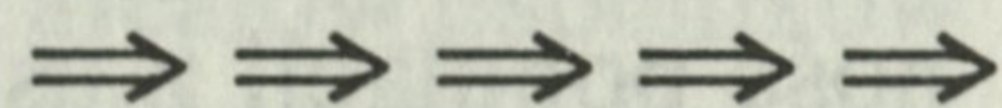
**DYSKUSJA****„Terytorializm nornicy rudej. . . ” (dyskusja)**

Redakcja: Poniżej zamieszczamy cztery wypowiedzi dyskusyjne na marginesie artykułu Gabrieli Bujalskiej „Terytorializm nornicy rudej – geneza i niektóre konsekwencje”, opublikowanego w poprzednim zeszycie „Wiadomości” (Wiad. Ekol. 38, 1: 3–11, 1992). Tę krótką dyskusję zamyka wypowiedź Autorki, w której ustosunkowuje się do poruszonych w niej problemów.

Joanna Gliwicz (Warszawa): Terytorializm samic – cecha gatunku czy jedna z form plastycznego behawioru? W polemice z Gabrysią Bujalską chcę przedstawić odmienny punkt widzenia na dwie sprawy, dyskutując każdą z nich po kolei. Pierwsza – to kwestia regulacji liczebności w populacjach gryzoni z terytorialnymi samicami; druga – to pogląd na organizację przestrzenną gryzoni.

Regulacja liczebności. W pierwszej części swojego artykułu Autorka poddaje krytyce paradygmat zależności od zagęszczenia, według którego wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji jej śmiertelność wzrasta i/lub rozrodczość maleje, co prowadzi do stabilizacji liczebności. Krytyka dotyczy małej uniwersalności tego paradygmatu, którego nie można stosować do populacji organizmów, w których zmiany liczebności całej populacji zależą jedynie od niewielkiej frakcji osobników, a nie od liczby wszystkich osobników. Takim organizmem jest, według Autorki, gryzoń – nornica ruda – w populacji którego występuje stała (ustabilizowana) liczba zdolnych do rozrodu samic, nie zmieniająca się w zależności od zagęszczenia populacji. Samice te (jeśli dobrze rozumiem nie wypowiedzianą do końca myśl Autorki) decydują o poziomie rozrodczości, a więc rozrodczość tej populacji nie jest zależna od zagęszczenia.

Rzeczywiście, na początku lat siedemdziesiątych Gabrysia Bujalska jako pierwsza zwróciła uwagę na zjawisko stabilizacji liczby zdolnych do rozrodu samic w populacji gryzoni i bardzo elegancko wyjaśniła to zjawisko na gruncie terytorialnego zachowania dojrzałych samic (Bujalska 1970, 1973), czym zapewniła sobie trwałe miejsce w światowej literaturze przedmiotu. Odkrycie to nie stanowi jednak podstawy do podważania zależności procesów demograficznych od zagęszczenia populacji nornicy, bo po pierwsze – o poziomie rekrutacji młodych do populacji decyduje nie tylko liczba potencjalnych matek, ale także częstość wydawania przez nie na świat miotów i wielkość tych miotów (a te parametry mogą być bardzo czułe na całkowite zagęszczenie populacji – patrz niżej); po drugie – należałoby wykazać, że śmiertelność populacji, a zwłaszcza śmiertelność młodzieży, nie zależy od zagęsz-

czenia. Jej poziom może nie wpływać na przyszłą liczbę samic–matek (poza skrajnymi przypadkami niedoboru samic), ale niewątpliwie ma wpływ na ogólną liczebność populacji.

Najprostsza hipoteza postulująca zależną od zagęszczenia rozrodczość i śmiertelność populacji z ustabilizowaną (na skutek zachowań terytorialnych) liczbą rozradzających się samic byłaby następująca. Jeśli terytoria dojrzałych samic rozłożone są równomiernie w całej dogodnej i dostępnej przestrzeni zamieszkiwanej przez populację (model plastra miodu – *Bujalska i Grüm 1989*), to areały wszystkich pozostałych osobników (nieodjrzałej młodzieży i dojrzałych samców) nakładają się na terytoria samic–matek cieńszą lub grubszą warstwą, w zależności od zagęszczenia populacji. Dla bilansu energetycznego ciężarnej i karmiącej samicy, a także zapewne dla funkcjonowania jej układu nerwowego i dokrewnego, nie jest obojętne, czy dzieli swe terytorium z dwoma czy z siedmioma innymi osobnikami (takie liczby wynikają z prostej kalkulacji opartej na ekstremalnych liczebnościach populacji zamieszczonych na rys. 1 omawianego artykułu). To z kolei powinno wpływać na ilość i jakość (a więc przeżywalność) jej potomstwa.

Dopóki taka lub podobna hipoteza nie zostanie sfalsyfikowana, nie na podstawie negowania zależności procesów demograficznych od zagęszczenia w populacjach gryzoni z terytorialnymi samicami.

Organizacja przestrzenna. Cały powyższy wywód i zaproponowana hipoteza są ważne jedynie przy założeniu, że dojrzałe samice nornicy rudej są rzeczywiście terytorialne i że utrzymywanie terytorium rozrodczego jest trwałą cechą behawioru samic tego gatunku. Jak stwierdzili kolejni badacze idący tropem odkrycia Gabrysi, zachowanie terytorialne wykazują samice wszystkich gatunków nornic (przeгляд u *Bujalskiej 1985*) i niektórych gatunków norników (np. *Madison 1980*), podczas gdy u innych norników areały dojrzałych samic nakładają się na siebie (przeгляд u *Ostfelda 1985* i u *Cockburna 1988*), nie prowadząc do stabilizacji liczby dojrzałych samic.

Na tym etapie wiedzy i jej uogólnienia zarysowała się interesująca dychotomia organizacji przestrzennej samic gryzoni, dzieląca nawet blisko spokrewnione gatunki, której pochodzenie i ewolucję zgrabnie wyjaśniła hipoteza *Ostfelda (1985)*.

Cóż z tego, kiedy twórczyni koncepcji terytorializmu samic sama się teraz od niej odwraca. Zupełnie bowiem czym innym jest terytorium, jeśli definiujemy je (klasycznie) jako broniony areał osobniczy (na którym osobnik zaspokaja wszystkie swoje potrzeby życiowe), a czym innym, gdy ograniczymy je do najbliższej okolicy gniazda z młodymi. Intruzów w pobliżu gniazda nie znosi zapewne żadna samica, ani ta, która według wcześniejszej koncepcji miała mieć terytorium rozrodcze, ani ta współużytkująca znaczną część areału z innymi dorosłymi samicami. Czyżby więc terytorializm, dwa typy organizacji przestrzennej i rygorystyczne ograniczenie liczby rozradzających się samic terytorialnych były tylko złudzeniem?

