

KAZIMIERZ PETRUSEWICZ

Instytut Ekologii PAN  
Warszawa

## Dynamika liczebności, organizacja i struktura ekologiczna populacji

### 1. Wprowadzenie

Rozprawa ta jest próbą podsumowania wielu prac Instytutu Ekologii PAN, licznych dyskusji i wypowiedzi zespołu naukowego naszego Instytutu. Właściwie więc autorem wyłożonych poniżej poglądów jest Instytut Ekologii PAN.

Celem rozprawy jest przedyskutowanie i zilustrowanie przykładami następującej tezy: zmiany liczebności populacji zależą zawsze w mniejszym lub większym stopniu od ekologicznej organizacji populacji; lub inaczej: w populacji istnieją mechanizmy o charakterze sprzężenia zwrotnego między sposobem jej ekologicznej organizacji a dynamiką liczebności, tzn. w samej populacji istnieją mechanizmy decydujące lub współdecydujące o jej liczebności.

Idea ta jest pochodną znanej i szeroko uznanej wśród ekologów tezy, że populacja jest realną jednostką tezy, która już znalazła prawo obywatelstwa w dziełach podręcznikowych (np. T. Park, por. Allee i in. 1949, Naumov 1963), a którą dobitnie sformułował Odum (1959, s. 146) pisząc "population and community are real entities, even though one cannot usually pick them up and put them in the collecting kit as one would collect an organism. They are real things, because these group units have characteristics additional to the characteristics of the individuals composing them". Przy czym omawiając właściwości populacji, stwierdza: "it has a definite organization and structure which can be described".

Teza o zależności dynamiki liczebności populacji od jej organizacji i struktury jest ideą przewodnią wielu konkretnych prac i teoretycznych rozważań naszego Instytutu Ekologii (np. Petruszewicz 1957, Petruszewicz, Ryszkowski, Tarwid 1958, Andrzejewski, Wrocławek 1961a, 1961b, Petruszewicz, Andrzejewski 1962, Petruszewicz 1963a, 1963b, Wierzbowska, Petruszewicz 1964). Postaramy się więc te rozważania i rezultaty konkretnych prac uogólnić oraz sprecyzować, jaką treść wkładamy w znane w ekologii pojęcia: „ekologiczna organizacja i struktura populacji”, jak wreszcie wskazać na znane lub przypuszczalne mechanizmy (drogi i sposoby), jakimi organizacja populacji może wpływać na jej dynamikę liczebności. Przy tym zdajemy sobie sprawę, że wiele myśli wyłożonych poniżej ma charakter wysoce dyskusyjny.



## 2. Określenie ekologicznej organizacji populacji

W każdym, współżyjącym w danym środowisku zasiedleniu jednego gatunku wytwarzają się między osobnikami różnego rodzaju zależności i stosunki, które integrują zasiedlenie w swoistą jednostkę zbiorczą — w populację.

Te współzależności mogą być bezpośrednie — najróżniejszego rodzaju i natężenia wpływy jednych osobników na drugie przy bezpośrednich kontaktach (np. kanibalizm, zabijanie lub walki, odpędzanie od siebie lub z określonych miejsc, zjawisko stresu, stowarzyszenie się, współdziałanie, wspólne poszukiwanie pokarmu czy polowanie, czynności rozrodcze itp.).

Współzależności między komponentami populacji mogą też być pośrednie, poprzez środowisko (np. przekształcanie środowiska w korzystnym lub szkodliwym kierunku, współzależności wynikające ze stosunku do wspólnego pokarmu lub innych rekwizytów, do wspólnych drapieżców itp.).

Całokształt tych współzależności integrujących populację, tzn. ich charakter i — co jest bardzo istotne — częstość ich przejawiania się (prawdopodobieństwo zaistnienia), jak również rozkład w przestrzeni, można określić jako ekologiczną organizację populacji.

Wszystkie te współzależności między komponentami populacji wytwarzają się dzięki normalnym, codziennym czynnościom organizmów. Te czynności życiowe zależą oczywiście od właściwości gatunku, od jego wymogów ekologicznych, ekologicznej walencji, stopnia eury- czy stenotopowości, sposobu korzystania ze środowiska, typu rozrodu, charakteru i stopnia aktywności, stadnego, kolonijnego czy pojedynczego trybu życia, sposobu zdobywania pokarmu itp., jak również i od warunków ekologicznych, w jakich populacja się znajduje. Są to sprawy oczywiste, a zdania wypowiedziane w powyższej formie są truizmami. Istotne jest jednak to, że charakter i częstość przejawiania się czynności życiowych może być u tego samego gatunku, a nawet w tej samej populacji, bardzo różna — a więc różna może być organizacja populacji tego samego gatunku.

Charakter i częstość przejawiania się czynności życiowych może być różna, bowiem każdy gatunek, nawet najbardziej stenopowy, dla każdego bez wyjątku przejawu swej czynności życiowej ma jakiś szerszy lub węższy zakres możliwości, z których realizowane są tylko niektóre możliwości — w jednym przypadku takie, w innym — inne.

Otóż o tym, które czynności życiowe z zakresu możliwości gatunkowych (a więc charakter, jakość) będą realizowane oraz o tym jak często będą realizowane, współdecyduje w danych warunkach ekologicznych istniejąca (wytworzona uprzednio) organizacja populacji. Bowiem w każdej populacji, czyli współżyjącym w jakimś środowisku zasiedleniu jednego gatunku, wytwarzają się określone stosunki liczbowe (np. wielkość populacji, czyli bezwzględna liczba osobników, zagęszczenie, czyli liczba osobników na jednostkę powierzchni, struktura wiekowa, struktura płciowa itp.). Ponadto osobniki każdej populacji są też jakoś rozmieszczone w przestrzeni.

Stosunki liczbowe i sposób rozmieszczenia w przestrzeni określa się zwykle jako ekologiczną strukturę populacji (O d u m 1959). Otóż dla danego gatunku i dla danych warunków ekologicznych charakter i czę-



stość przejawiania się czynności życiowych zależą oczywiście od struktury — stosunków liczbowych i sposobu rozmieszczenia w przestrzeni.

Czynności życiowe organizmów, prowadzące do wytwarzania się współzależności między nimi i integracji populacji można określić jako procesy wewnątrzpopulacyjne (lub procesy międzyosobnicze).

Można więc dać następujące określenie pojęcia „organizacji populacji”: jest to pojęcie obejmujące strukturę populacji i procesy wewnątrzpopulacyjne (funkcję); jest to określony sposób istnienia populacji; lub jeszcze inaczej — ekologiczna organizacja populacji jest to częstość (prawdopodobieństwo zaistnienia) i rozkład w przestrzeni określonych czynności życiowych osobników populacji, realizowanych z zakresu możliwości gatunkowych, dzięki którym to czynnościom wytwarza się między komponentami populacji skomplikowana sieć współzależności integrująca populację w całość i decydująca lub współdecydująca o losach współplemieńców, a więc i o dynamice liczebności populacji.

