

JADWIGA ŁUCZAK i KAZIMIERZ TARWID

Instytut Ekologii PAN

Warszawa

Problematyka stosunków ekologicznych między drapieżcą a ofiarą*

Wzrastająca w ostatnim dziesięcioleciu ekologiczna literatura dotycząca oddziaływania na siebie drapieżcy i ofiary, zarówno badawcza, oparta na materiałach, jak też teoretyczno-poglądowa wskazuje nie tylko na fakt rozwoju tej problematyki, ale również na wzrost tendencji krytycznych w stosunku do dawnych ekologicznych uogólnień powszechnie przyjętych przez większość ekologów lub przynajmniej przez nich nie negowanych. Do nich należy np. klasyczny model Volterry (Volterra i d'Ancona 1935) i większość klasycznych opracowań Gausego (np. 1934, 1935) i szkół eksperymentalnych, które się od niego wywodzą. Założeniem tych modeli jest przypadkowość spotkań drapieżcy z ofiarą. Efektywność wzajemnych oddziaływań opiera się przede wszystkim na liczbie spotkań, których losowość jest warunkiem sine qua non matematycznych wzorów ilustrujących to oddziaływanie oraz wszystkich trzech praw Volterry. Oczywiście nie kwestionuje się istnienia tego typu spotkań między antagonistycznymi partnerami, ale zaczyna się podważać tę prawidłowość jako zasadę obowiązującą we wszystkich sytuacjach ekologicznych.

Do współcześnie rewidowanych należą prawidłowości wynikające ze stosunku zagęszczeń obu komponentów układu. Twierdzenia Nicholsona (1933), o naczelnej roli konkurencji wewnątrzgatunkowej w regulacji liczebności oraz poglądy wielu ekologów na temat wyłącznej roli regulacyjnej czynników zależnych od zagęszczenia populacji, są modyfikowane lub pogłębiane. Praktyka badawcza obaliła szerokie uogólnienia, które ekolodzy w jak najlepszej wierze usiłowali przypisać naturze. W ramach teorii czynników zależnych od zagęszczenia powstało wiele nowych pojęć, np. pojęcie progu zagęszczenia, począwszy od którego zjawiska zależności działania wielu czynników biotycznych (np. drapieżcy), od zagęszczenia populacji zmieniają swój charakter; pojęcie reagowania przez funkcję (functional response), czyli zależność liczby zjadanych ofiar od ich zagęszczenia w środowisku, pojęcie reagowania przez liczbę (numerical response), czyli zależność liczebności czy zagęszczenia drapieżców od zagęszczenia ofiar w środowisku (Holling 1959,

*Uwagi na marginesie sesji poświęconej temu zagadnieniu na VIII Zjeździe Polskiego Towarzystwa Zoologicznego w Olsztynie.

1961, Tinbergen 1960, Leroux 1963, Morris 1963, Buckner i Turnock 1965).

Krytyka i nowe propozycje ujmowania stosunku drapieżca — ofiara idą w różnych kierunkach. Oto kilka z nich.

1. Poszukiwania innego typu wpływu drapieżcy na ofiarę, niż wpływ na jej liczebność. Tu wchodzi np. badania nad zmianą struktury wiekowej czy płciowej populacji ofiar, nad zmianą szybkości dojrzewania młodych osobników w populacjach wyzeranych, nad wpływem na wydajność ekologiczną ofiary itp. (np. badania Slobodkina 1962a i 1962b).

2. Dyskusje naukowe w pracach nad znaczeniem drapieżcy jako regulatora liczebności ofiar (np. Voûte 1958, Huffaker 1958, Tinbergen 1960, Holling 1959, 1961 i inni). Badacze dochodzą do wniosku, że inny jest sposób działania i inne skutki ekologiczne działania drapieżcy niewyspecjalizowanego i wyspecjalizowanego (patrz artykuł opracowany przez zespół pracowników Instytutu Ekologii — Breymeyer i in. 1964) oraz że istnieją zależności efektów drapieżnictwa od sytuacji ekologicznej. To prowadzi do dalszych kierunków rozwojowych omawianej problematyki.