Odpowiedzi na to pytanie należy szukać w analizie faktów empirycznych. Nie zawsze są one jednoznaczne, bowiem uzyskiwano je często mało doskonałą (dla oceny areału) metodą połowów.

W swojej wcześniejszej pracy (Bujalska i Grüm l.c.) Autorka podaje, że areał dojrzałej samicy wynosi ok. 900 m² (i jest bliski wielkości areałów osobników niedojrzałych), a areały dorosłych sasiadek mają ok. 6% wspólnej powierzchni i są rozmieszczone równomiernie. Czyż można wyobrazić sobie bardziej doskonały empiryczny obraz teoretycznej koncepcji terytorium? Podobne wyniki badań telemetrycznych i pułapkowych, wskazujące na rozłączność przestrzenną tej kategorii osobników, uzyskali też inni badacze cytowani już w artykule i w tej wypowiedzi. Nie można więc przypuszczać, że stwierdzony terytorializm samic jest efektem zbiorowej sugestii, lecz należy uznać go za realnie istniejące zjawisko, choć mniej trwałe, niż nam się pierwotnie zdawało.

Jak wykazują bowiem stale gromadzone nowe dane empiryczne, im dokładniej i im szerzej (w odniesieniu do różnych sezonów, różnych stref geograficznych i różnej zasobności pokarmowej środowisk) przyglądano się rozłożeniu areałów samic, tym większą stwierdzano zmienność, zarówno sezonową jak i interpopulacyjną, u tych samych gatunków. I tak u nornika *Microtus pennsylvanicus*, który dotychczas uważany był za gatunek z terytorialnymi samicami, Madison i McShea (1987) stwierdzili, że tylko przez pewną część sezonu rozrodczego są one terytorialne, a w innych miesiącach tego sezonu ich areały się na siebie nakładają. Podobne obserwacje poczynili Lambin i Krebs (1991) w populacji *M. townsendii* i ja w populacji *M. oeconomus* (dane nie publ.).

Tak więc jako alternatywa hipotezy o utrwalonym ewolucyjnie, charakterystycznym dla gatunku behawiorze przestrzennym dojrzałych samic pojawiła się nie do końca jeszcze sprecyzowana hipoteza o plastycznym zachowaniu przestrzennym osobników, będącym reakcją na warunki panujące w miejscu i czasie, w którym przyszło im żyć.

Tą właśnie hipotezą można tłumaczyć różnicę pomiędzy poprzednimi a nowymi wynikami Gabrysi (ten artykuł), według których areały dojrzałych samic nornicy rudej znacznie na siebie zachodzą. Do wyłącznego użytku samicy pozostaje jedynie powierzchnia ok. 150 m², na której nie jest ona w stanie wykarmić siebie i swoich dzieci.

Nie można natomiast przejść do porządku nad poważnymi konsekwencjami teoretycznymi, jakie niesie przyjęcie jednego lub drugiego modelu przestrzennej organizacji populacji, jak to uczyniła Autorka, zmieniając dowolnie definicję terytorializmu (patrz też Ostfeld 1991 w polemice z Bujalską 1991). Te konsekwencje to m.in. konieczność przyjrzenia się na nowo procesom regulacyjnym w populacji nornicy rudej, bowiem wraz ze zniknięciem trwałego behawioru terytorialnego samic znika również przyczyna istnienia ustabilizowanej liczby rozradzających się samic.

- Bujalska G. 1970 – Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – Acta Theriol. 15: 381–413.
- Bujalska G. 1973 – The role of spacing behaviour among females in the regulation of the reproduction in the bank vole – J. Reprod. Fertil. Suppl. 19: 463–472.
- Bujalska G. 1985 – Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* – Ann. Zool. Fenn. 22: 331–342.
- Bujalska G. 1991 – The ecology of territoriality in bank voles – TREE, 6: 300–301.
- Bujalska G., Grüm L. 1989 – Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model – Oecologia (Berl.), 80: 70–81.
- Cockburn A. 1988 – Social behaviour in fluctuating populations – Croom Helm, London, New York, Sydney.
- Lambin X., Krebs Ch. 1991 – Can changes in female relatedness influence microtine population dynamics? – Oikos, 61: 126–133.
- Madison D. M. 1980 – Space use and social structure in meadow voles, *Microtus pennsylvanicus* – Behav. Ecol. Sociobiol. 7: 65–71.
- Madison D. M., McShea W. J. 1987 – Seasonal changes in reproductive tolerance, spacing, and social organization of meadow voles: a microtine model – Am. Zool. 27: 899–908.
- Ostfeld R. S. 1985 – Limiting resources and territoriality in microtine rodents – Am. Nat. 126: 1–15.
- Ostfeld R. S. 1991 – Reply from R. Ostfeld – TREE, 6: 301–301.

Leszek Grüm (Dziekanów Leśny): Terytorializm: wątpliwości co do genezy.
G. Bujalska w artykule „Terytorializm nornicy rudej – geneza i niektóre konsekwencje” rozważa dwa aspekty zjawiska zwanego terytorializmem: motywacje zachowań terytorialnych u tego gatunku i konsekwencje tych zachowań dla teorii dynamiki liczebności.

Wypada w tym miejscu zauważyć, że terytorializm u różnych gatunków zwierząt przybiera wiele różnorodnych form wykorzystania przestrzeni (terytoria indywidualne jednej lub obu płci, terytoria par, terytoria rodzinne bądź grupowe, terytoria trwające aż do śmierci osobnika, terytoria trwające przez jeden sezon rozrodczy, a także terytoria zanikające po paru minutach czy godzinach). Wspólną cechą tych form jest „rezerwacja” pewnego obszaru do wyłącznego użytku przez jego posiadacza (posiadaczy). Literatura przedmiotu dostarcza także przykładów interpretacji na temat korzyści płynących z posiadania terytorium, a mianowicie zapewnienia stałego dopływu pokarmu (Ostfeld 1990), zwiększenia szansy uniknięcia drapieżcy, czy też ograniczenia kanibalizmu (Nelson 1966). Nie bez znaczenia dla rozważań nad motywacjami zachowań terytorialnych są hipotezy wiążące terytorializm z dostępnością i regularnością pojawiania się pokarmu (Stenger 1958) oraz z zagęszczeniem populacji (Anderson 1961, Pajunen 1966).

Myślę, że Autorka zdaje sobie dobrze sprawę zarówno ze złożoności motywacji terytorialnych (w artykule tym podkreśla bowiem odrębność motywacji terytorialnych w przypadku samic i samców), jak i z ich zmienności związanej z warunkami środowiskowymi: w dyskusji z Ostfeldem (Bujalska 1991) zwraca bowiem uwa-

ge na inną motywację behawioru terytorialnego samic nornicy w centrum geograficznego arealu tego gatunku niż na peryferiach jego zasięgu.