Można sobie wyobrazić wiele dróg, jakimi organizacja populacji oddziałuje lub współoddziałuje na losy osobników. Jedną z takich dróg jest choćby stress. Na temat zagadnienia stressu istnieje dziś już obszerna literatura (Christian 1961).

Mówiliśmy o bezpośrednich współzależnościach między komponentami populacji. Podkreślić należy, że z punktu widzenia oddziaływania na inne osobniki własnej populacji, zakres realizowanych czynności życiowych u osobników nie tylko tego samego gatunku, lecz nawet i tej samej populacji może być bardzo szeroki; w tej samej populacji mogą się realizować, w różnym czasie lub w różnych punktach przestrzeni, przeciwstawne typy oddziaływania (np. agresywność lub współdziałanie); a więc i zupełnie różny może być wpływ danego osobnika (kategorii lub grupy osobników) na losy współplemieńców.

Wpływ organizacji „życia” populacji może też realizować się poprzez modyfikację czynników ekologicznych działających na osobniki populacji. Można sobie wyobrazić, że np. wpływ czynników klimatycznych może różnie działać w zależności od rozmieszczenia w przestrzeni (zajmowanie gorszego lub lepszego, z punktu widzenia klimatu, miejsca); lub też różne może być (i jak konkretne badania wskazują bywa) dla migrantów i dla osiadłych części populacji prawdopodobieństwo stania się ofiarą drapieżcy; stopień aktywności — zjawisko wysoce zależne od liczby i rozmieszczenia w przestrzeni — może dawać różne szanse znalezienia pokarmu, ekspozycji na napaść itp.

Z kolei działanie czynników ekologicznych może zmieniać normę reakcji niektórych osobników (ich grup lub kategorii), zmieniać sposób i częstość przejawiania się ich czynności życiowych (zmieniać organizację populacji) i powodować wtórnie zmiany współzależności bezpośrednich lub pośrednich i w ten sposób wpływać na losy innych osobników. Zmiany te mogą być łańcuchowe.

Wiele jest dróg, jakimi ekologiczna organizacja populacji może modyfikować działanie czynników ekologicznych i wywierać wpływ na losy pewnych grup lub kategorii osobników jedne eksponować, inne chronić i w ten sposób decydować lub współdecydować o liczebności populacji

Ekologiczna organizacja populacji bywa różnorodna i ma liczne aspekty, z których raz jedne, raz inne są jaskrawiej wyrażone i grają



większą rolę w życiu populacji. Nie pretendując do pełnego i wszechstronnego opisanie znanych już w ekologii zjawisk, które składają się na to, co określamy jako organizację populacji, podamy szereg przykładów dla lepszego zobrazowania treści pojęcia „organizacja populacji”. Przy tym starać się będziemy dobierać w miarę możliwości takie przykłady przejawiania się organizacji populacji, w których można pokazać współzależność zmian liczebności populacji i sposobu organizacji. Egzemplifikując różne przejawy organizacji i struktury populacji, posługiwać się będą raczej przykładami z badań własnych Instytutu Ekologii, nie dążąc w tym miejscu do szerszego omówienia danych z literatury.

### 3. Przejawy organizacji populacji

#### 3.1. Stosunki liczbowe

##### 3.1.1. Wielkość (liczba osobników) populacji

Najprostszym elementem charakteryzującym organizację populacji jest jej wielkość. Wielkość populacji można mierzyć jej zasięgiem przestrzennym i jej liczebnością. Tak jedna jak i druga miara są jakimś elementem jej budowy (struktury), a więc jakimś wyrazem jej organizacji. Zrozumiałe jest, że liczba elementów może określać wiele przejawów organizacji, na przykład prawdopodobieństwo spotkania czy zaistnienia jakiegoś przejawu życiowego. Liczne dane przemawiają też za tym, że wielkość populacji może być bardzo istotnym czynnikiem kształtującym jej losy.

Analizując matematycznie dane z genetyki populacji, Wright (1949) twierdzi, że tempo i głębokość przemian genetycznych populacji jest różna w populacjach różnej wielkości. Zmiany zachodzą najszybciej w populacjach małych, najwolniej w populacjach średnich. Średnie zaś tempo przemian genetycznych występuje w populacjach dużych. Przy tym w tych ostatnich przemiany sięgają najgłębiej. Dane te zgadzają się z licznymi danymi ewolucyjnymi. Simpson (1950) stwierdza, że potwierdzają się one w danych z paleontologii. Nie ma wprawdzie w tych pracach danych, które by bezpośrednio wykazywały, że dynamika liczebności zależy od wielkości populacji, lecz całość materiału i rozumowania wyklucza przypuszczenie, aby procesy doboru naturalnego odbywały się niezależnie od zmian liczebności.

W Instytucie Ekologii przeprowadzono badania nad współzależnością wielkości środowiska i liczebnością wolno rozmnażających się, zamkniętych populacji: *Paramecium caudatum* (Grębecki i Petruszewicz 1963), *Tribolium castaneum* i *T. confusum* (Petruszewicz, Prus i Rudzka 1963) oraz białej myszy domowej (Petruszewicz i Trojan 1963). We wszystkich tych eksperymentach zmiennym parametrem ekologicznym była wielkość środowiska życiowego, wszystkie inne warunki środowiskowe były stałe dla danej serii eksperymentów. Rezultaty tych prac uogólnione w pracy Petruszewicza (1963b) wskazują na wspólną i jednakową prawidłowość dla populacji tak różnych gatunków (pierwotniaki, owady i ssaki): wraz ze wzrostem wielkości środowiska wzrasta ogólna liczebność populacji (średnia za badany okres lub dla danego momentu). Jednak wzrost



liczebności populacji jest mniejszy niż wzrost środowiska, stąd liczebność względna (liczba osobników na jednostkę przestrzeni środowiska) maleje ze wzrostem wielkości środowiska (i ogólną liczbą osobników w populacji). Ponieważ wszystkie inne czynniki ekologiczne były stałe (dla danego gatunku) można sądzić, że obok wielkości środowiska momentem determinującym liczebność była wielkość populacji mierzona ogólną liczbą osobników.

### 3.1.2. Zagęszczenie (liczebność względna)

Każda populacja w każdym momencie posiada określone zagęszczenie. Zagęszczenie może być zarówno wyrazem stosunków liczbowych jak i najprostszym wyrazem struktury przestrzennej, jest to bowiem liczba osobników na jednostkę przestrzeni życiowej.

