowały jednak z reguły na łąkach sztucznych, o stosunkowo ubogiej darni, pomimo iż skład gatunkowy pajaków oraz przebieg dynamiki liczebności na obu typach łąk był podobny. Celem migracji pajaków jest w tym przypadku poszukiwanie środowisk dogodnych do zimowania.

Bardziej skomplikowany charakter mają lokalne migracje ptaków z jednych biotopów do drugich, stwierdzone w trakcie badań awifauny Puszczy Kampinoskiej (Wasilewski 1961, Pielowski i Wasilewski w opracowaniu). Zasluguje tu na podkreślenie współdziałanie szeregu czynników: tendencji młodych osobników do dyspersji po wylęgu, zmiany ustosunkowania się populacji niektórych gatunków do środowiska, polegające na przemieszczaniu się po okresie lęgowym do środowisk bardziej atrakcyjnych pod względem troficznym, wreszcie zmiany zasobności pokarmowej środowisk w ciągu roku. Migracje te mają z reguły sezonowy charakter i następują po okresie lęgu, kiedy rozmieszczenie poszczególnych gatunków jest stosunkowo stabilne. Zaobserwowane przesunięcia części populacji z jednych środowisk do drugich w czasie dwuletnich obserwacji powtórzyły się u szeregu gatunków w tym samym okresie i nastąpiły do środowisk określonego typu.

Sytuację taką zaobserwowano u *Phylloscopus sibilatrix* Bechst., *Anthus trivialis* L., *Emberiza citrinella* L., *Muscicapa striata* (Pall.), *Carduelis spinus* L. Tak np. *Phylloscopus sibilatrix* w okresie lęgowym reprezentowana licznie w lasach mieszanych z końcem okresu lęgowego zmienia charakter występowania. Liczebność tego gatunku spada znacznie w lasach mieszanych, wzrasta natomiast w borach sosnowych, gdzie gatunek ten notowany był poprzednio mniej licznie. W populacji *Fringilla coelebs* L. występującej w okresie lęgowym w lesie, zaobserwowano z końcem tego okresu przemieszczenie się na styk lasu i środowisk polnych (Pinowski 1954). *Carduelis spinus*, zamieszkujący w okresie lęgowym lasy mieszane i bory sosnowe, w jesieni i w zimie spotykany jest niemal wyłącznie w olsach.

U innych gatunków, np. *Turdus ericetorum* Turt., *T. merula* L., *Coccothraustes coccothraustes* L., przemieszczenia z jednych biotopów do drugich nie wykazują takiej regularności i są prawdopodobnie spowodowane przede wszystkim obecnością określonego rodzaju pokarmu w danym środowisku.

Interesującym przykładem modyfikowania lokalnych migracji przez czynniki środowiskowe są przemieszczenia komarów w cyklu dobowym. Od lipca do września 1952 roku zbierano materiały dotyczące wieczornego nalatywania komarów z terenów bagiennych Puszczy Kampinoskiej na bezleśne tereny przyległe (Dąbrowska-Prot 1960a, 1960b). Zjawisko to związane jest bezpośrednio z cyklem aktywności dobowej komarów spowodowanym dobowymi zmianami mikroklimatycznymi środowiska. W wyniku wieczornego nalatywania, część populacji pozostaje w nowym środowisku, utrzymując się w ciągu dnia w obrębie zadrzewień. Zasięg nalotów jest z jednej strony uzależniony odległością od miejsca wylęgu w Puszczy, a z drugiej charakterem środowiska, na który następuje nalot. Zasięg nalotów spada przy końcu sezonu.

II. Migracje pod przeważającym wpływem środowiska

W przeciwieństwie do cytowanych przykładów, gdzie środowisko spełniało w mniejszym lub większym stopniu rolę czynnika modyfikującego migrację, w przytoczonych w tym rozdziale przypadkach odgrywa ono rolę dominującą.