Moje wątpliwości co do postulowanego przez Autorkę pochodzenia terytorializmu nornicy dają się streścić w pytaniu: czy znalezienie choćby najbardziej prawdopodobnej motywacji zachowań terytorialnych, które wobec znacznej swej zmienności odnoszą się zawsze do konkretnej sytuacji środowiskowej i populacyjnej (tj. do czasu obecnego), upoważnia nas do ekstrapolacji? To jest do wnioskania wstecz, do cofnięcia się w taki okres ewolucji gatunku, w którym zachowania terytorialne pojawiły się po raz pierwszy? Wydaje mi się, że dla takiej ekstrapolacji brakuje nam wielu elementów, które muszą wobec tego być jedynie założeniami. Ryzyko popełnienia błędu, związane z ekstrapolacją w przeszłość, często towarzyszy tego rodzaju próbom. Wszelkie ekstrapolacje są ryzykowne: E i s e n b e r g (1981) pisze (str. 410) np. „It is impossible to define a social organization for a species”.

Nie chcemy zazwyczaj odejść od myślenia kategoriami ewolucji gatunku jako całości i przyjąć, że pojawienie się (lub nie) tej bądź innej formy zachowań terytorialnych jest jedynie lokalną realizacją dosyć szerokiego spektrum możliwości gatunku, a więc powstaje „ad hoc”. A całość możliwości gatunku to także i rudymenty tego co powstawało kiedyś w lokalnych populacjach i nie znalazło powszechnego wyrazu we wszystkich sytuacjach napotykanych przez gatunek. Dla tej argumentacji istotne jest, iż terytorializm nie jest możliwy bez odpowiedniego aparatu anatomicznego, umożliwiającego przekazywanie i odbiór informacji o obecności sąsiadów: u ptaków taką informacją jest śpiew (N i c e 1941). Terytorialne zachowanie nartników zanika, gdy eksperymentator uniemożliwi odbiór informacji, przesyłanej w postaci falowania powierzchni wody (P. Jabłoński, inf. ustna). Przypuszczać więc możemy, że zachowania terytorialne pojawiły się stosunkowo późno w ewolucji gatunków, a zatem mogły powstawać (lub nie) niezależnie w lokalnych populacjach gatunku. Czy zatem mamy prawo zakładać, że „gen terytorializmu” ma podobną frekwencję w całym areale geograficznym gatunku? Z rozumowania Autorki tak wynika, ale nie znamy przesłanek, na których to rozumowanie jest oparte.

Od kilku już lat współpracuję z Autorką (w ramach tego samego programu badawczego, a nie tylko w rodzinie), co w jakiejś mierze upoważnia mnie do poruszenia kwestii nie podjętych w jej artykule, ale istotnych dla prezentowanego w nim związku terytorializmu z dynamiką liczebności populacji nornicy.

Autorka swą karierę naukową ekologa rozpoczynała w atmosferze intelektualnej nazywanej „szkołą Petruszewicza”, w której ogromny nacisk był kładziony na wpływ struktury (organizacji) populacji na jej dynamikę. Struktura populacji, w publikacjach tej szkoły, sprawiała wrażenie czegoś samoistnego, zastanego, co mogło być oczywiście modyfikowane, ale nie było jasne skąd ta struktura się bierze. W wydaniu Bujalskiej struktura populacji to efekt realizacji możliwości osobnika na tle warunków niezbędnych do ich zrealizowania. Tak więc struktura to proporcje liczbowe pomiędzy osobnikami dychotomicznie dzielonymi na odrębne kategorie: samce,

samice, terytorialne, nieterytorialne, dojrzałe płciowo i niedojrzałe płciowo, przezimki i tegoroczne, należące do generacji wiosennej i jesiennej, czy też rozmieszczone równomiernie albo rozmieszczone skupiskowo. W artykule znajdujemy wyjaśnienie jak powstają takie elementy struktury populacji jak podział na dojrzałe i niedojrzałe osobniki: w przypadku samic niezbędnym warunkiem osiągnięcia dojrzałości jest posiadanie do wyłącznego użytku pewnej przestrzeni (terytorium rozrodczego), natomiast w przypadku samców niezbędny jest dostęp do dojrzałych samic. Efektem tych odmienności między samcami i samicami są także różne charakterystyki rozmieszczenia przestrzennego dojrzałych płciowo osobników: skupiskowego samców i równomiernego samic.

Całkowicie się zgadzam z Autorką w kwestii konieczności odrzucenia teorii o zależnej od zagęszczenia regulacji liczebności populacji nornicy, a i nie tylko nornicy. Nie będę tu przytaczał wcześniejszych argumentów (patrz B u j a l s k a i G r ü m 1989). Pragnę jedynie dodać garść luźnych wrażeń (trudno je udokumentować, gdyż w literaturze przedmiotu brak odpowiednich stwierdzeń) co do warunków w jakich teoria ta powstała. Za zasadniczą przesłankę umożliwiającą jej powstanie uważam skąpość materiałów empirycznych i to zarówno pod względem zróżnicowania osobników, jak i czasu obserwacji ilościowych nad zmianami liczebności populacji. Stąd chyba przekonanie ówczesnych badaczy o równocенności wszystkich osobników w populacji oraz o jej trwałości (np. N i c h o l s o n 1933). Inną ważną przesłanką było pomijanie przestrzeni w teorii dynamiki liczebności i postawienie znaku równości pomiędzy populacją i gatunkiem. Skoro gatunek przetrwał to musiała przetrwać i jego populacja. A dzięki czemu? Po prostu dzięki mechanizmowi wiążącemu tempo jej wzrostu z liczebnością (parametr N w równaniu logistycznym) i przyjęciu, że wzrost populacji ustaje, gdy liczebność osiągnie granicę wyznaczoną pojemnością środowiska. Oczywiście zależność od N (liczebności lub zagęszczenia) sprawiała, że był to mechanizm bardzo (najbardziej?) sprawny.

Dziś jednak wiemy, że lokalne populacje wielu gatunków zanikają, a przestrzeń przez nie opuszczona bywa ponownie zasiedlana (np. den B o e r 1990). Gatunek może więc przetrwać mimo ekstynkcji jego lokalnych populacji. Zatem nie ma potrzeby zakładania a priori, że istnieją idealne mechanizmy utrzymywania liczebności populacji w „równowadze” ze środowiskiem.

B u j a l s k a (1985) sugeruje, że taka równowaga, w przypadku nornicy, dotyczy jedynie zagęszczenia frakcji rozmnażających się samic i wynika z warunków pokarmowych wpływających na wielkość areału osobniczego samicy, a w konsekwencji i na wielkość produkcji potomstwa. Ograniczenie tej ostatniej (wynik terytorializmu dojrzałych samic) sprawia, że zagęszczenie całej populacji (gros stanowią osobniki niedojrzałe płciowo) zawsze jest poniżej progu wyznaczonego pojemnością pokarmową środowiska. Tak więc (z wyjątkiem wczesnej wiosny, tuż przed początkiem sezonu rozrodczego) zagęszczenie całej populacji zmienia się bez związku ze zmianami obfitości pokarmu.

