

## MATERIAŁY Z KONFERENCJI EKOLOGICZNYCH\*

KAZIMIERZ TARWID  
Instytut Ekologii PAN  
Warszawa

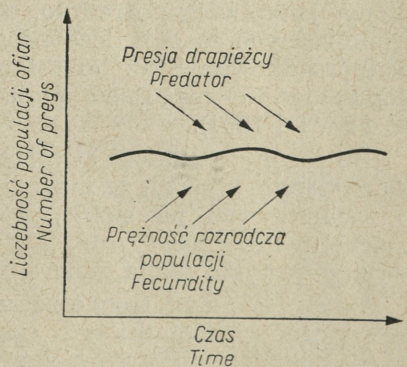
### Wybrane zagadnienia teoretyczne drapieżnictwa

Mimo wielkich postępów badań nad podstawowymi zjawiskami ekologicznymi nasza wiedza o drapieżnictwie jest wciąż niepełna. Brak jest pełnej, kompleksowej teorii zjawiska. Różnorodne opracowania teorii dotyczą zawsze tylko fragmentów. Literatura przedmiotu jest olbrzymia. Pełne jej omówienie przekroczyło np. możliwości autora referatu.

Moje rozważania zacznę od podstawowych starych wyobrażeń. 20—30 lat temu formułowano dość proste prawa działania drapieżcy na populację ofiary. Reasumując je powiedzielibyśmy, że główne jego działanie

Fig. 1. Schemat wyznaczania poziomu liczebności populacji jako stanu równowagi między drapieżcą i ofiarą

Diagram of determination of the level of population numbers as a state of balance between predator and prey



sprowadza się do roli regulatora liczebności ofiary. Marginesowo wpływa drapieżca ponadto na stan populacji ofiar np. wyłapując osobniki chore.

Schemat (fig. 1) ilustruje podstawy mechanizmu działania drapieżcy na liczebność ofiar. Jest on prosty. Sprowadza się do zestawienia dwu podstawowych właściwości biologicznych układu drapieżca — ofiara. Prężność

\* W zeszycie niniejszym kończymy druk materiałów z seminarium, poświęconego stosunkowi konsument — pokarm. Poprzednie pozycje z materiałów zostały zamieszczone w zeszytach 3 i 4 tomu XV Ekologii Polskiej.



rozrodcza populacji (w owym czasie mówiło się: „gatunku”) powoduje stałą dążność do rozrostu. Drapieżca zabijając swoje ofiary, przeciwdziała temu. Te dwa przeciwstawne działania tworzą pewien stan równowagi wyznaczający poziom występowania populacji ofiary w przyrodzie. Na tej zasadzie zostały zbudowane klasyczne modele zjawiska, datowane okresem Lotki, Thompsona, Volterry. Wielokrotnym zmianom ulegała ocena wartości tych modeli przy tłumaczeniu zjawisk zachodzących w przyrodzie. Albo przypisywano im podstawową rolę w determinowaniu liczebności gatunków w przyrodzie, albo zupełnie zaniedbywano je w interpretacji materiałów terenowych. Obecny stan rozwoju ekologii sprawy te, jak wiadomo, znacznie zdezaktualizował, i to tak dalece, że większość współczesnych publikacji dotyczących zjawisk populacyjnych, w przyrodzie, w ogóle o drapieżcach nic nie mówi.

Koncentracja zainteresowań ostatniej doby na zagadnieniach przepływu energii przez układy biocenotyczne, aktualizuje od nowa sprawę ekologii drapieżnictwa. Można uważać, że przepływ energii przez poziomy troficzne, w pewnych warunkach, jest „sterowany” przez zjawiska drapieżnictwa. Również potrzeby entomologii stosowanej wysuwają te zagadnienia jako szczególnie ważne dla gospodarki. Od nowa nabiera aktualności ocena roli drapieżców jako czynnika kształtującego stan populacji lub jej strukturę wewnętrzną np. usuwanie osobników określonego wieku, chorych, pewnego genotypu, wzmaganie rozrodczości (S l o b o d k i n 1962). Wiedza ta jest wciąż bardzo powierzchowna i mało sprecyzowana.

W dalszych rozważaniach zatrzymam się w zasadzie na zjawiskach wiążących się ze sprawami determinowania i regulowania liczebności ofiar. Liczebność drapieżcy stanowi bowiem zagadnienie odrębne. Daje się bezpośrednio analizować w oparciu o ogólne schematy regulacji liczebności (Tarwid<sup>1</sup>).

Efekt oddziaływania drapieżcy na liczebność ofiar jest także uzależniony, jakkolwiek pośrednio, od typu regulacji. Można rozróżnić bardzo wiele różnych reakcji liczebności populacji ofiar na drapieżcę: od pełnego podporządkowania, aż po całkowitą niezależność. Istnieją, jak wiadomo, populacje nie reagujące obniżeniem liczebności na działanie drapieżcy (T a r w i d 1964).

Szczególne trudności stworzenia generalnej teorii drapieżnictwa wynika następnie z faktu, że inaczej zachowują się populacje poligeneratywne, o zachodzących na siebie, współżyjących poszczególnych generacjach, inaczej monogeneratywne, gdzie w każdym momencie, w danym miejscu występuje tylko jedna generacja.