Tak np. o rozprzestrzenianiu się *Tabanidae* decydują zasadniczo dwa czynniki — obecność wody i pokarmu (Trojan 1958). W okresach suszy *Tabanidae* występują wyspowo, przy zbiornikach wodnych. Po wystąpieniu opadów populacja nie tylko rozprzestrzenia się po całym badanym terenie, ale także zmieniają się całkowicie obszary największego jej zagęszczenia (na łąkach i duktach leśnych, gdzie najłatwiej o znalezienie pokarmu).

Pod wpływem określonych zmian temperatury (obniżenie temperatury wody) zachodzą sezonowe wędrówki żyworódek — *Viviparus fasciatus* Müll. (Stańczykowska 1960). Badając rozmieszczenie tego gatunku na łasze wiślanej Konfederatka pod Wyszogrodem stwierdzono, że w jesieni przy obniżaniu się temperatury wody żyworódki schodzą ze strefy przybrzeżnej w głąb zbiornika (pomimo poprzedzającego to zjawisko spadku ruchliwości zwierząt). Na wiosnę przy podnoszeniu się temperatury obserwowano ponowną migrację całej populacji w kierunku brzegu. Zjawisko to obserwowano także w innych zbiornikach wodnych.

Podobny charakter mają również migracje *Dreissensia polymorpha* Pall. na terenie jezior mazurskich (Stańczykowska — materiały w opracowaniu). Część populacji zasiedlająca płytki litoral, składająca się przeważnie z osobników młodych (80%), wędruje jesienią w głąb zbiornika. Na wiosnę pewna ich część zajmuje ponownie strefę przybrzeżną. Pozostałe utrzymują się w koloniach położonych głębiej, prawdopodobnie przez cały rok na tej samej głębokości. Migracja dotyczy tu tylko części populacji.

Wyraźny wpływ czynników środowiskowych na migrację zaznacza się w przypadku gwałtownych zmian środowiska, mających czasem charakter katastroficzny.

Klasyczny przykład stanowią migracje związane z powodziowym podnoszeniem się poziomu wody w zbiornikach. Obserwacje takie prowadzono na *Viviparus fasciatus* w czasie powodzi na łasze Konfederatka (Stańczykowska 1960). W miarę podnoszenia się poziomu wody żyworódki przemieszczały się w kierunku brzegu, tak że utrzymywały się na tej samej głębokości. Dalsze podnoszenie się poziomu wody i wkroczenie jej na ląd spowodowało jednak migrację w odwrotnym kierunku tj. w głąb zbiornika, podobną jak w warunkach jesiennych. Równocześnie, czego nie obserwowano w okresie migracji jesiennej, część populacji przemieszczała się na liście i łodygi grążela. Po powodzi wszystkie żyworódki migrowały z powrotem do środowisk typowych dla nich w danym okresie.

Podnoszenie się poziomu wody na łasze Konfederatka wpływało podobnie na niektóre gatunki *Tendipedidae* (Kajak Z. 1958). W czasie powodzi migrowały one z przybrzeżnej części zbiornika do centralnej — głębszej. Nie występowało tu bierne przenoszenie *Tendipedidae* z ruchami wody, ale ich aktywne przemieszczanie.

W trakcie badań nad dynamiką drobnych gryzoni w Puszczy Kampinoskiej stwierdzono, że podnoszenie się poziomu wód gruntowych w czasie wiosennych roztopów powoduje wzmożoną migracyjność populacji tych zwierząt (Andrzejewski — materiały w opracowaniu).

Jako przykład migracji spowodowanej przez sztuczne zmiany środowiska przytoczyć można migrację biegaczowatych *Carabidae* (Kabacik — materiały w opracowaniu) wywołaną przez opylanie pola ziemniaczanego Tritoxem. Po 24 godzinach od chwili przeprowadzenia zabiegu obserwowano gwałtowny wzrost liczebności *Carabidae* na uprawie przylegającej bezpośrednio do opylanego pola ziemniaków oraz jednoczesny spadek ich liczebności na obszarze poddanym opylaniu.