Rola tego aspektu przestrzennej organizacji organizmów, jakim jest zagęszczenie, jest w życiu populacji bardzo duża, nieraz decydująca o jej losach. W wielu badaniach wykazano wpływ zagęszczenia na najróżnorodniejsze przejawy życiowe osobników, a tym samym na możliwość oddziaływania na liczebność populacji. Sprawy te są w ekologii ogólnie znane, znalazły już dość dawno szereg uogólnień, np. Allee (1931). Z dzieła tego, opartego na bardzo licznych danych z literatury ekologicznej, wynika, że zagęszczenie może wpływać na tak różnorodne i tak istotne procesy życiowe, jak ilość pobranego przez osobnika pokarmu, płodność, przeżywalność, odporność na różnego rodzaju truciz-

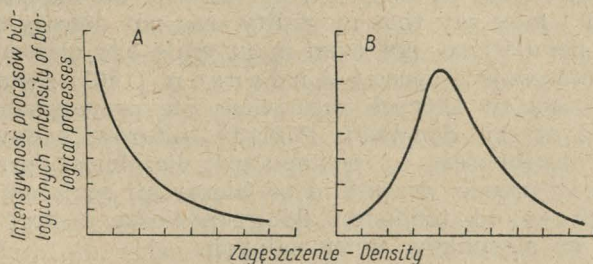


Fig. 1. Wpływ zagęszczenia na przebieg procesów biologicznych (wg Allee i in. 1949)

The density effect on the course of biological processes (after Allee and others 1949)

ny, determinację płci, intensywność oddychania itp. T. Park (Allee i in. 1949) uogólnia te dane, pokazując możliwości zaistnienia dwóch typów zależności od zagęszczenia tych różnorodnych procesów osobniczych (fig. 1). Przy czym uważa, że krzywa wykazująca maksimum nasilenia procesu osobniczego przy jakimś nie najniższym zagęszczeniu (fig. 1 A) jest ogólniejsza i zależność taką nazywa regułą Allee.

Wpływ zagęszczenia na osobniki jest wielostronny i działać może na bardzo istotne procesy życiowe; może więc być również czynnikiem współokreślającym liczebność. Znalazło to swój wyraz w teorii "density dependent factors", szukającej czynników regulacji liczebności właśnie wśród tych, których nasilenie działania jest zmienne w zależności od



zagęszczenia populacji. Poglądy te mają zarówno wielu zwolenników, jak i przeciwników.

Nie ulega wątpliwości, że ten aspekt organizacji populacji, jakim jest zagęszczenie, jest niezmiernie istotny. Przez niektórych uważany jest za jedyny lub główny mechanizm regulacji liczebności. Toteż nie ma potrzeby dalszymi przykładami ilustrować możliwości oddziaływania zagęszczenia na dynamikę liczebności populacji. Postąpimy więc wprost odwrotnie — pokażemy szereg konkretnych prac, których autorzy dochodzą do wniosku, że zmiany liczebności nie były zależne od zagęszczenia.

Tak np. Strecker i Emlen (1953) na podstawie badań nad zamkniętymi populacjami myszy z ograniczoną ilością pokarmu, dochodzą do wniosku, że spadek płodności następujący w miarę wzrostu liczebności populacji zależy nie tylko od braku pożywienia (a więc od zagęszczenia), lecz i od czynników socjalnych. Southwick (1955a), omawiając czynniki ograniczające liczebność zamkniętych populacji, wyraża się, że one są "...related to crowding and confinement, but not to density per se"; w jednej zaś z późniejszych prac Southwick (1958) dochodzi do wniosku, że "...mortality rates of the populations revealed no dramatic or conspicuous change throughout the density classes studied". Calhoun (1956) uważa, że na wzrost populacji wpływają różnice w "social behaviour", zaobserwowane u różnych szczebli badanych myszy. Wijngaarden (1960) na podstawie 3-letnich obserwacji czterech zamkniętych populacji *Microtus arvalis*, dochodzi do wniosku, że są procesy ekologiczne o dużym znaczeniu w życiu populacji, które nie są bezpośrednio zależne od zagęszczenia. Píše on: "In general I may say that mortality was not density-dependent in these confined populations, not even in juvenile age classes".

W bardzo interesującej pracy Anderson (1961) zestawia wszystkie znane mu prace, w których zajmowano się przyczynami określającymi liczebność myszy domowej. Poglądy autorów badających czynniki kierujące liczebnością są następujące: liczebność przy wysokich gęstościach zależy przede wszystkim od hierarchii socjalnej, przy średnich gęstościach — od tendencji do grupowości a przy gęstościach mniejszych — do stosunków terytorialnych.

W kilku pracach Instytutu Ekologii (np. Petruszewicz 1957, 1963b, Petruszewicz i Andrzejewski 1962) stwierdzono, że w zamkniętych populacjach białych myszy regulacja liczebności nie jest zależna od zagęszczenia. Zwrócono przy tym uwagę (Petruszewicz 1963b) na bardzo różną wartość identycznego zagęszczenia w zależności od fazy cyklu populacyjnego. Przy tym w omawianych populacjach wykazano istnienie mechanizmu regulacji liczebności, który leży w socjalnej organizacji populacji.

Dodać do tego należy liczne prace poświęcone stressowi (np. Chitty 1960, Christian 1961), w których często jest mowa o obecności innych osobników, o niebezpośredniej zależności stressu od zagęszczenia.

Wszystkie te prace świadczą, że są sytuacje, kiedy liczebność populacji nie zależy od zagęszczenia, bądź zależy nie tylko, lub też nie bezpośrednio od zagęszczenia. Mimo więc, iż zagęszczenie jest w życiu populacji momentem niezmiernie istotnym, muszą istnieć inne formy organizacji populacji, które wpływają na jej byt, na dynamikę liczebności.



## 3.1.3. Struktura wiekowa i płciowa

Bardzo obfitą literaturę znaleźć można na temat grup wiekowych i stosunku płci populacji. Od takiej czy innej kompozycji płciowej czy wiekowej populacji mogą w poważnym stopniu zależeć przyszłe jej losy. I odwrotnie, nieraz struktura płciowa czy wiekowa są determinowane przez stan populacji. Na przykład w zamkniętych populacjach myszy samice bardziej górują liczbowo nad samcami w okresach depresji niż w okresach szczytu (Petrusiewicz 1960). Rytm aktywności dobowej nutrii jest inny u młodych, a inny u dojrzałych płciowo zwierząt (Ryszkowski 1962). Pinowski (1965) wykazał, że u mazurek depresji podlegają głównie młode okazy z późnych miotów.

## 3.2. Organizacja przestrzenna populacji

Zależności i stosunki między komponentami populacji formują się zawsze w przestrzeni, toteż jednym z lepiej poznanych aspektów organizacji populacji jest organizacja przestrzenna.

Mówiliśmy już wyżej, że najprostszą charakterystyką organizacji przestrzennej organizmów w populacji jest liczba osobników przypadających na jednostkę przestrzeni, czyli zagęszczenie. Zagęszczenie jest najprostszym, niezmiernie istotnym czynnikiem — trudno te sprawy przecenić — lecz nie jedynym. Organizacja osobników w przestrzeni daje bardzo bogatą i różnorodną gamę zjawisk ekologicznych (stanów i procesów) zarówno stwarzających różny stopień prawdopodobieństwa kontaktów między osobnikami, jak również będących podstawą, stymulujących, a nawet warunkujących charakter tych kontaktów (np. tolerujący, przyjazny, czy też antagonistyczny). Wymienimy przykładowo i tytułarnie niektóre zjawiska z tego zakresu. Rozmieszczenie może być równomierne, przypadkowe lub też skupiskowe. Arealy osobnicze mogą mieć charakter zazębiających się "cruising range" lub "home range" albo też mogą to być areale bronione, tzn. terytoria. Różny też może być charakter wykorzystania przestrzeni życiowej: przypadkowy całego terytorium, tylko określonych ścieżek lub dróg, przywiązanie do pewnych punktów itp.