3. Poszukiwania czynników modyfikujących sposób działania drapieżcy np. różnych czynników fizyko-chemicznych środowiska działających na układ drapieżca-ofiara. Pewną odmianę tego kierunku stanowią:

4. Poszukiwania wpływu samej struktury środowiska na efekty działania drapieżcy (roz rozmieszczenie kryjówek, dróg i ścieżek, którymi chodzą zwierzęta, rozmieszczenie pokarmu ofiar i jego dostępność). Znane są z tego zakresu prace np. Huffakera (1958) i Turnbulla (1960, 1964).

5. Poszukiwania wpływu zagęszczenia populacji ofiary na efekty drapieżnictwa. Ten od dość dawna rozwijający się kierunek, o którego krytyce pisaliśmy na wstępie, ma coraz ciekawsze wyniki, chociaż wciąż brak podsumowania wiedzy na ten temat. Znajduje się on w trakcie dyskusji i krytyki starych uogólnień.

6. Poszukiwania wpływu większych układów ekologicznych na zależności między drapieżcą a ofiarą — np. komponentów konkurencyjnego zespołu ekologicznego, zawierającego kilka lub kilkanaście gatunków drapieżców lub ofiar, prowadzących podobny tryb życia. W takim wypadku często wchodzi w grę konkurencja o te same ofiary lub o skuteczniejsze unikanie drapieżcy, albo zmniejszenie presji drapieżcy w wypadku kilku gatunków ofiar i jednego drapieżcy. Poszukiwania nad niezbadanymi dotąd dokładnie, a kryjącymi w sobie wiele nieznanymi jeszcze ciekawych prawidłowości, wielostopniowymi zależnościami sieci drapieżców i ofiar lub nad zależnościami w łańcuchu pokarmowym np. typu roślinożerca — drapieżca — pasożyt. Różne kombinacje tych układów prowadzą do zasadniczo różnych efektów działania regulacyjnego ze strony drapieżcy. Poza oddziaływaniem bezpośrednim wchodzi tu w grę również oddziaływanie pośrednie np. poprzez zmiany struktury populacji, co również wpływa na efekty oddziaływania drapieżcy. Omawiając ten kierunek, podaliśmy parę uwag objaśniających, gdyż jest on raczej kierunkiem przyszłych niż współczesnych badań. Można wymienić b. nieliczne prace tego nurtu np. MacArthur'a (1955).

7. Poszukiwania wpływu drapieżcy na produktywność ofiary, np. pró-

by Slobodkina (1962a, 1962b) wprowadzenia różnych wskaźników ekologicznej wydajności.

Powyższa problematyka badań, rozwijających się intensywnie w różnych kierunkach, nie była w całości reprezentowana w doniesieniach na Zjeździe lub też była traktowana marginesowo. Brakowało np. omówienia bardzo interesujących zagadnień wpływu drapieżcy na produktywność ofiary (i vice versa).

Kierunek 1 reprezentował referat Tarwida „Rola drapieżcy w stymulowaniu liczebności ofiary”. Referat zilustrowano serią eksperymentów z patyczkami (Tarwid 1964), gdzie wpływ drapieżnictwa zaznaczył się w kompensacyjnych zmianach szybkości dojrzewania młodych osobników w populacji, w ich strukturze wiekowej itp. Wielkość tej kompensacyjnej reakcji rośnie wraz ze wzrostem presji drapieżcy.