III. Migracje pod wpływem populacji i biocenozy

Szczególnie złożony charakter mają migracje zachodzące pod wpływem populacji lub biocenozy: tak z punktu widzenia przyczyn je wywołujących, jak też ich przebiegu. Migracje takie są determinowane przez zespół czynników środowiskowych lub populacyjnych i biocenotycznych. Podajemy przykłady, w których te ostatnie odgrywają rolę dominującą, bądź jako przyczyny wywołujące migrację, bądź też modyfikujące jej przebieg.

1. Migracje powodowane wpływem zagęszczenia, struktury wiekowej i przestrzennej populacji

W 1956 i 1957 r. na terenie rezerwatu Sieraków w Puszczy Kampinoskiej analizowano rozmieszczenie oraz dynamikę liczebności ptaków w zespole środowisk typowych dla rezerwatu (Wasilewski 1961). U szeregu gatunków stwierdzono w okresie polegowym poszerzenie zakresu zajmowanych środowisk wskutek lokalnych migracji części populacji tych gatunków do środowisk dotąd nie zajmowanych, względnie zajmowanych nielicznie. U niektórych gatunków migracje te mają wyraźny związek z zagęszczeniem populacji.

U *Sylvia atricapilla* L., *Phylloscopus collobita* Vieill., *Hippolais icterina* Vieill., *Parus cristatus* L., *Regulus regulus* L., *Turdus merula* L., *T. viscivorus* L., *T. ericetorum* Turt., *Erithacus rubecula* L. zbadano zależności pomiędzy zagęszczeniem populacji w optymalnych biotopach a ogólną liczbą zajmowanych aktualnie środowisk. Stwierdzono, że zależność ta jest wprost proporcjonalna, co wskazuje na oddziaływanie zagęszczenia populacji przy powstawaniu lokalnych migracji.

W 1960, 1961 i 1962 r. na terenie Dziekanowa Leśnego przeprowadzono badania nad zjawiskiem dyspersji u mazurka *Passer montanus* L. (Pinowski — materiały w opracowaniu). Dyspersja dotyczyła przede wszystkim osobników młodych. Stopień migracyjności ptaków młodych nie był jednak stały i zależał od zagęszczenia populacji w kolonii. Okazało się, że w okresie jesiennej aktywności płciowej wzrost walk o miejsce gniazdowania w połączeniu z dużym zagęszczeniem populacji zmusza osobniki młode, zwłaszcza z późniejszych lęgów, do porzucenia miejsc wylęgu i do migracji. Wskutek dużej śmiertelności w zimie stan populacji mazurków na początku okresu lęgowego zmniejsza się, w porów-

naniu z jesiennym szczytem liczebności, do połowy. Przy tak stosunkowo niskim stanie liczebności pozostaje nadmiar wolnych skrzynek lęgowych. W tym czasie nie obserwuje się walk tak charakterystycznych dla jesiennego okresu aktywności płciowej, a migracyjność młodych osobników jest wyraźnie mniejsza, niż ptaków z późniejszych lęgów. Tak np. w zimie, spośród młodych mazurków zaobrączkowanych (w skrzynkach) w pierwszej połowie okresu lęgowego schwytano 10,2%, natomiast ptaków z późniejszych lęgów zaledwie 0,8%. Część młodych mazurków migruje niezależnie od zagęszczenia populacji w kolonii, jednak intensywność tego procesu oraz liczba migrujących młodych osobników są wyraźnie modyfikowane przez zagęszczenie populacji.