Jest oczywiste, że zarówno rozkład osobników w przestrzeni, jak i sposób jej wykorzystania przez poszczególne osobniki (czy też ich grupy lub kategorie) może w sposób istotny wpływać na losy osobników, a więc może być momentem określającym lub współokreślającym liczebność populacji.

W różnych warunkach ekologicznych, nawet u tego samego gatunku mogą występować różne przejawy organizacji przestrzennej i w różnym stopniu mogą one wpływać na współzależność tej struktury przestrzennej i losów poszczególnych osobników (ich grup lub kategorii) i przejawów „życia” populacji (np. na aktywność, liczbę i charakter osobników, stopień migracyjności populacji, prawdopodobieństwo narażenia na niebezpieczeństwo itp.). Organizacja przestrzenna stwarza więc osobnikom nieograniczenie wiele różnych możliwości życiowych, możliwości różnego prawdopodobieństwa przeżycia poszczególnych osobników, ich grup czy też kategorii. Organizacja przestrzenna może więc wpływać na liczebność populacji, jak też od niej zależeć. Są to zagadnienia od-



dawna w ekologii znane. W literaturze ekologicznej istnieje szereg uogólnień i podsumowań, że wymienimy choćby wypowiedzi Allee i in. (1949) o współzależnościach osobników w populacji, Naumova (1956, 1963) poglądy o przestrzennej organizacji gatunku i populacji geograficznej, lub też rozważania Lacka (1954) o biologicznym znaczeniu terytorializmu.

### 3.3. Migracyjność

Migracja jest formą przebywania organizmów w przestrzeni, czy też sposobem jej używania, a więc sposobem organizacji życia zbiorowiska organizmów (populacji, podgatunku, gatunku) w przestrzeni. Ma ona ogromny, często bezpośredni, wpływ na dynamikę liczebności. Nie będziemy tu omawiać oczywistego wpływu na liczebność populacji, jak ma emigracja czy też imigracja lub wreszcie zasiedlanie nowych środowisk. Sprawy te są znane i doczekały się już licznych uogólnień, np. piękna analiza biologicznego znaczenia migracji w życiu populacji dana przez Naumova (1963) lub też omówienie gatunkotwórczego znaczenia migracji i izolacji przez Mayra (1947). Zwrócić chcemy uwagę na zjawisko, które nazwaliśmy kiedyś migracją wewnątrzpopulacyjną czy też mikromigracją (Petrušewicz 1963c). Polega ono na tym, że w każdej populacji są osobniki, które nie są osiadłe, tzn. nie posiadają stałego areału (home range czy też cruising range), lecz wędrują (czynnie lub biernie) w obrębie populacji lub czasem do populacji sąsiadującej. Ta forma organizacji życia populacji w przestrzeni może mieć duży, a nieraz decydujący, wpływ na jej liczebność.

Znaczenie i rola jak również przyczyny i efekty tego typu migracji zostały dość szeroko omówione na sympozjum Komitetu Ekologicznego PAN (Stańczykowska i Wasilewski 1963, Andrzejewski, Kajak, Pieczyńska 1963). Przytoczymy parę przykładów. Związek migracji i zagęszczenia stwierdzono u ptaków leśnych (Wasilewski 1961), mazurka — *Passer montanus* L. (Piñowski 1965), *Viviparus fasciatus* (Stańczykowska 1959). U *Calandra granaria* L. stwierdzono układanie się migracyjności w regułę Allee: najmniejszą migracyjność obserwowano przy średnich zagęszczeniach (Sandner 1959). Zyromska-Rudzka (w druku) stwierdziła, że u *Tribolium* migracja doprowadza populację do określonego zagęszczenia, potem wyraźnie maleje. Pieczyńska (1964) zaobserwowała, że bierna migracja nicieni perifitonowych maleje z wiekiem populacji.

W szeregu badań drobnych gryzoni zaobserwowano, że ofiarą zmij padają głównie osobniki migrujące (Piełowski 1962); śmiertelność w pułapkach migrantów jest większa — a więc i kondycja gorsza — niż myszy osiadłych (Andrzejewski i Wrocławek 1961a); inne jest zapchlenie myszy migrujących niż osiadłych (Janion 1960, 1961).

Powyższe przykłady demonstrują współzależność mikromigracji i zagęszczenia, struktury płciowej czy wiekowej oraz organizacji społecznej — a więc zjawisk mających wpływ na liczebność. Mówią one, że stopień migracyjności populacji, stosunek liczbowy migrującej części populacji do osiadłej, zasięg migracji, migracja losowa czy też wybiórcza pewnych grup (wiekowych, płci, przestrzennych) itp., wszystko to są zjawiska w dużym stopniu decydujące o losach zarówno populacji,



jak i poszczególnych jej elementów (osobników, grup czy kategorii osobników). Przy tym podkreślić należy, że migracja jest procesem nadającym specyficzne piętno organizacji populacji, różnicując jej składowe na wyraźnie nierównocenne elementy.

### 3.4. Grupowość

Innym aspektem organizacji życia populacji może być wewnątrzpopulacyjne grupowanie się osobników, znane dobrze w swojej krańcowej formie — życia stadnego lub kolonijnego, kiedy to elementem populacji jest już nie osobnik, lecz stado lub kolonia (rój, mrowisko).

Stowarzyszanie się osobników może następować jako wtórny objaw rozmieszczenia przestrzennego, może jednak również wystąpić niezależnie od rozmieszczenia przestrzennego, może wpływać bezpośrednio ze stosunków między osobnikami. Podział populacji na bardziej lub mniej trwałe i bardziej lub mniej ostro zarysowane i odgraniczone jedna od drugiej grupy, może wpływać na bardzo różne procesy ekologiczne, np. na sposób wykorzystania przestrzeni, na prawdopodobieństwo kontaktów między elementami populacji, na charakter tych kontaktów, może różnicować osobniki na należące do danej grupy lub nie należące itd.

U myszy domowych, hodowanych w klatkach ca 6 m<sup>2</sup>, stwierdzono powstawanie grup osobników częściej ze sobą przebywających, czasem ostro odgraniczonych od innych grup lub od osobników samotnych (referat Petruszewicza)<sup>1</sup>. Grupy te były dość luźno związane z miejscem, a opierały się raczej na kontaktach między osobnikami.

### 3.5. Organizacja socjalna (hierarchia)

Zjawisko socjalnej organizacji wśród zwierząt, zwane hierarchią dominacji lub hierarchią socjalną, jest częstym sposobem uporządkowania stosunków i zależności między elementami populacji, jest jednym z lepiej poznanych przejawów ekologicznej organizacji populacji. Przejawy hierarchii mogą być bardzo różnorodne. Może to być uporządkowanie dominacji w drabinę nazwaną "peck order" (Allee 1931), występujące raczej u zwierząt stadnych. Może to być dominacja jednego lub paru osobników nad pozostałymi, nazwana przez Allee (1931) "peck right", a opisanego dokładnie dla myszy przez Uricha (1938). Stosunki dominacji układają się w przestrzeni, co daje bogatą gamę skomplikowanych zależności. Wreszcie dominacja może przejawiać się częściowym broniem swego obszaru życiowego, co najjaskrawiej wyraża się w postaci całkowicie bronionego terytorium.