Do kierunku 2 można zaliczyć referat Kaczmarka „Stosunki drapieżca — ofiara w wielogatunkowych układach biocenotycznych”, w którym autor uzasadnił pogląd, że możliwości regulacji przy istnieniu kilku gatunków ofiar i kilku gatunków drapieżców, związanych z sobą np. zależnościami konkurencyjnymi, znacznie się wzbogacają. Można tu również zaliczyć doniesienie Kajaka i Pieczyńskiego (1966), z którego wynika brak znaczenia regulacyjnego drapieżców. Działanie warunków środowiska bentosu badanych jezior na populacje *Chironomidae* jest większe niż oddziaływanie drapieżcy. Działanie drapieżcy kształtuje się, zdaniem autorów, różnie, zależnie od aktualnie istniejących warunków. Brak wpływu regulacyjnego stwierdził również Niemczyk (1966) przy badaniach liczby larw szkodnika przypadającego jako pokarm na 1 larwę *P. ambiguus*.

Kierunek 3 reprezentowany był przez tę część problematyki doniesienia Niemczyka (1966), w której autor omawiał modyfikujące działanie temperatury na proces drapieżnictwa. Niższa temperatura wyraźnie zmniejsza intensywność odżywiania się, a więc liczba wysysanych larw w ciągu całego życia drapieżcy jest większa w niższej temperaturze. Tu również mieści się doniesienie Kajaka i Wiśniewskiego (1966) o różnej intensywności wyżerania *Tubificidae* przez ryby na różnych głębokościach jezior, przypuszczalnie mające związek z ograniczeniem na większych głębokościach presji drapieżców na skutek gorszych warunków tlenowych.

Do kierunku 4 częściowo należy doniesienie Zimki (1966) o wpływie zaskórności pokarmowej i jakościowego składu pokarmu na wybiórczość pokarmową żab, oraz doniesienie Kiełczewskiego i Bałazego (1966).

Do kierunku 5 można zaliczyć doniesienie Węgorzka i Schmidta (1966), w którym m.in. poszukiwano eksperymentalnie takiego zagęszczenia drapieżcy, które pozwalałoby efektywnie regulować liczebność stonki ziemniaczanej. Stwierdzono, że potrzeba 6000 imagines pluskwiaka na 1 ha ziemniaków. Autorzy stwierdzają również, że liczba niszczonych osobników stonki rośnie w miarę zwiększania się gęstości jej populacji. Również we wspomnianym już wyżej doniesieniu Niemczyka (1966) mowa jest o większej efektywności drapieżcy przy większym zagęszczeniu ofiary. W doniesieniu Kajakowej (1965), które dotyczyło działalności drapieżcy niewyspecjalizowanego, podkreśla się fakt selektywności połowu owadów w sieci dwóch gatunków pajaków i braku zależności liczby owadów w sieciach od ich gęstości w środowisku. W donie-

sieniu Narkiewicz-Jodko (1966) omawia zjawisko intensywniejszego gromadzenia się drapieżców (*Coccinellidae*) przy wzrastających populacjach ofiar (*Aphis fabae*).

Kierunek 6 reprezentował w całości wspomniany wyżej referat Kaczmarka oraz doniesienie Kurstaka (1966), w którym autor podaje wyniki badań nad wzajemnym oddziaływaniem trzech komponentów układu: bakterii *Bacillus thuringiensis* przenoszonej przez pasożytniczą błonkówkę na szkodnika mąki *Ephestia kühniella* (szkodnik — entomofag — pasożyt). Obserwuje się w tym układzie wzmożenie patogennej działalności bakterii w stosunku do szkodnika. Następuje szybsza redukcja szkodnika przy jednoczesnej działalności bakterii i entomofaga. Śmiertelność znacznie wzrasta po wprowadzeniu pokładelkiem bakterii do jamy ciała w porównaniu z działaniem tychże bakterii podanych „per os”.