W koloniach mszyc ziemniaczanych *Aphis nasturtii* Kalt. i *A. frangulae* Kalt. w okresie letniego żerowania na uprawach stwierdzono pewną liczbę form uskrzydłych wyemigrowujących z kolonii. Migranty te porażają nowe rośliny w tej samej uprawie bądź też nowe uprawy ziemniaków. Tym samym liczebność form uskrzydłych może być traktowana jako wskaźnik migracyjności mszyc danej kolonii. Gałęcka (materiały w opracowaniu) stwierdziła, że proces wytwarzania form uskrzydłych jest wyraźnie stymulowany przez stan liczebny populacji. Liczebność migrantów jest najwyższa w okresie maksimum liczebności mszyc na danej uprawie. Jeżeli maksimum liczebności całej populacji przesuwa się w czasie, przesuwa się również maksimum liczebności form migrujących. Uskrzydłone formy migrujące powstają również częściej w koloniach o większej liczebności.

Interesujący przypadek stanowi migracja *Succinea putris* L. zaobserwowana podczas badań prowadzonych nad tym gatunkiem w Powsinie i w rezerwacie Sierakowskim w Dziekanowie Leśnym (Andrzejewska 1958). Migracja nastąpiła jedynie na stanowisku w Powsinie, co wyklucza jej bezpośredni związek z cyklem życiowym ślimaków. Stan liczebności *S. putris* na łące w Powsinie był dużo wyższy niż w Dziekanowie Leśnym, wydaje się jednak, że przegęszczenie nie było bezpośrednią przyczyną migracji; po skoszeniu łąki warunki bytowania ślimaków pogorszyły się bowiem znacznie, a dalsza migracja nie następowała. Migracji nie mogły również spowodować niewłaściwe warunki środowiska, ponieważ odbywała się ona wyraźnie w kierunku terenu niekorzystnego dla gatunku. Migracja dotyczyła głównie osobników dojrzałych. Przedstawiony przypadek migracji spowodowany został prawdopodobnie zaistnieniem swoistych stosunków wewnątrzpopulacyjnych. W liczniejszej i sądząc po wielkości ślimaków, znajdującej się w lepszej kondycji fizjologicznej populacji (w porównaniu z populacją w Dziekanowie) stosunki te wywoływały tendencję migracyjną u określonej grupy osobników.

Wpływ zagęszczenia populacji na migracyjność zwierząt badano również eksperymentalnie, zarówno w terenie jak i w warunkach laboratoryjnych.

W szeregu doświadczeń analizowano wpływ zagęszczenia na wędrówki wołka zbożowego — *Calandra granaria* L. (Sandner 1959). W tej samej ilości pokarmu i w tych samych warunkach środowiskowych umieszczano różne ilości wołka (20, 40, 80, 120, 240 osobników). Zagęszczenie 40 osobników dało maksymalny wskaźnik płodności, który spadał zarówno przy mniejszym jak i większym zagęszczeniu. Okazało się jednocześnie, że przy zagęszczeniu tym chrząszcze wykazywały naj-

mniej ruchliwość. Większość osobników pokolenia wyjściowego znaleziono w warstwie pszenicy, w której je poprzednio umieszczono, tam też zostało znalezione najwięcej jaj.

Eksperymenty terenowe dla zbadania wpływu zagęszczenia na migracyjność zwierząt przeprowadzono na ślimakach (S t a ń c z y k o w s k a 1959 i materiały w opracowaniu). Na obszarze łąchy Konfederatka zagęszczano sztucznie populację żyworódki stosując kilka wariantów liczebności w miejscach, gdzie: 1) żyworódki występowały licznie, 2) teren był zajęty przez pojedyncze osobniki, 3) na obszarach, gdzie *V. fasciatus* nie występował. We wszystkich przypadkach sztucznie stworzone skupienia nie utrzymywały się. W ciągu kilku godzin, maksymalnie w ciągu doby, liczebność żyworódek w sztucznie utworzonych zagęszczeniach powracała do stanu wyjściowego, poprzedzającego doświadczenie. W kilku wypadkach stworzone sztucznie zagęszczenia otaczano siatką drucianą uniemożliwiającą migrację. Po dwóch tygodniach siatkę usuwano. We wszystkich wypadkach ślimaki migrowały. Wskazuje to na istnienie właściwej dla danego typu siedliska struktury przestrzennej populacji, której naruszenie zmusza ślimaki do migracji. Przypuszczenie to potwierdza fakt, że samorzutnie utworzone skupienia żyworódek na sztucznie wprowadzonych do środowiska elementach tj. palikach utrzymywały się przez dłuższy czas.