- Anderson P. K. 1961 – Density, social structure, and non-social environment in house-mouse populations and the implications for regulation of numbers – *Trans. N. Y. Acad. Sci.* 23: 447–451.
- Boer P. J. den 1990 – The survival value of dispersal in terrestrial arthropods – *Biol. Conserv.* 54: 175–192.
- Bujalska G. 1985 – Fluctuations in an island bank vole population in the light of the study on its organization – *Acta Theriol.* 30: 3–49.
- Bujalska G. 1991 – The ecology of territoriality in bank voles – *TREE*, 6: 300–301.
- Bujalska G., Grüm L. 1989 – Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model – *Oecologia (Berl.)*, 80: 70–81.
- Eisenberg J. F. 1981 – The mammalian radiations – Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Nelson J. B. 1966 – The behavior of the young gannet – *Br. Birds*, 59: 393–419.
- Nice M. M. 1941 – The role of territory in bird life – *Am. Midl. Nat.* 26: 441–487.
- Nicholson A. J. 1933 – The balance of animal populations – *J. Anim Eool.* 2: 132–178.
- Ostfeld R. S. 1990 – The ecology of territoriality in small mammals – *TREE*, 5: 411–415.
- Pajunen D. I. 1966 – The influence of population density on the territorial behavior of *Leucorrhinia rubicunda* L. (*Odon., Libellulidae*) – *Ann. Zool. Fenn.* 3: 40–52.
- Stenger J. 1958 – Food habits and available food of ovenbirds in relation to territory - *Auk*, 75: 335–346.

Piotr Jabłoński (Dziekanów Leśny): Potrzebne są inne metody. W artykule G. Bujalskiej poruszone są cztery wątki dyskusyjne i każdy mógłby być tematem oddzielnego artykułu: (1) krytyka traktowania populacji jako jednostki, która podlega doborowi naturalnemu (musiałby to być dobór grupowy), (2) krytyka bezkrytycznej interpretacji wykresów, jako wynik doszukiwania się potwierdzenia oczekiwań badacza za wszelką cenę, (3) krótki przegląd i dyskusja prac nad konsekwencjami terytorializmu dla dynamiki populacji nornicy, oraz (4) dyskusja ewolucyjnego podłoża terytorializmu nornicy rudej. Ponieważ ostatnio zajmowałem się badaniami behawioralnymi nad terytorializmem (co prawda u owadów), to zagadnienie ostatnie jest mi najbliższe i na ten temat będę pisał. Zagadnienie drugie to właściwie tylko przestroga dla badaczy i trzeba ją sobie wziąć do serca. Zaryzykowałbym stwierdzenie, iż pozostałe zagadnienia biologiczne (tzn. nr 1 i 3 powyżej) zostały już rozwiązane. Mianowicie, wydaje mi się, że sceptyczne podejście do hipotezy samoregulującej się populacji już od dłuższego czasu nie podlega wątpliwości (np. Ł o m n i c k i 1980) i dlatego nie warto nad tym teraz dyskutować. Natomiast zagadnienie konsekwencji terytorializmu nornicy rudej dla dynamiki populacji wydaje się być już dobrze „rozpracowane” w modelu B u j a l s k i e j i G r ü m a (1989) i wyraźnie (w moim odczuciu) wskazuje na dokładniejsze badania terytorializmu jako następny etap do zrozumienia dynamiki populacji. O tym, że następnym etapem powinno być ewolucyjne podejście w takich badaniach utwierdzają mnie teoretyczne próby przewidywania dynamiki liczebności w modelach uwzględniających działanie doboru (P a r k e r 1985). Naturalnym etapem byłoby więc zbliżenie tych teorii do natury.

Przy wyjaśnianiu terytorializmu nornic najczęściej bierze się pod uwagę tylko dwie hipotezy (O s t f e l d 1985, 1990, B u j a l s k a 1991): hipotezę „pokarmową” i

hipotezę kanibalizmu. Sugerując się podawanymi przez Autorkę faktami przenoszenia potomstwa z gniazda do gniazda w celu ochrony przed pasożytami wziąłbym pod uwagę jeszcze jedną hipotezę, którą nazwałbym hipotezą ochrony przed pasożytami. Jeśli hipoteza pokarmowa jest „prawdziwa” należałoby oczekiwać istnienia zależności między wielkością terytorium a tempem wzrostu i śmiertelnością potomstwa. Nie powinno być związku między wielkością terytorium a zapasożyceniem i przypadkami zachorowań u potomstwa. Według hipotezy kanibalizmu należałoby oczekiwać zależności między wielkością terytorium a śmiertelnością potomstwa. Tempo wzrostu i kondycja potomstwa przy opuszczaniu gniazda nie powinny zależeć od wielkości terytorium. Jeśli hipoteza o ochronie przed pasożytami byłaby prawdziwa, to należałoby oczekiwać związku między wielkością terytorium, częstością odwiedzin obszaru w pobliżu gniazda oraz samego gniazda przez inne osobniki, a tempem wzrostu i śmiertelnością potomstwa oraz jego zapasożyceniem i częstością zachorowań. Na podstawie metody CMR można uzyskać przybliżone oceny wielkości terytorium każdej samicy. Wszelkie inne dane, potrzebne do testowania powyższych hipotez, wymagają poznania miejsca położenia gniazda każdej samicy i badania rozwoju jej potomstwa. Metoda CMR nie da także informacji o częstości wizyt obcych osobników w terytorium i sposobach reagowania na intruzów przez właściciela terytorium. Potrzebna jest zmiana metodyki (telemetria), o czym pisała już G l i w i c z (1988) i na pewno większość badaczy zdaje sobie z tego sprawę. Ważne byłoby eksperymentowanie.

Ewolucyjne wyjaśnianie zachowania się nornic nieodłącznie wiąże się z przewidywaniem optymalnego (z punktu widzenia maksymalizacji dostosowania) behawioru i optymalnej wielkości terytorium (S c h o e n e r 1983). Kluczowa jest zależność między wymienionymi wyżej parametrami (inne w każdej hipotezie) a optymalną wielkością terytorium. Nie należy oczekiwać, iż wszystkie optymalnie zachowujące się samice miałyby terytoria tej samej wielkości. Dla każdej samicy takie optimum byłoby inne, gdyż korzyści i koszty terytorializmu, i w konsekwencji wielkość terytorium, zależą od cech osobnika terytorialnego (np. H a m m e r s t e i n i R i e c h e r t 1988). Z tego samego powodu można oczekiwać, że wysokość korzyści (zysków) też byłaby różna u różnych osobników, gdyż jednemu osobnikowi optymalne zachowanie może przynieść inne korzyści niż przynosi drugiemu osobnikowi w tej samej populacji. Dlatego też szukanie korelacji między naturalnie występującą zmiennością wielkości terytorium a sukcesem rozrodczym (miara zysków) nie jest najlepszą drogą do badania adaptacyjnego znaczenia terytorializmu, w szczególności wielkości terytorium.