Nawiązując do kierunków, w których rozwijają się badania nad oddziaływaniem drapieżcy, a zwłaszcza do kierunku oceny znaczenia regulacyjnego drapieżcy, należy podkreślić fakt rozbieżności poglądów różnych autorów na znaczenie regulacyjne drapieżcy, mającej swoje źródła w różnych wynikach badań nad zjawiskiem regulacji populacji ofiary. Widać obecnie jasno, że nie można doszukać się jednej prawidłowości ekologicznej rządzącej układem drapieżca — ofiara, że efektywność drapieżcy może zależeć od wielu czynników działających tak na populację drapieżcy, jak i na populację ofiary. Bardzo znamienne były pytania i próby dyskusji na sesji na ten temat zresztą z braku czasu nie rozwinięte, które można streścić w zdaniu: jaką przyszłość może mieć tzw. zwalczanie biologiczne szkodników? Na to odpowiedzieć można tylko w każdym poszczególnym przebadanym przypadku działania drapieżców, bo — pomijając nawet ważny niejednokrotnie wpływ czynników np. pogodowych — zależności kształtują się inaczej przy różnych zagęszczeniach obu populacji układu (drapieżce niewyspecjalizowane są często znacznie bardziej efektywne przy mniejszych zagęszczeniach ofiar) i warunkowane są istnieniem innych drapieżców odżywiających się tą samą ofiarą i innych gatunków ofiar tego samego drapieżcy. Efektywność zwalczania biologicznego staje się w tych warunkach uzależniona w zasadniczy sposób od umiejętnego wykorzystania sytuacji ekologicznych.

Po dłuższym okresie zastoju w badaniach dotyczących stosunków drapieżnictwa obserwujemy ponowne ożywienie i wzrost zainteresowania badaczy. Potrzeby praktyki ochroniarskiej oraz zagadnienia eksploatacji populacji zwierząt użytecznych spowodowały zarówno zwrot w kierunku podejmowania tego typu badań, jak również potrzebę zrewidowania starych modeli i wyobrażeń teoretycznych. Zbiór referatów, który był przedmiotem narad sesji, miał bardzo szczupłe ramy czasowe, tak że nie mógł się rozwinąć w prawidłowe sympozjum. Jest on jednak dobrą ilustracją faktu naukowej aktualności tego kierunku jak i informacją, jak rozwija się w różnych ośrodkach biologicznych w Polsce.

Piśmiennictwo

- Breymeyer, A., Gałęcka B., Kajak A., Łuczak, J. 1964 — Różne aspekty oddziaływania drapieżcy na liczebność ofiar i warunki modyfikujące to działanie — Pol. Pismo ent. s. B 17 (33—34): 79—87.