Istotne jest, że organizacja socjalna różnicuje skład populacji na wyraźnie nierównocenne elementy.

Jak to wykazały liczne badania — hierarchia jest, przynajmniej w zamkniętych populacjach ssaków i ptaków, jednym z aspektów bardzo silnie wpływających na losy zarówno poszczególnych osobników, jak i całości populacji. Od stanu hierarchii zależy liczba walk, stopień antagonizmu między osobnikami ze wszystkimi dalszymi konsekwencjami,

<sup>1</sup> Wygłoszony na 129 spotkaniu American Association for the Advancement of Science — Philadelphia 26—30 XII 1962.



jak kanibalizm zwłaszcza młodych, ilość spożywanego pokarmu, rozrodczość i sposób kopulacji (Southwick 1955b, Petruszewicz 1960, 1963a). W populacjach myszy hodowanych w zagrodach ca 6 m<sup>2</sup> stwierdzono, że główny dominant może zajmować całą grupę gniazd, zaś osobniki stojące nisko w hierarchii „nocują” po kilkanaście w jednym gnieździe, śpiąc jeden na drugim nieraz w trzech warstwach (Petrusewicz, Walkowa dane niepublikowane). Łowność samców w pułapki jest nieprzypadkowa: stojące w hierarchii wysoko, mają łowność wyższą, a nisko — niższą od przypadkowej (Andrzejewski, Petruszewicz, Walkowa 1959).

Analiza danych z obserwacji dynamiki liczebności ok. 150 populacji, które obserwowano łącznie przez ok. 3000 miesięcy oraz wyników eksperymentów z indukowaniem wzrostu populacji, pozwoliła sformułować tezę, że za regulację i determinację liczebności zamkniętych populacji myszy jest odpowiedzialna właśnie organizacja socjalna (Petrusewicz 1957, 1960, 1963a). W tych populacjach organizacja socjalna jest tym, co określa się jako „density governing factor”. Jest to zgodne z tezą Andersona (1961), utrzymującego, że u myszy domowej, w populacjach o dużym zagęszczeniu, hierarchia socjalna kształtuje dynamikę liczebności. Na podstawie omawianej analizy sformułowano nawet (Petrusewicz 1963a) prawdopodobny mechanizm regulacji liczebności, który podamy w skrócie.

Mechanizm regulacji ilościowej w zamkniętych populacjach myszy polega na stałej zdolności do rozrodu, hamowanej okresowo (w okresie szczytu) przez zanik lub zmniejszenie się płodności i wzrost kanibalizmu młodzieży. Hamulce w postaci niedojadania i wynikające stąd zaburzenia w normie oestrus, prawdopodobnie resorpcji płodów, wadliwej kopulacji i kanibalizmu noworodków są uruchamiane przez wzrost liczby walk niekonkurencyjnych między samcami. Zwykle wcześniej ustępuje brak płodności, dopiero zaś później kanibalizm. Mechanizmów powodujących powrót płodności i zanik kanibalizmu nie potrafimy wskazać.

#### 4. Uwagi ogólne o organizacji populacji

Oczywiście, powyższymi przykładami nie wyczerpaliśmy różnorodności przejawów ekologicznej organizacji populacji. Można by wymienić jeszcze inne aspekty tej organizacji, można dalej pokazywać różnorodność już wymienionych zjawisk ekologicznych. Wydaje się jednak, że zasadniczy zarys obrazu został wyżej scharakteryzowany, toteż nie będziemy dalej mnożyć przykładów. Wskażemy natomiast na niektóre ogólne właściwości, charakterystyczne dla wszystkich lub większości zjawisk, które określiliśmy jako poszczególne aspekty ekologicznej populacji.

##### 4.1. Organizacja populacji stanowi całość

Mówiliśmy o różnych aspektach czy przejawach organizacji populacji i o ich wpływie na dynamikę liczebności. Było to oczywiście pewnego rodzaju uproszczenie. Organizacja jest całością, kompleksem. Poszczególne przejawy organizacji są współzależne i powiązane jedne



z drugimi. Wspomnijmy choćby, że wszystkie przejawy osobniczych procesów życiowych, a więc i te, które wpływają na inne osobniki, odbywają się w przestrzeni i zawsze w określonej liczbie osobników; prawdopodobieństwo zaś zaistnienia danego przejawu zależy zawsze od liczby i sposobu rozmieszczenia w przestrzeni; zwykle zaś nie tylko częstość, ale i charakter przejawu życiowego zależy od sposobu rozmieszczenia w przestrzeni i od liczby osobników. Charakter zaś i częstość przejawów życiowych wpływa z kolei na rozmieszczenie i stosunki liczbowe itp. Wszystko to powoduje, że organizacja populacji jest jakąś wypadkową, że decyduje o losach (czy też wpływa na losy) zarówno poszczególnych osobników, jak ich grup lub kategorii oraz wreszcie całej populacji — organizacja jako całość<sup>2</sup>. I tylko ze względów praktyczno-badawczych można mówić o poszczególnych przejawach organizacji, np. o organizacji socjalnej, czy też przestrzennej. Nie przeczy to oczywiście temu, że raz jedne przejawy organizacji, raz inne mają większe dla losów populacji znaczenie.

#### 4.2. Różnorodność i różnicowanie elementów populacji

Zwrócić należy uwagę na to, że zjawiska opisane jako aspekty czy przejawy organizacji opierają się na niejednakowości elementów populacji. Z kolei tam, gdzie potrafiliśmy wykazać wpływ organizacji na liczebność populacji, mechanizm tego wpływu był różnicujący, stawiający w różnych warunkach różne elementy populacji (pojedyncze osobniki lub pewne ich kategorie) dający im niejednakowe szanse. Wydaje się, że jest to powszechna i ogólna prawidłowość sposobu życia każdej populacji. Wydaje się dalej, że zasadniczy mechanizm oddziaływania organizacji populacji na jej liczebność polega zwykle nie na zwiększeniu śmiertelności lub rozrodczości, czy też prawdopodobieństwa przeżycia wszystkich osobników populacji, a właśnie na stwarzaniu różnych szans różnym kategoriom lub grupom osobników. I to kategoriom lub grupom różnym z punktu widzenia organizacji (np. migrant — osiadły, dominant — subdominant, należący do danej grupy — nie należący do niej, osobnik w skupisku — poza nim itp.).