W przytoczonych przykładach demonstrowaliśmy wpływ na migrację: zagęszczenia, struktury wiekowej lub przestrzennej populacji. Podkreślono stopień oddziaływania określonych struktur populacyjnych względnie czynników środowiskowych w determinowaniu tego zjawiska.

Przykład cytowany niżej stanowi próbę pokazania migracyjności zwierząt na tle współdziałającego układu, zarówno czynników środowiskowych, jak i populacyjnych. Omówione badania przeprowadzono na nutriach hodowanych systemem półwolnym w warunkach zbliżonych do naturalnych, na fermie w Wyszoborzu. (Ryszkowski — materiały w opracowaniu).

Populację nutrii charakteryzuje szereg właściwości: brak grup socjalnych, brak terytorializmu, obrona gniazd przez poszczególne osobniki, na ogół antagonistyczne reakcje (walki) przy spotkaniach między osobnikami. Oddziaływanie na siebie poszczególnych struktur populacyjnych, jak również szereg procesów regulujących, uwarunkowane jest stopniem kontaktowania się osobników. Analizując wpływ na migracyjność różnych elementów środowiska i struktury populacji stwierdzono, że migracyjność nutrii zależy od: konfiguracji terenu, zmian poziomu wody, charakteru roślinności.

Skupianie się nutrii w atrakcyjnych partiach terenu powoduje wzmożone kontaktowanie się osobników, wzrost liczby walk i w rezultacie zwiększoną migracyjność. Podnoszenie się poziomu wody na badanym terenie wywołuje bezpośredni wzrost migracyjności. Występowanie niskiej roślinności, przy jednoczesnym braku wody, wpływa na ujednoczenie cykli aktywności dobowej różnych grup zwierząt, w konsekwencji prawdopodobnie na wzrost kontaktów i zwiększenie migracyjności. Wysoka roślinność w połączeniu z głęboką wodą wpływa na zróżnicowanie cyklu dobowego nutrii, zmniejszone nasilenie kontaktów i spadek migracyjności.

Ze strony populacji migracyjność uzależniona jest od struktury wiekowej, płciowej i przestrzennej oraz od zagęszczenia. Zależność od

struktury wiekowej i płciowej populacji wyraża się większą migracyjnością osobników starszych i dojrzałych samców. Przy badaniu struktury przestrzennej stwierdzono, że nutrie względnie osiadłe nie dopuszczają do osiedlenia się nutrii o zwiększonej ruchliwości. Jednocześnie wypuszczenie na danym terenie większej liczby nutrii powoduje wzrost ruchliwości nutrii osiadłych. Migracyjność nutrii zależy też od zagęszczenia populacji na danym terenie. Na obszarach o małym zagęszczeniu nutrii, tereny ich penetracji pokrywają się w większym stopniu niż na obszarach o większym zagęszczeniu, ponieważ z jednej strony dochodzi do takiego podziału terenu, że natężenie kontaktów między nutriami zmniejsza się, a z drugiej następuje przechodzenie zwierząt do innych miejsc.

W konsekwencji migracyjność nutrii uzależniona jest zarówno od bezpośrednich, jak i pośrednich wpływów środowiska oraz od zagęszczenia, struktury wiekowej, płciowej i przestrzennej populacji. Modyfikowana przez każdy z wyżej wymienionych elementów sama przez się również wpływa na ich układ. Kontaktowanie się osobników scala niejako wzajemne oddziaływanie poszczególnych struktur populacyjnych na tle środowiska.

2. Migracja pod wpływem oddziaływań biocenotycznych

Charakterystycznym przypadkiem migracji pod wpływem oddziaływań biocenotycznych jest migracja wywołana konkurencyjnym oddziaływaniem powiązanego ze sobą układu gatunków.