Taką drogą jest manipulowanie zachowaniem się osobników. Gdy dany osobnik zachowuje się optymalnie to, z definicji optimum, każde inne zachowanie przyniosłoby mu mniej korzyści (mniejsze dostosowanie) przy niezmiennych warunkach otoczenia, zakładając, że zachowanie innych osobników też by się nie zmieniało. Zgodnie z teorią strategii ewolucyjnie stabilnej (M a y n a r d S m i t h 1982) można

by oczekiwać, że każda nornica w populacji wykazywałaby tak zdefiniowane optymalne zachowanie. Stąd eksperymenty, w których manipulowano by wielkością terytorium, dałyby przypuszczalnie najbardziej wartościowe wyniki (wstrzykiwanie hormonów dla zmiany zachowań terytorialnych, przysuwanie do siebie i odsuwanie od siebie gniazd poszczególnych samic, o ile dałoby się je skłonić do „mieszkania” w budkach – R y s z k o w s k i i T r u s z k o w s k i 1970, „oszukiwanie” samicy co do prawdziwej sytuacji w jakiej się znalazła, np. o liczbie dojrzałych rozradzających się samic w populacji itp.). Dałoby ono odpowiedź na pytanie, czy obserwowane zachowanie jest, przy danym składzie populacji i określonym zachowaniu się innych osobników, „najlepsze z możliwych” ze względu na dostosowanie. Należałoby się spodziewać, że osobnik zachowujący się w wyniku manipulacji w inny sposób – nie zachowywałby się optymalnie (dla tej konkretnej sytuacji) i zysk z tego zachowania byłby mniejszy niż z takiego sposobu zachowania, jaki okazywałby osobnik, gdyby nie manipulowano jego zachowaniem. W tym przypadku najlepszą miarą dostosowania byłby sukces reprodukcyjny w ciągu całego życia osobnika („Lifetime Reproductive Success”). Jego mierzenie nie byłoby chyba tak kłopotliwe, jak w przypadku wielu innych kręgowców, gdyż nornica żyje stosunkowo krótko i nie ma szans ucieczki poza wyspę.

Z tego typu doświadczeń mielibyśmy szanse dowiedzieć się, czy samice wraz ze zmianą warunków zmieniają swe zachowanie na optymalne. Gdyby tak się zachowywały, to można by testować hipotezy o funkcji terytorializmu na podstawie zmian zachowania w odpowiedzi na zmiany czynników środowiska istotnych z punktu widzenia danej hipotezy. Na przykład ocena ilości i rozmieszczenia przestrzennego pokarmu oraz manipulowanie tymi parametrami w środowisku naturalnym, to ogólnie proponowane kierunki testowania hipotezy „pokarmowej” (O s t f e l d 1985, 1990). Wykonując eksperyment z manipulowaniem ilością i rozmieszczeniem pokarmu najlepiej byłoby prowadzić obserwacje telemetryczne lub bezpośrednie (M i r o n o v 1990) osobników, zamiast łowić je do pułapek, zakłócając naturalny sposób penetracji terenu. Dlatego namawiałbym Autorkę do kupna zestawu do telemetrii i zmianę metody obserwacji. Cena nie przekraczałaby prawdopodobnie 20–30 mln zł, co nie jest chyba obecnie sumą dużą, natomiast porównywalną z wydatkami na normalne „klasyczne” badania. Poza tym badania takie są naprawdę frajdą (pomagałem w telemetrycznych obserwacjach nad ziębą) dla badacza, który bardzo szybko poznaje charakterystyki swych „podopiecznych”.

Być może, dla ewolucyjnego wyjaśnienia terytorializmu owocne okazałoby się podejście „sąsiedzkie”, zaprezentowane przez B u j a l s k ą i G r ü m a (1989) w modelu terytorializmu nornicy. Polega ono na braniu pod uwagę tylko interakcji z sąsiadami. Wydaje mi się, że gdyby taki efekt uwzględnić w modelu ESS, to miałyby to znaczenie dla wszystkich badaczy zajmujących się ewolucją zachowań. O ile mi wiadomo, wszystkie dotychczasowe modele ESS zakładały, że poszczególne strategie oddziałują na siebie z częstościami przypadkowymi, zależnymi tylko od często-

ści występowania każdej z nich w populacji. Tutaj strategia „utrzymania terytorium o wielkości x ” oddziałuje ze strategiami, reprezentowanymi przez sąsiadów. Zaś częstość sąsiedowania z osobnikami o strategiach „utrzymuj małe terytorium” może być inna niż z osobnikami o strategiach „utrzymuj duże terytorium”, nie tylko z powodu różnic w częstościach tych strategii w populacji, lecz także z powodu różnic w wielkości terytorium. Ponieważ teoria ESS jest jedną z najbardziej „wplywowych” koncepcji ekologii ewolucyjnej (wystarczy spojrzeć na abstrakty z Konferencji Ekologii Behawioralnej), rozwinięcie takiego modelu dałoby szansę oddziaływania na większą liczbę umysłów badaczy. To zaś jest, jak sędzę, największą satysfakcją z pracy naukowej w badaniach podstawowych.

Zgadzam się całkowicie z Autorką, że „kierunek... poszukujący mechanizmów autoregulacji zagęszczenia nie spełnił oczekiwań”. Jednakże nie zgadzam się na stawianie znaku równości między tym kierunkiem badań a kierunkiem „doszukującym się wpływu zagęszczenia na zachowanie się jej (populacji) członków”. Z obserwacji tytułów ukazujących się obecnie prac teoretycznych (np. Parker 1985, Cressman 1990) sędzę, iż to jest właśnie przyszłość badań empirycznych: jak zachowanie osobnika (najczęściej w spotkaniu z innym osobnikiem) zależy od zagęszczenia populacji, w której to się dzieje, od proporcji w jakich w tej populacji obserwuje się określone sposoby zachowania oraz od proporcji w jakich występują osobniki o określonych cechach morfologicznych. Tak się stanie tym szybciej, im więcej badaczy zdecyduje się stosować metody dające bezpośrednio wyniki ważne dla testowania hipotez, nawet za cenę zrezygnowania z dotychczasowego sposobu zbierania danych.

Bujalska G. 1991 – The ecology of territoriality in bank voles – TREE, 9: 300–301.

Bujalska G., Grüm L. 1989 – Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model – Oecologia (Berl.), 80: 70–81.

Cressman R. 1990 – Strong stability and density-dependent evolutionarily stable strategies – J. Theor. Biol. 145: 319–330.

Gliwicz J. 1988 – Życie intymne myszy – Wiad. Ekol. 34: 187–202.

Hammerstein P., Riechert S. 1988 – Payoffs and strategies in territorial contests: ESS analyses of two ecotypes of the spider *Agelenopsis aperta* – Evol. Ecol. 2: 115–138.