#### 4.3. Względna trwałość organizacji populacji

Organizacja ekologiczna populacji może posiadać pewien bezwład, może posiadać zdolność trwania przez pewien czas. Każda „krzywa populacyjna” jest tego wymownym dowodem. Załóżmy, że w jakiejś populacji, w momencie przegęszczenia (np. najwyższy punkt między A i B na fig. 2) wytworzyła się organizacja populacji sprzyjająca śmiertelności i ograniczająca rozrodczość i przeżywalność noworodków. Liczebność populacji spada; zstępująca linia wskazuje w momencie B stan, przy którym w momencie A liczebność wzrastała. Często w okresie spadku liczebności już nie można zaobserwować zjawisk przegęszczenia, a śmiertelność jest nadal większa niż dopływ młodzieży i liczebność populacji spada jeszcze przez jakiś czas. W badanych po-

<sup>2</sup> Analogicznie jak czynniki środowiskowe: można mówić o wilgotności, temperaturze itd., ale działanie na organizm jest jakąś wypadkową.



pulacjach białych myszy obserwowano wielokrotnie, że powolny spadek lub utrzymywanie się na poziomie trwało kilka miesięcy, nieraz do roku. Przy tym osobniki były zdolne od rozrodu, gdyż nieraz po takim długim spadku lub stanie ekwilibrium zaczynała się zwiększać liczebność populacji. I znowu możemy obserwować, jak organizacja populacji sprzyjająca wzrostowi liczebności (stosunki między osobnikami sprzyjające rozrodczości i przeżywaniu młodych) utrzymuje się przez czas pewien, mimo iż liczebność przekroczyła stan, przy którym w innym przypadku zaczyna się spadek.

Ta właściwość organizacji populacji, polegająca na tendencji i zdolności trwania w stanie niezmiennym, jest zjawiskiem niezmiernie istotnym. Organizacja populacji wytwarza się w określonych warunkach ekologicznych. Nie ulega wątpliwości, że organizacja populacji jest jakimś wyrazem przystosowania się do tych, a nie innych warunków

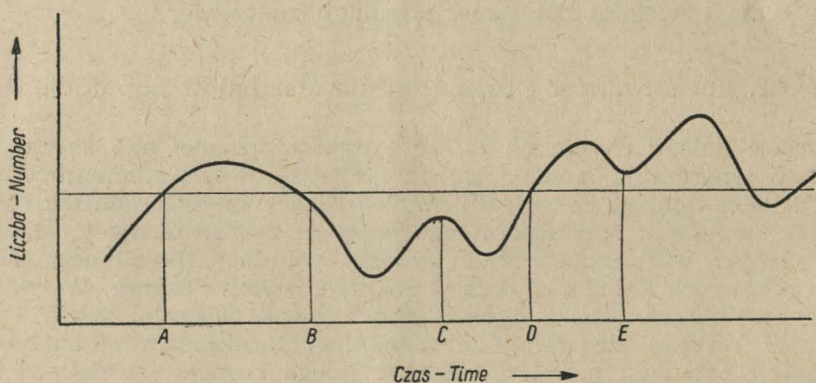


Fig. 2. Hipotetyczna krzywa wahań liczebności populacji. Objasnienia w tekście  
The hypothetical curve of oscillations in population numbers

ekologicznych. Gdyby jednak organizacja natychmiast i bezpośrednio reagowała zmianą na wpływy zewnętrzne, byłaby jedynie narzędziem przystosowania się. Nie można by sobie wszakże wyobrazić mechanizmu modyfikowania tych wpływów. Organizacja populacji wytwarza się bowiem w określonych zewnętrznych warunkach ekologicznych (środowisko i biocenoza), których działanie może być modyfikowane przez organizację już istniejącą, wytworzoną przez sytuację ekologiczną w okresie poprzednim. Ten względny bezwład organizacji populacji powoduje, że może ona nie tylko być mechanizmem adaptacji, ale również może modyfikować wpływy zewnętrzne, i tą drogą wpływać na procesy, od których zależą zmiany liczebności.

#### 4.4. Dwustronna zależność organizacji i dynamiki liczebności

Ostatni wreszcie z ogólnych aspektów organizacji populacji był już kilkakrotnie omawiany, toteż wystarczy go tu omówić w skrócie: istnieje dwustronna zależność między strukturą populacji i procesami populacyjnymi. Organizacja populacji jakiegoś gatunku, w danych warunkach ekologicznych (środowiskowych i biocenotycznych) zależy od



dynamiki liczebności populacji, z kolei zaś wytworzona już organizacja wpływa na dynamikę: może być czynnikiem decydującym o dynamice (density governing factor) lub też może modyfikować działanie środowiska zewnętrznego (osłabiać, nasilać lub nawet zmieniać kierunek wpływów środowiska i biocenozy w stosunku do pewnych osobników lub ich grup czy kategorii).

## 5. Organizacja a struktura populacji

Pojęcie organizacji populacji ujęte zostało bardzo szeroko. Obejmuje ono zarówno stany (np. liczbowy stosunek płci czy klas wieku, skupiskowe czy też przypadkowe rozmieszczenie w przestrzeni, wielkości i kształt areału itp.), a więc zjawiska, które by można określić i jako ekologiczną strukturę populacji, i jako procesy (np. antagonistyczne czy tolerancyjne stosunki, mikromigracja, obrona terytorium, aktywność). Tak określone pojęcie nie jest więc jednorodne, obejmuje ono strukturę i procesy, a więc kategorie zjawisk, które w autobiologii są przedmiotem badań odrębnych dyscyplin — morfologii i fizjologii. Tak szeroki zakres pojęcia przyjęliśmy świadomie. Istnieją bowiem przesłanki, z których wynikałoby, że na poziomie jednostki zbiorczej jaką jest populacja, dogodnym obiektem badań i rozważań jest właśnie organizacja populacji — zjawiska obejmujące łącznie strukturę i procesy wewnątrzpopulacyjne.

Przesłanka 1. Jednym z głównych i ostatecznych celów ekologii jest poznanie prawidłowości i praw rządzących dynamiką liczebności. Stąd więc ekolog interesuje zarówno struktura, jak i procesy populacyjne przede wszystkim z punktu widzenia ich oddziaływania, ich znaczenia dla dynamiki liczebności populacji. Otóż z tego punktu widzenia pojęcie „organizacja” jest bardziej uniwersalne. Dynamika populacji jest zawsze w ostatecznym rzędzie określana przez rozrodczość i śmiertelność. Wyobrazić sobie można dwojakiemu rodzajowi wpływ organizacji (struktury i procesów) populacji na dynamikę liczebności: organizacja populacji może modyfikować wpływ czynników zewnętrznych lub też działalność samych osobników populacji wpływa na losy (a więc i na rozrodczość i śmiertelność) innych osobników.

Jeśli chodzi o drogę pierwszą (modyfikacja czynników zewnętrznych), to może tu grać rolę zarówno struktura (stan), jak i procesy. Na przykład rozmieszczenie w przestrzeni (struktura) może dawać różne szanse przeżycia i rozrodu różnym osobnikom w zależności od ich miejsca. Tak samo aktywność czy mikromigracja (procesy) mogą wpływać na losy osobników, np. osobniki aktywniejsze mogą mieć większe szanse znalezienia pokarmu czy zdobyczy; inne prawdopodobieństwo stania się ofiarą ma migrant, a inne — osobnik osiadły. W ten sposób modelując działanie czynników ekologicznych zarówno biotycznych jak i środowiskowych, określając zakres ich działania, o zmianach liczebności może współdecydować zarówno struktura, jak i procesy, a więc zespół zjawisk określony przez nas jako „organizacja populacji”.