Przykładu takiej migracji dostarczyły badania nad rozmieszczeniem mięczaków na łasze Konfederatka (Stańczykowska 1963). W strefie przybrzeżnej łachy tworzyły się w lecie wyraźnie wykształcone skupienia żyworódki paskowanej. Na wiosnę strefa ta zasiedlona była dość równomiernie, ale labilnie przez różne gatunki mięczaków. Latem w czasie gromadzenia się żyworódek w skupienia obserwowano migrację niektórych gatunków mięczaków poza obręb wytworzonych skupień. W miarę kształtowania się skupień ilości osobników innych gatunków mięczaków stopniowo malały, zwiększając się równocześnie na terenach przyległych. Migracja ta obejmowała tylko niektóre gatunki mięczaków. Jak stwierdzono, należały tu wszystkie formy duże (zbliżone wielkością do *V. fasciatus*): *Anodonta* sp. *Unio* sp. *Dreissensia polymorpha* Pall., *Corretus corneus* (L.), *Limnaea stagnalis* (L.), *Radix auricularia* (L.), *R. ovata* Drapar. Szczegółowa analiza wykazała, że zmiany liczebności tych gatunków nie były jednakowe na całym terenie skupienia. W jego centrum, charakteryzującym się największym zagęszczeniem żyworódek, ilości osobników tych gatunków były najmniejsze, a zwiększały się stopniowo ku granicom skupienia. Mniejsze gatunki mięczaków występowały przez cały czas w takich samych mniej więcej ilościach na terenie skupień i poza nimi. W jesieni w czasie stopniowej likwidacji skupień obserwowano ponowne dość równomierne zasiedlanie tego terenu przez wszystkie gatunki.

* * *

Na podstawie przedstawionych materiałów przedyskutowano wpływ, jaki wywierają na migrację zasadnicze grupy czynników: adaptacyjne tendencje gatunku do migracji, czynniki środowiskowe, populacyjne i biocenotyczne.

W różnych sytuacjach ekologicznych mogą one powodować powstanie migracji, bądź też modyfikować ich przebieg. Wykazano, że proces migracji jest zjawiskiem złożonym. Pomimo, iż w przytoczonych przykładach można było wskazać na wyraźny wpływ określonej kategorii oddziaływań na migrację, tym niemniej jest ona wynikiem współdziałania zarówno czynników środowiskowych, jak populacyjnych i biocenotycznych. Będąc rezultatem działania złożonego układu warunków środowiska, czynników populacyjnych i biocenotycznych, migracja sama oddziałuje na układ.