Łomnicki A. 1980 – Group selection and self-regulation in animal populations – Ekol Pol. 28: 543–555.

Maynard Smith J. 1982 – Evolution and theory of games – Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Mironov A. D. 1990 – Spatial and temporal organization of populations of the bank vole *Clethrionomys glareolus* (W: Social systems and population cycles in voles. Red. R. H. Tamarin, R. S. Ostfeld, S. R. Pugh, G. Bujalska) – Birkhäuser Verl., Basel, 181–192.

Ostfeld R. S. 1985 – Limiting resources and territoriality in microtine rodents – Am. Nat. 126: 1–15.

Ostfeld R. S. 1990 – The ecology of territoriality in small mammals – TREE, 5: 411–415.

Parker G. A. 1985 – Population consequences of evolutionarily stable strategies (W: Behavioural ecology Ecological consequences of adaptive behaviour. Red. R. M. Sibly, R. H. Smith) – Blackwell Sci. Publ., 33–58.

Ryszkowski L., Truszkowski J. 1970 – Survival of unweaned and juvenile bank voles under field conditions – *Acta Theriol.* 15: 223–232.

Schoener T. 1983 – Simple models of feeding territory size: a reconciliation – *Am. Nat.* 121: 608–629.

Janusz Uchmański (Warszawa): Stabilność układów ekologicznych – to nie takie pewne! Nie będę dyskutował o terytorializmie. Chciałbym natomiast napisać parę słów o pewnym sposobie widzenia świata, który wydaje mi się anachroniczny, a którego elementy dostrzegam w artykule Gabrieli Bujalskiej. Nie jest to atak wymierzony w autorkę. Podobnie jak ona ekologię dostrzega ogromna rzesza ekologów. Pogląd ten trafił na karty podręczników. Sądzę jednak, że powinien on odejść w przeszłość, ponieważ nie wytrzymuje konfrontacji z tym, co osiągnięto w ostatnich latach w ekologii.

Na ten sposób podejścia do ekologii składają się trzy elementy: obraz świata, który w ten sposób powstaje, mechanizmy zapewniające takie właśnie jego funkcjonowanie i język, którego używa się do opisu tego świata (czasem język ten niesłusznie służy bezpośrednio do udowodnienia, że świat wygląda tak, jak sobie to wyobrażamy).

Oto jakie treści zawierają te trzy elementy. Układy ekologiczne są układami charakteryzującymi się stanem równowagi. Albo znajdują się w stanie równowagi, albo wytracone ze stanu równowagi zmiernają do niego. Mówi się, że układy ekologiczne podlegają regulacji. Obiektem regulacji jest zagęszczenie lub liczebność populacji. Z matematycznego punktu widzenia układ taki nazywamy układem stabilnym, a rodzaj stabilności, którą się najczęściej charakteryzuje – stabilnością punktową, gdyż zmienne układu asymptotycznie zmiernają do pewnych ustalonych wartości.

Takie właściwości układów ekologicznych można wytłumaczyć tylko mechanizmami demograficznymi. Zwiększanie lub zmniejszanie zagęszczenia populacji prowadzi do takich zmian średniej śmiertelności i rozrodczości, a więc parametrów charakteryzujących populację, że w następnym kroku czasowym kompensują one zmiany zagęszczenia.

Chcę w tym miejscu zaznaczyć, że mam tu na myśli zarówno stabilność i regulację uzyskiwane za pomocą mechanizmów zależnych od zagęszczenia, jak i wszystkich innych, w tym także takich, jakie zostały opisane przez Gabrielę Bujalską.

To, co napisałem wcześniej, stanowi usprawiedliwienie dla specyficznego języka używanego przez zwolenników takiego spojrzenia na ekologię. Bardzo ważne miejsce w słowniku tego języka pełni termin „mechanizmy populacyjne”. Elementem takiego mechanizmu może być m.in. „struktura populacji” (np. struktura wieku, wielkości lub struktura przestrzenna, a więc także terytorializm), która pełni określoną „funkcję” wpływającą na dynamikę układu. Sądzę, że terminy te, będące pewnymi skrótami myślowymi, doskonale oddają intencje tych, którzy ich używają. Otóż, a

wniosek ten jest bardzo łatwy do udowodnienia, uzasadnieniem użycia tych terminów jest przekonanie, że populacja to coś więcej niż zbiór osobników. W przypadku badań dynamiki populacji oznacza to, że istnieją pewne reguły określające zmiany liczby osobników, które nie wynikają bezpośrednio z właściwości tworzących je osobników, lecz są takimi cechami populacji, które zapewniają jej istnienie.

I obraz świata, i mechanizmy zapewniające istnienie takiego właśnie świata oraz język służący do opisu tego świata, w takiej postaci, w jakiej przedstawiłem je wcześniej, wzbudzają mój sprzeciw. Jest to, jak sądzę, sprzeciw uzasadniony. A oto argumenty.

Badacze stabilności układów ekologicznych zapominają, że naprawdę stwierdzić, czy układ jest stabilny, można tylko metodami analogicznymi do tych, za pomocą których analizuje się w matematyce stabilność równań różniczkowych. Inne sposoby wykazywania stabilności układów ekologicznych nie mogą doprowadzić do żadnych pewnych wniosków. Bardzo niewiele jest prac reprezentujących takie właśnie porządne podejście do badania stabilności układów ekologicznych. Z tych, które istnieją (patrz na przykład Connell i Sousa 1983, Grimm 1991), wynika, że nie ma powodu, aby twierdzić, że układy ekologiczne są stabilne. Nie oznacza to, że w przyszłości twierdzenia o stabilności układów ekologicznych nie uda się wykazać doświadczalnie lub że nie uda się wskazać sytuacji, w których należałoby oczekiwać istnienia stabilnych układów ekologicznych. Do tej pory stwierdzano jedynie, że eksperymenty były przeprowadzane tak, iż nie pozwalało to na jednoznaczne orzeczenie o stabilności bądź niestabilności układów ekologicznych, albo układy ekologiczne wykazywały takie cechy, które sugerowały raczej, że są one układami niestabilnymi.

Skąd więc bierze się to tak silnie wśród ekologów zakorzenione przekonanie o stabilności układów ekologicznych? Na ten temat pisano już wiele na łamach „Wiadomości Ekologicznych”. Niemalą rolę odegrało tu dosłowne przeniesienie pojęć z fizjologii. Chcę dodać, że ogromna część winy spoczywa na klasycznej ekologii matematycznej. Od samego początku zaopatrywała ona ekologię w matematyczne modele układów ekologicznych, które były układami stabilnymi. Ideał układu ekologicznego wyłaniający się z rozważań teoretycznych przesłonił więc prawdę ukazywaną przez eksperymenty i obserwacje.