Inaczej jest z drugą drogą oddziaływania, tzn. z wpływem działalności osobników na losy innych osobników. Taki wpływ na zmianę szans przeżycia i rozrodczość może dokonywać się dzięki procesom życiowym osobników. Sama struktura populacji (stan) może być tylko



właściwością bazy, która ma wpływ na charakter i częstość działalności życiowych.

Powyższe stwierdzenie można by ująć następująco: te zjawiska ekologiczne, które można nazwać strukturą ekologiczną populacji, mogą różnicować wpływ czynników zewnętrznych; te zjawiska, które można by nazwać funkcją (procesy), mogą zarówno modyfikować czynniki zewnętrzne, jak i oddziaływać bezpośrednio (bezpośrednie i pośrednie współzależności między osobnikami). Dogodniejszym przeto narzędziem pojęciowym jest organizacja, obejmująca zarówno strukturę jak i procesy populacyjne.

Przesłanka 2. W praktyce badawczej często jest bardzo trudno (o ile w ogóle możliwe) rozróżnić w jednostkach zbiorczych strukturę i funkcję, czy sam proces migracji. Weźmy na przykład migrację: można wprowadzić proces migracji wyrazić liczbą migrantów i osobników osiadłych (struktura migracyjna populacji), lecz trudno już wyrazić w kategoriach struktury szybkość migracji — zjawisko ekologiczne często mające duży wpływ. Podobnie takie zjawiska, jak opieka nad młodymi, walki między samcami myszy, agresywne czy przyjazne lub tolerujące stosunki między osobnikami populacji niezmiernie trudno wyrazić oddzielnie w pojęciach struktury i funkcji. A przecież są to zjawiska, które mogą — jak widzieliśmy wyżej — nie tylko modyfikować wpływy środowiska, lecz nawet decydować o dynamice liczebności.

Rozróżnianie w populacjach struktury i funkcji zmuszałoby do rozparcelowania każdego niemal zjawiska ekologicznego na „stan” i „proces”, czego konsekwentne przeprowadzenie byłoby niezmiernie trudne lub zgoła niemożliwe.

Przesłanka 3. Wydaje się nam, że trudność ścisłego i logicznego rozdziału na strukturę i funkcję są w biologii zjawiskiem ogólnym. Przedmiotem badania biologii są układy żywe, zawsze wykonujące funkcje. Dlatego z trudnościami ścisłego rozdzielenia struktury i funkcji boryka się nawet autbiologia. Wyrazem tego jest chociażby powstawanie takich terminów jak „morfofizjologia” — przejaw poszukiwania aparatu pojęciowego, oddającego jednocześnie budowę i funkcję. Czy krążenie krwi można rozpatrywać tylko pod kątem budowy układu krążenia? W organizmie krew krąży zawsze — gdy krew przestaje krążyć, organizm przestaje być organizmem, chociaż struktura układu trwa jeszcze. O istocie organizmu decyduje to właśnie, że serce bije i krew krąży, że bez przerwy istnieje wymiana materii za środowiskiem. Jeśli więc takie pytania można sobie stawiać w odniesieniu do organizmu, to trudności jeszcze wzrosną, gdy rozważać populację, która jest nie organizmem a jednostką zbiorczą.

Wielu ekologów słusznie podkreśla, że jednostki ekologiczne są przede wszystkim funkcjonalne. Na przykład Odum (1959) uważa, że jednostki zbiorcze są przede wszystkim funkcjonalne. Teza ta wydaje się nam słuszna. Można też chyba zaryzykować twierdzenie, że jest duża różnica w wadze pojęcia struktury w odniesieniu do organizmu i do jednostki ekologicznej (populacji, ekosystemu). Badanie bowiem czystej, statycznej struktury (budowy) ma inny (głębszy) sens w odniesieniu do organizmu, a inny w odniesieniu do zbiorczej jednostki życia.

Po pierwsze bowiem budowa organizmu jest archiwum jego historii, poznanie jej jest jednym z narzędzi badania ewolucji. Natomiast struktura ekologiczna jednostek zbiorczych, odzwierciedla bardzo niedawną



przeszłość, przy tym odzwierciedla ją bardzo niejednoznacznie; nie jest narzędziem badania przeszłości tej jednostki.

Po drugie organizm jest nieporównanie ściślej zintegrowaną całością; stąd stopień swobody realizacji określonego procesu dla danej struktury jest w organizmie znacznie niższy niż w populacji (jednostce zbiorczej).

Stąd nawet z teoretycznego punktu widzenia wydaje się, że w ekologii przydatniejsze byłoby pojęcie, które obejmuje funkcjonowanie populacji — określa częstość (prawdopodobieństwo) i charakter przejawów życiowych, odbywających się w przestrzeni i zależnych od stosunków liczbowych — to znaczy organizacja populacji.

#### PIŚMIENNICTWO

- Allee, W. C. 1931 — Animal aggregation. A study in general sociology — Chicago.
- Allee, W. C., Emerson, A. E., Park, O., Park, T. and Schmidt, K. P. 1949 — Principles of animal ecology — Philadelphia-London.
- Anderson, P. K. 1961 — Density, social structures and non social environment in house-mouse populations and the implications for regulation of numbers — Trans. N. Y. Acad. Sci. s. II, 23: 447—451.
- Andrzejewski, R., Kajak, A., Pieczyńska, E. 1963 — Efekty migracji — Ekol. Pol. B: 161—172.
- Andrzejewski, R., Petruszewicz, K., Walkowa, W. 1959 — Preliminary report on results obtained with a living trap in a confined population of mice — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 7: 367—370.
- Andrzejewski, R., Wrocławek, H. 1961a — Mortality of small rodents in traps as an indication of the diminished resistance of the migrating part of a population — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 9: 491—492.
- Andrzejewski, R., Wrocławek, H. 1961b — Mass occurrence of *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) and variations in the number of associated *Muridae* — Acta theriol. 5: 173—184.
- Calhoun, J. B. 1956 — A comparative study of the social behavior of two inbred strains of the house mice — Ecol. Monogr. 26: 81—103.
- Chitty, D. 1960 — Population processes in the vole and their relevance to general theory — Canad. J. Zool. 38: 99—113.
- Christian, J. J. 1961 — Phenomena associated with population density — Proc. nat. Acad. Sci. Washington, 47: 428—449.
- Grębecki, A., Petruszewicz, K. 1963 — Density and size of medium in populations of *Paramecium caudatum* — Ekol. Pol. A, 11: 589—600.
- Janion, S. M. 1960 — Quantitative dynamics of fleas (*Aphaniptera*) infesting mice of Puszcza Kampinowska Forest — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 8: 213—218.
- Janion, S. M. 1961 — Studies on the differentiation of a house mice population according to the occurrence of fleas (*Aphaniptera*) — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 9: 501—506.
- Lack, D. 1954 — The natural regulation of animal numbers — Oxford, 343 pp.
- Mayr, E. 1947 — Systematics and the origin of species — New York.
- Naumov, N. P. 1956 — Meżvidovye i vnutrividovye otnošenija u životnych — Usp. sovr. Biol. 41: 74—89.
- Naumov, N. P. 1963 — Ekologija životnych — Moskva, 618 pp.