PIŚMIENNICTWO

1. Andrzejewska, L. 1958 — Przypadek masowej migracji *Succinea putris* L. — Ekol. Pol. B, 4: 63—66.
2. Dąbrowska-Prot, E. 1960a — Uwagi o rozmieszczeniu przestrzennym komarów w środowisku zagospodarowanym przez człowieka — Ekol. Pol. A, 8: 261—279.
3. Dąbrowska-Prot, E. 1960b — Remarks on the special distribution of mosquitoes in an environments cultivated by man — Bull. Acad. Pol. Sci. cl. 2, 8: 297—300.
4. Grüm, L. 1962 — Horizontal distribution of larvae and imagines of some species of *Carabidae* — Ekol. Pol. A, 10: 73—84.
5. Kaczmarek, W. 1955 — W sprawie czynników kształtujących lokalne migracje stonki ziemniaczanej *Leptinotarsa decemlineata* Say — Ekol. Pol. A, 3: 65—83.
6. Kajak, A. 1959 — Uwagi w sprawie jesiennych wędrówek pajaków — Ekol. Pol. B, 5: 331—338.
7. Kajak, Z. 1958 — Próba interpretacji dynamiki liczebności *Tendipedidae* bentosowych w wybranym środowisku Łachy Konfederatka — Ekol. Pol. A, 6: 205—291.
8. Kot, J. 1960 — Rozlot kruszynka — *Trichogramma evanescens* Westw. — Pol. Pismo ent. B, 4 (1—2): 23—30.
9. Pinowski, J. 1954 — Wpływ obszarów zadrzewionych na avifaunę terenów otwartych i związane z tym zagadnienia adaptacji populacyjnych — Ekol. Pol. A, 2: 379—446.
10. Sandner, H. 1959 — Dalsze badania nad rolą i charakterem zagęszczenia populacji u wołka zbożowego (*Calandra granaria* L.) — Ekol. Pol. B, 5: 261—265.
11. Stańczykowska, A. 1959 — Rozmieszczenie i dynamika liczebności żyworódki paskowanej *Viviparus fasciatus* Müll. na terenie łachy Konfederatka — Ekol. Pol. B, 5: 55—60.
12. Stańczykowska, A. 1960 — Obserwacje nad skupieniami *Viviparus fasciatus* Müll. na terenie łachy wiślanej Konfederatka — Ekol. Pol. A, 8: 21—48.
13. Stańczykowska, A. 1963 — The appearance of *Viviparus fasciatus* Müll. aggregations as the cause of migration of others mollusk species — Bull. Acad. Pol. Sci. cl. 2, 11: 129—132.
14. Trojan, P. 1958 — The ecological niches of certain species of horse-flies (*Diptera, Tabanidae*) in the Kampinos forest near Warsaw — Ekol. Pol. A, 6: 53—129.
15. Wasilewski, A. 1961 — Certain aspects of the habitat selection of birds — Ekol. Pol. A, 9: 111—137.

CAUSES AND PROCESS OF MIGRATION

S u m m a r y

Using the studies made in the Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences, as a basis, certain selected problems of the origin and course taken by migrations of animals were discussed from the ecological standpoint. The examples referred to in the text were obtained from research on different groups of animals — insects, spiders, molluscs, birds and mammals.

Analysis was made of the influence exerted on the origin and course of migration by three basic groups of factors: 1) biological adaptation of the species which promote the migrational tendencies of individuals, 2) abiotic habitat, 3) population and biocenosis.

Replacing of different species of animals, founded in the biological tendencies of the species to migration, is usually connected with reproduction (search for suitable places for breeding), the appearance of a particular stage of development (replacing of part of the population in the search for a habitat proper to the given stage of development, for food or for their hosts), or of a new generation of young individuals, e.g. in the case of birds. The course taken by this type of migration, that is, its intensivity, range, duration, is often modified by the influence of the habitat.

The influence of the second group, including the action of habitat factors on migration, was analysed by considering the migrations of animals taking place under the predominating influence of the habitat, such as changes in temperature, humidity etc. Migrations were also discussed which occur as the result of violent changes of a catastrophic character in the habitat, such as, for instance, variations in the water level in bodies of water as the result of floods. The replacing of animals caused by artificial poisoning of the habitat is given as a very particular case of this category of migrations.

When considering the influence exerted on migration by the third group of factors — population and biocenosis, reference is made to cases of migration taking place under the predominating influence of population or biocenosis, or both these factors jointly, in relation to the habitat.

From the population aspect analysis was made of the effect on migration of animals of the age, sex and space structure of the population and the effect of crowding. Experimental works were also taken into consideration here, especially those concerned with the effect of crowding on migration, made both under natural and under laboratory conditions.

The migration caused by competitive action of species in an interconnected system, with similar ecological niches, is given as a characteristic case of migration under the influence of biocenotic action.

The groups of factors discussed above (biological adaptation of the species determining the creation of migrational tendencies, abiotic habitat, population and biocenosis) may in some cases constitute a cause or a stimulus to the formation of migration, and in others modify its course. Despite the fact that in certain cases the dominating effect of the given group of factors may be pointed to as determining migration, this latter is as a rule a complex phenomenon, affected by the influence as a whole of the adaptation of the species, habitat, population and biocenosis. Migration affected by the co-acting system of the above groups of factors reacts in turn during the migration process on this system.