Już dawno temu January Weiner (1980, 1991) przekonywał, że ekologii nie ma. Przez dłuższy czas nie rozumiałem, co przez to chciał powiedzieć. Ostatnio coraz częściej przesładuje mnie myśl, że być może ma on rację.

Od początku swego istnienia aż do chwili obecnej ekologia bada zjawiska, których przyczyny leżą poza zakresem zainteresowania ekologii. Usiłuje ona je zinterpretować i znaleźć ogólne prawidłowości, którym podlegają, jednak wyłącznie na poziomie, z którego nie widać rzeczywistych przyczyn. Stwierdzenie, że układy ekologiczne są stabilne, to znaczy, że podlegają regulacji, wyrasta z tradycji myślenia o układzie ekologicznym jako o jednostce charakteryzującej się parametrami takimi, jak śmiertelność lub rozrodczość, które są wartościami średnimi. Koncentrując jedy-

nie na nich uwagę, usiłuje się znaleźć prawa rządzące dynamiką liczebności lub zagęszczenia. Jednakże, pozostając tylko w kręgu tych zmiennych, nie dostrzega się faktu, że populacje składają się z osobników, a średnia rozrodczość i śmiertelność są wypadkowymi bardzo zróżnicowanych losów osobniczych. Jednym słowem, ekologia najczęściej bada produkty uboczne procesów, którymi się do tej pory nie interesowała. Jaki może być rezultat takiego postępowania? Wydaje mi się, że istnieje duże prawdopodobieństwo tego, że obserwując produkty uboczne nie dostrzeżemy żadnej prawidłowości, ponieważ tam ich po prostu nie ma. Być może tu leży przyczyna wielu niepowodzeń ekologii i tego, że teorie ekologiczne to bardzo często tylko słowa.

Na wszystko to można spojrzeć jeszcze inaczej. Przez wiele dziesięcioleci ekologia jako dyscyplina naukowa walczyła o samodzielność. Usiłowania, aby sformułować prawa ekologiczne, to jeden z przejawów tego wybijania się na samodzielność. Centralne miejsce zajmowały próby udowodnienia, że układy ekologiczne podlegają regulacji. Wiele wskazuje na to, że walkę tę ekologia przegrała.

Rezultatem tej porażki jest to, że wielu ekologów poświęciło się innym dyscyplinom nauki stosując ich metody do badania środowiska przyrodniczego. I tak znaczna część ekologów zajmuje się chemią środowiska przyrodniczego. Jest to działalność bardzo pożyteczna, o ogromnym znaczeniu praktycznym. Inna, znacznie mniejsza grupa ekologów zajmuje się fizyką środowiska. Dla każdego, kto próbował obliczyć pole prędkości ruchu wody w jeziorze, jest jasne, że zajęcia w tej dziedzinie starczy jeszcze dla paru pokoleń. Ogromna jednak rzesza ekologów pozostała wierna tradycji i uwikłała się w beznadziejne prawdopodobnie liczenie osobników i poszukiwanie śladów mechanizmów regulacyjnych w układach ekologicznych.

Porażka, którą ekologia poniosła w walce o samodzielność, uświadomiła, że powinna ona szukać wsparcia w teorii ewolucji. Tak powstała, święcąca ostatnio triumfy, ekologia ewolucyjna. I choć zainteresowania ekologii ewolucyjnej zmiernają w innym kierunku (Grimm i Uchmański 1991), to jednak przyszłość należy prawdopodobnie do niej.

Teoria ewolucji stanowi najgłębiej sięgający fundament ekologii. Konia z rzędem jednak temu, kto potrafi udowodnić, korzystając z teorii ewolucji, że układy ekologiczne powinny podlegać regulacji. Sądzę, że pytania takiego nie należy w ogóle stawiać. Dynamika liczebności populacji jest zbyt odległym skutkiem tego, co rozgrywa się między osobnikami, aby można było tam szukać jakichś prawidłowości wynikających z teorii ewolucji. Czyżbyśmy więc byli skazani na daremne poszukiwanie reguł tam, gdzie ich nie ma?

Na koniec jeszcze parę słów o języku używanym przez tych, którzy poszukują śladów regulacji w układach ekologicznych. „Procesy populacyjne”, „struktura populacji” i jej „funkcja” to niewątpliwie żargon, wynikający z przyjęcia takiego sposobu patrzenia na rzeczywistość, o którym pisałem wcześniej i jako taki nie tłumaczy niczego. Stanowi pewien skrót myślowy. Ja jednak wolałbym, aby zamiast tego uży-

wać opisów zjawisk i procesów, ponieważ zawsze te ogólne słowa można przetłumaczyć na język konkretów.

Czuję, że się zagalopowałem. To, o czym napisałem jest tylko marginalną częścią artykułu Gabrieli Bujalskiej. Dotyczy bardzo odległych interpretacji tego, co autorka zaobserwowała w przyrodzie. Czytając jednak jej artykuł dostrzegłem ciepłą nutę sympatii w tych miejscach, gdzie pisze ona o regulacji zagęszczenia. Starłem się tylko podzielić swoimi wątpliwościami co do konieczności traktowania układów ekologicznych jako jednostek podlegających regulacji. Deklaracje Gabrieli Bujalskiej o potrzebie zwrotu w kierunku redukcjonizmu wydają mi się nieszczerze. Taka zmiana punktu widzenia musi pociągać za sobą całą lawinę głęboko sięgających konsekwencji w sposobie rozumienia zagadnień ekologicznych. Hierarchia ważności problemów musi ulec zmianie. Tego w artykule Gabrieli Bujalskiej nie dostrzegłem.

Connell J. H., Sousa W. P. 1983 – On the evidence needed to judge ecological stability or persistence – *Am. Nat.* 121: 789–824.

Grimm V. 1991 – *Ökologische Stabilität* – Praca doktorska wykonana na Uniwersytecie w Marburgu, Marburg, Niemcy.

Grimm V., Uchmański J. 1991 – Ekologia klasyczna i ewolucyjna: dwa zwierciadła rzeczywistości – *Wiad. Ekol.* 37: 163–168.

Weiner J. 1980 – Czy matematyka jest językiem wieży Babel? [W: „Czy matematyka jest językiem ekologii? (dyskusja)"] – *Wiad. Ekol.* 26: 289–290.

Weiner J. 1991 – Ekologii nie ma! [W: „Ekologia klasyczna i ewolucyjna: dwa zwierciadła rzeczywistości” (dyskusja)] – *Wiad. Ekol.* 37: 220–222.

Gabriela Bujalska (Dziekanów Leśny): Terytorializm – jakie to proste ! Dyskusja, jaka wywiązała się wokół mojego artykułu o terytorializmie i jego konsekwencjach (Bujalska 1992), dała mi okazję wrócić do niektórych zagadnień. Wiele bowiem pominęłam, przechodząc do porządku dziennego nad pozornie prostymi kwestiami. Teraz, w dyskusji okazało się, że są to kwestie nader istotne „w temacie terytorializm”. O terytorializmie bowiem, jak o zieleni, można w nieskończoność.