- Buckner, C. H., Turnock, W. J. 1965 — Avian predation on the larch sawfly, *Pristiphora erichsonii* (Htg.) (Hymenoptera: Tenthredinidae) — Ecology, 46: 223—236.
- Gause, G. F. 1934 — The struggle for existence — Baltimore.
- Gause, G. F. 1935 — Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie — Actualités sci. industr. 277: 1—61.
- Holling, C. S. 1959 — The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the european pine sawfly — Canad. Ent. 91: 293—320.
- Holling, C. S. 1961 — Principles of insect predation — Ann. Rev. Ent. 6: 163—182.
- Huffaker, C. B. 1958 — Experimental studies on predation: dispersion factors and predator-prey oscillations — Hilgardia, 27: 343—382.
- Kajak, A. 1965 — Quantitative analysis of relations between spiders (*Araneus cornutus* Clerck and *Araneus quadratus* Clerck) and their prey — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 13: 515—522.
- Kajak, Z., Pieczyński, E. 1966 — Wpływ drapieżców bezkręgowych na liczebność organizmów bentosowych (głównie *Chironomidae*) — Ekol. Pol. B, 12: 175—179.
- Kajak, Z., Wiśniewski, R. J. 1966 — Próba oceny intensywności wyżerania *Tubificidae* przez drapieżce — Ekol. Pol. B, 12: 181—184.
- Kiełczewski, B., Bałazy, S. 1966 — Zagadnienia drapieżnictwa roztoczy (*Acarina*) na jajach korników (*Scolytidae*, *Coleoptera*) — Ekol. Pol. B, 12: 161—163.
- Kurstak, E. 1966 — Wpływ pasożyta *Nemeritis canescens* Grav. i bakterii *Bacillus thuringiensis* Berl. na redukcję liczebności populacji wspólnego gospodarza *Ephestia kühniella* Zell. — Ekol. Pol. B, 12: 153—156.
- Leroux, E. J. (Ed.) 1963 — Population dynamics of agricultural and forest insect pests — Mem. ent. Soc. Canad. 32: 1—103.
- MacArthur, R. 1955 — Fluctuations of animal populations and a measure of community stability — Ecology, 36: 533—536.
- Morris, R. F. 1963 — Predation and the spruce budworm — Mem. ent. Soc. Canad. 31: 244—248.
- Narkiewicz-Jodko, J. 1966 — Dynamika rozwoju populacji mszycy burakowej (*Aphis fabae* Scop.) i drapieżców z rodziny *Coccinellidae* na plantacjach buraczanych — Ekol. Pol. B, 12: 165—167.
- Nicholson, A. J. 1933 — The balance of animal populations — J. Anim. Ecol. (Suppl.) 2: 132—178.
- Niemczyk, E. 1966 — *Psallus ambiguus* (Fall.) (*Miridae*, *Heteroptera*) jako drapieżca szkodników sadów — Ekol. Pol. B, 12: 157—160.
- Slobodkin, L. B. 1962a — Growth and regulation of animal populations — New York. VII + 184 pp.
- Slobodkin, L. B. 1962b — Predation and efficiency in laboratory populations — Brit. ecol. Soc. Symp. 2: 223—242.
- Tarwid, K. 1964 — Regeneracja populacji pod wpływem drapieżcy nieefektywnego w eksperymentalnych hodowlach patyczaka *Dixippus morosus* L. (*Phasmodea*) — Pol. Pismo ent. s. B, 17 (33—34): 135—138.
- Tinbergen, L. 1960 — The natural control of insects in pinewood — Arch. néerl. Zool. 13: 266—336.
- Turnbull, A. L. 1960 — The prey of the spider *Linyphia triangularis* (Clerck) (*Araneae*, *Linyphiidae*) — Canad. J. Zool. 38 (1960): 859—873.
- Turnbull, A. L. 1964 — The search for prey by a web-building spider *Achae-*

- aranea tepidariorum* (C. L. Koch) (Araneae, Theridiidae) — *Canad. Ent.* 96: 568—579.
- Volterra, V., d'Ancona, U. 1935 — Les associations biologiques au point de vue mathématique — *Actualités sci. industr.* 243: 1—97.
- Voûte, A. D. 1958 — On the regulation of insect populations — *Proc. 10th int. Congr. Ent. Montreal (1956)* 4: 109—114.
- Węgorzek, W., Szmidt, A. 1966 — Zagadnienia populacyjne w układzie *Perillus bioculatus* Fabr. (Pentatomidae) — *Leptinotarsa decemlineata* Say (Chrysomelidae) — *Ekol. Pol. B.* 12: 147—151.
- Zimka, J. 1966 — Analiza wybiórczego działania żab (*Rana arvalis* Nils.) na makrofaunę środowisk leśnych — *Ekol. Pol. B.* 12: 169—174.

Problems of the ecological relations between predator and prey

Summary

The authors find that there has been considerable development in the scope of problems examined in connection with research on predators in world ecological literature. They refer to several trends in research (new and old, which have reawakened interest and led to the formation of new opinions) such as: the search for a different type of influence of predator on prey than the influence on the latter's abundance, studies and opinions on the significance of predators as regulators of the numbers of their victims, the search for factors modifying the way in which predators' activities take place, investigation of the effect of the structure itself of the habitat on the results of predators' activities, investigation of the effect of the prey's and predator's population density on the results of predatory activity, the influence of biocenotic ecological systems on the relation between predator and prey, effect of the predator on the prey's productivity.

In the light of the above-mentioned trends in research the authors discuss problems presented in papers read during the meeting of the VIII National Congress of the Polish Zoological Society, organized in Olsztyn in 1965 and devoted to these questions.