- Odum, E. P. 1959 — Fundamentals of ecology — Philadelphia-London, 562 pp.
- Petrusewicz, K. 1957 — Investigation of experimentally induced population growth — Ekol. Pol. A, 5: 281—309.
- Petrusewicz, K. 1960 — An increase in mice population induced by disturbance of the ecological structure of the population — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 8: 301—304.
- Petrusewicz, K. 1963a — Population growth induced by disturbance in the ecological structure of the population — Ekol. Pol. A, 11: 87—125.
- Petrusewicz, K. 1963b — General remarks on the productivity of confined populations — Ekol. Pol. A, 11: 617—624.
- Petrusewicz, K. 1963c — Zagajenia sympozjum poświęconego zagadnieniom migracji — Ekol. Pol. B, 9: 125—129.
- Petrusewicz, K., Andrzejewski, R. 1962 — Natural history of a free-living population of house mice (*Mus musculus Linnaeus*) with particular reference to groupings within the population — Ekol. Pol. A, 10: 85—122.
- Petrusewicz, K., Prus, T., Rudzka, H. 1963 — Density and size of medium in populations of *Tribolium* — Ekol. Pol. A, 11: 603—608.
- Petrusewicz, K., Ryszkowski, L., Tarwid, K. 1958 — Jednostki podlegające ewolucji. (Problemy Ewolucjonizmu, IV s. 174—234) — Warszawa.
- Petrusewicz, K., Trojan, P. 1963 — The influence of the size of the cage on the numbers and density of a selffringing population of white mice — Ekol. Pol. A, 11: 612—614.
- Pieczyńska, E. 1964 — Investigations on colonization of new substrates by nematodes (*Nematoda*) and some other periphyton organisms — Ekol. Pol. A, 12: 183—234.
- Pielowski, Z. 1962 — Untersuchungen über die Ökologie der Kreuzotter (*Vipera berus* L.) — Zool. Jb. Syst. 89: 479—500.
- Pinowski, J. 1965 — Overcrowding as one of the causes of dispersal of young of Tree Sparrows — Bird Study, 12: 27—33.
- Ryszkowski, L. 1962 — Differences in trapping frequency of coypu — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 10: 91—94.
- Sandner, H. 1959 — Dalsze badania nad rolą i charakterem zagęszczenia populacji u woika zbożowego (*Calandra granaria* L.) — Ekol. Pol. B, 5: 261—265.
- Simpson, G. G. 1950 — The meaning of evolution — New Haven, 364 pp.
- Southwick, C. H. 1955a — The population dynamics of confined house mice supplied with unlimited food — Ecology, 36: 212—224.
- Southwick, C. H. 1955b — Regulatory mechanisms of house mouse populations: Social behaviour affecting litter survival — Ecology, 36: 627—634.
- Southwick, C. H. 1958 — Population characteristics of house mice living in English corn ricks: Density relationships — Proc. zool. Soc. London, 131: 163—175.
- Stańczykowska, A. 1959 — Rozmieszczenie i dynamika liczebności żyworódki paskowanej *Viviparus fasciatus* Müll. na terenie łąchy Konfederatka — Ekol. Pol. B, 5: 55—60.
- Stańczykowska, A., Wasilewski, L. 1963 — Przyczyny i przebieg migracji — Ekol. Pol. B, 9: 151—160.
- Strecker, L. R., Emlen, J. T. 1953 — Regulatory mechanisms in house-mouse populations: the effect of limited food supply on a confined population — Ecology, 34: 375—386.
- Uhrich, J. 1938 — The social hierarchy in albino mice — J. Comp. Psychol. 25: 373—413.



- Wasilewski, L. 1961 — Certain aspects of the habitat selection of birds — *Ekol. Pol. A*, 9: 111—137.
- Wierzbowska, T., Petruszewicz, K. 1964 — Residency and rate of disappearance of the free-living populations of the house mouse (*Mus musculus* L.) — *Ekol. Pol. A*, 11: 557—574.
- Wijngaarden, A. van 1960 — The population dynamic of four confined population of the continental vole *Microtus arvalis* — *Meded. R.J.V.O.N.* 84.
- Wright, G. G. 1949 — Adaptation and selection (Jepsen G. L., Mayr, E., Simpson, G. G. (editors) — *Genetics, paleontology and evolution*) — Princeton N.Y.
- Żyromska-Rudzka, H. (w druku) — Liczebność a emigracja *Tribolium* z ograniczonych środowisk — *Ekol. Pol. A*.

## DYNAMICS, ORGANIZATION, AND ECOLOGICAL STRUCTURE OF POPULATION

### Summary

The treatise is a generalization of many papers by workers of the Institute of Ecology, Polish Academy of Sciences.

Any population, i.e., co-occurring representation of a given species in a given environment, generates a defined ecological organization of population. The term "organization" involves both the ecological structure of population (structure) and intra-population processes (function). The ecological structure of population refers to numerical relationships (the size of population or total number of individuals, density or number of individuals per unit surface, sex ratio, age distribution, incidence of different categories of individuals, e.g., migrants, dominants, etc.) and the type of spatial distribution (random, clumped, or uniform, occurrence in groups, flocks, migrations, etc.).

The population processes involve all types of relationships and co-dependences among the population components, integrating the group of individuals into a specific entity — the population.

The co-dependences among individuals originate due to normal, everyday life activities of organisms. They can be direct ones — the effects of some individuals on others, very diversified and of different intensity (e.g., cannibalism, killing or fights, repugnance from certain places, the stress phenomenon, association, cooperation, collective search for food, reproductive activities, etc.), or indirect ones (through favourable or harmful changes in the environment, competition for food, common predators, etc.).

For a given species and under given ecological conditions the character and frequency of these normal, everyday life activities, the probability of their occurrence, depends on the existing, earlier generated, organization (of numerical and spatial relationships) and on the type of life processes exercised within the scope of species possibilities.

A number of illustrative examples of population organization and the effects of organization on numerical dynamics are given, and conclusions are drawn as to the general regularities of the population organization.

1. The organization of population is an integral unity. One can study its particular aspects for practical and cognitional convenience, since once some aspects are more important and in other time — others, but it is always a kind of resultant which affects the organism.



2. The organization is based on differentiation of population elements and, in turn, the mechanism of its action being differentiative puts the individuals into different situations and conditions, rendering uneven chance to some of individuals, or their groups or categories.

3. The organization of population exhibits a certain permanence, inertness. It originates under strictly defined ecological conditions, but once generated it reveals certain inertness. This leads to a conclusion that it can be considered not only as the adaptional mechanism but also as the factor modifying the external influences.

4. There is a constant, reciprocal dependence between the dynamics and the organization of population.

Further, a general discussion is given of such concepts as "structure", "function", and "organization" when applied to biological phenomena.