Najwięcej uwagi przyciągnęło samo pojęcie terytorium (i stąd definicji terytorializmu, której nie zaakceptowała Joanna Gliwicz) i ocena jego wielkości (L. Grüm, P. Jabłoński). Czym jest więc terytorium? Odpowiedź znaleźć można w każdym niemal podręczniku ekologii. Na przykład Ricklefs (1980) pisze o terytorium jako każdej bronionej przestrzeni. Ponieważ jednak w praktyce trudno jest zaobserwować przypadki jej aktywnej obrony, za terytorium uznaje się przestrzeń będącą w wyłącznym posiadaniu osobnika. Różne są funkcje terytorium (znane i wielokrotnie opisywane u wielu zwierząt: owadów, ryb, ptaków, ssaków). Istnieją więc terytoria rozrodcze, pokarmowe lub zakładane dla zapewnienia sobie dostępu do zasobów, których wielkość jest ograniczona. Rozróżnia się przy tym terytoria indywidualne i grupowe, długo- i krótkotrwałe (u niektórych ptaków zaledwie kilka minut). Wiel-

kość terytorium to też szeroki problem, któremu można by poświęcić lata badań. Wystarczy wspomnieć, że w przypadku terytoriów pokarmowych ich wielkość zależy od jakości i rozmieszczenia pokarmu, a także od wymagań gatunku a nawet osobnika. Zwraca się uwagę (R i c k l e f s l.c.), że u ssaków terytorium może być częścią arealu osobniczego, a arealy różnych osobników często nakładają się na siebie. Zaobserwowałam to także w wyspowej populacji nornicy rudej (B u j a l s k a 1970). Zdarza się, że zwierzęta tracą terytoria; to również było (i jest) przedmiotem moich badań (B u j a l s k a 1985, B u j a l s k a i G r ü m 1989). A więc casus *Clethrionomys glareolus* – nihil novi!

Nie wiem dlaczego Joanna Gliwicz przypisuje mi zmianę poglądów. Od 20 lat usiłuję określić wskaźnik wzajemnego zachodzenia arealów dojrzałych samic nornicy (B u j a l s k a 1970), badam sytuacje, w których ulega on zmianie (B u j a l s k a i J a n i o n 1981) i staram się przewidzieć konsekwencje utraty terytorium. Dla dojrzałej samicy może to oznaczać utratę zdolności do rozrodu (B u j a l s k a 1985, B u j a l s k a i G r ü m 1989). W modelu opartym na podstawach empirycznych symulowaliśmy konsekwencje „wślizgiwania się” na siebie arealów samic dojrzałych: od owych 6% w sytuacji początkowej (na co szczególną uwagę zwróciła Joanna Gliwicz), aż do całkowitego nakrycia arealu przez arealy dojrzałych sąsiadek (B u j a l s k a i G r ü m l.c.).

Czy w badaniach nad terytorializmem szczególnym narzędziem może stać się telemetria? Propozycja Piotra Jabłońskiego zastosowania tej techniki jest ze wszechmiar słuszna. Ale pod warunkiem, że jednocześnie obejmie się badaniami kilka sąsiadujących ze sobą samic (należących do tej samej kolonii rozrodczej i chociaż kilku z kolonii sąsiedniej). Jak bowiem inaczej określić wzajemne nakładanie się arealów? Wnikanie w istotę zachowań terytorialnych przez serię eksperymentów – nazwijmy je wymuszającymi – wydaje się bardzo frapujące.

Z badań nad zachowaniami terytorialnymi można by iść ku źródłu – to znaczy genezie terytorializmu i jego funkcji (lub raczej funkcjom). Leszek Grüm pobudził moją wyobraźnię wskazując na złożoność problemu: terytorializm wpisany we wzorzec zachowania nornicy może przybierać różne formy w różnych sytuacjach (środowiskowych, populacyjnych) i w różnym czasie. Powstaje też nowy problem: kiedy walka o utrzymanie własnego terytorium przestaje być opłacalna, czyli kiedy straty przekraczają zyski? Ile czasu (energii) można poświęcić na ochronę terytorium i do jakich rozmiarów można obniżyć jego wielkość, aby móc kontynuować rozród?

Badania nad terytorializmem kuszą nas również przewidywaniem jego skutków (dla osobnika, grupy osobników, populacji, gatunku). Pierwszym z nich jest ograniczenie rozrodu i hamowanie tempa wzrostu liczebności populacji, a stąd już tylko jeden krok do odrzucenia idei o regulacji rozrodczości zależnej od zagęszczenia. Dla pełnej jednak jasności – zdaniem Joanny Gliwicz – należałoby wykazać, że i drugi parametr określający liczebność populacji, a mianowicie śmiertelność, nie zależy od

zagęszczenia. Zrobiłam to jakiś czas temu wykazując, że przeżywalność wzrasta wraz ze wzrostem liczebności populacji (B u j a l s k a 1988).

Naturalne odejście od kanonów zależnej od zagęszczenia regulacji liczebności uznaję za jedną z największych moich przygód. Czy można tu w ogóle mówić o szczerości moich intencji, skoro fakty (terytorializm dojrzałych samic i jego konsekwencje) mówią same za siebie? Pytanie to kieruję do Janusza Uchmańskiego, który o coś mnie podejrzewa... Ale cieszę się, że w którymś punkcie nakładają się pola naszych wyobraźni. Chodzi tu o dalsze konsekwencje odrzucenia wiary w zależną od zagęszczenia regulację liczebności, a mianowicie krytyczne spojrzenie na teorię stabilności układów ekologicznych, mocno przecież opartych na tej wierze! Aż strach pomyśleć dokąd to nas, ekologów, zaprowadzi. Można więc być pewnym, że ekologia nie zginęła póki my żyjemy!

B u j a l s k a G. 1970 – Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) – Acta Theriol. 15: 381–413.

B u j a l s k a G. 1985 – Regulation of female maturation in *Clethrionomys* species, with special reference to an island population of *C. glareolus* – Ann. Zool. Fenn. 22: 331–342.

B u j a l s k a G. 1988 – Life history consequences of territoriality in the bank vole (W: Evolution of life histories of mammals. Red. M. S. Boyce) – Yale Univ. Press, New Haven, 75–90.

B u j a l s k a G. 1992 – Terytorializm nornicy rudej – geneza i niektóre konsekwencje – Wiad. Ekol. 38: 3–11.

B u j a l s k a G., Grüm L. 1989 – Social organization of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) and its demographic consequences: a model – Oecologia (Berl.), 80: 70–81.

B u j a l s k a G., Janion S. M. 1981 – Bank vole response to an increase of environmental capacity – Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Biol., Cl. II, 29: 129–133.

R i c k l e f s R. E. 1980 – Ecology (2nd edition) – Nelson, Sunbury-on-Thames.