Każdy, kto choć trochę zetknął się z problematyką drapieżnictwa, musiał odczuć niedostatki tych cząstkowych, często nie pełnych teorii, trudnych do scalenia. Potrzeba dobrze sprecyzowanej wyraźnej teorii jest wynikiem aktualnych problemów stosowania ekologii w praktyce gospodarczej. Chodzi o teorię, która w efekcie dałaby możliwość sterowania zjawiskami.

Jest jednak możliwe sprowadzenie wszystkich oddziaływań drapieżcy na liczebność do jednakowej postaci. Jest nią ograniczenie analizy zawsze do jednej generacji ofiar. Zatem: w populacjach monogeneratywnych — zmiana liczebności wszystkich obecnych w danym środowisku

<sup>1</sup> Tarwid K. — Ekologiczne typy regulacji liczebności populacji poligeneratywnych (w przygotowaniu).



przedstawicieli populacji, a w populacjach poligeneratywnych — przedstawicieli jednego pokolenia (kohorty).

Takie ujęcie stanowi istotne uproszczenie procesu. Każda działalność drapieżcy bowiem, przy takiej analizie sprowadza się do jednolitego prostego obrazu: redukowania liczebności kohorty ofiary. Analiza zjawiska uprości się do dwóch spraw: modelu lub modeli przebiegu redukcji i (w populacjach poligeneratywnych) do oddziaływania na siebie przedstawicieli kohort nieatakowanych na kohortę redukowaną. Natomiast przebieg zmian liczebności pokolenia, sprowadzony w ten sposób wyłącznie do obrazów stopniowej redukcji, wg ogólnie znanego schematu rysunkowego (linia AB fig. 4), winien być podzielony na szereg segmentów rozdzielających fazy życiowe populacji. Każdej fazie z natury rzeczy będzie odpowiadać odmienne, ją właśnie charakteryzujące nachylenie krzywej redukcji (fig. 2). Podział na segmenty koryguje uproszczenia schematu

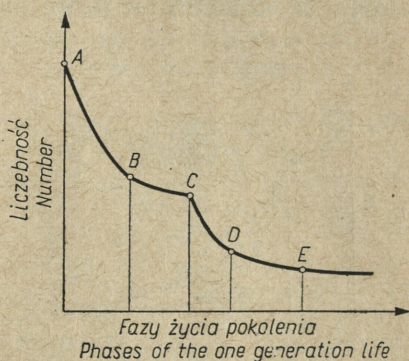


Fig. 2. Redukcja pokolenia w kolejnych fazach jego życia

Reduction of a generation in successive phases of its life

(fig. 4). Dokładnie w takiej wygładzonej postaci jest on do uzyskania w populacjach izolowanych, żyjących np. w warunkach laboratoryjnych. W przyrodzie każde pokolenie w ciągu życia przechodzi stopniowo przez szereg faz rozwojowych, w których zmienia wymagania w stosunku do środowiska: zmiana miejsc przebywania, zachowania się itp.<sup>2</sup> Taka populacja zmienia więc różne, nieraz bardzo istotne szczegóły swej niszy ekologicznej. W każdej fazie konsekwentnie styka się z innymi okolicznościami, decydującymi o przeżywalności. Szczegółowe badania tego faktu na motyłu *Operoptera brumata* (L.), dokonane przez Varleya (1963) dały bardzo różne obrazy przeżywania tej populacji w poszczególnych fazach. Konkretny gatunek drapieżcy poza zupełnie wyjątkowymi przypadkami nie żeruje na wszystkich fazach życia ofiary. Ogranicza się zwykle do kilku, czasami nawet do jednej, jak np. błonkówki pasozytujące tylko na jajach owadów. I tylko w odniesieniu do nich może być badany. Jak wspomniano, w tej postaci schematu (fig. 2 i 4) efekty działania drapieżcy wyrażają się w dwóch elementach: 1) charakterze krzywej redukcji, 2) koakcji współżyjących kohort.

Jeśli chodzi o oddziaływania drapieżcy na krzywą redukcji liczebności, to w naszych eksperymentach (Dąbrowska-Prot, Łuczak, Tar-

<sup>2</sup> Podział na fazy jest zazwyczaj bardziej rozdrobiony niż morfologiczne stadia rozwojowe. U owadów te fazy w dużej mierze pokrywają się ze stadiami rozwojowymi. Ale i tutaj np. larwa ostatniego stadium może mieć fazy żerowania, wędrówki itp.



wid 1966) jest to krzywa wykładnicza. Na ponad 1000 różnorodnych powtórzeń sprawdza się ona w dziewięćdziesięciu kilku procentach. Należy postawić pytanie, czy ten wynik eksperymentów jest stale powtarzającą się w przyrodzie sytuacją. Krzywa wykładnicza oznacza stały wskaźnik spadku, czyli stałe wyzerowywanie takiej samej części (jednakowego procentu) dostępnych przedstawicieli gatunku. Zachodzi to w przypadku losowego spotykania się ofiary w drapieżcę, co jest możliwe przy podobnych szansach spotkania dla każdego osobnika, członka danej populacji. Realizuje się to, gdy wszystkie osobniki są równoprawne, czyli gdy populacja jest niezróżnicowana. Winno to realizować się w stosunku do całych populacji lub wydzielonych jej części, w jednolity sposób dostępnych drapieżcy. W przyrodzie poznano wiele przykładów wykładniczej postaci krzywej redukcji pokolenia. Uważa się ją za powszechnie obowiązującą w stosunku do ryb. Jest to schemat, którym operuje np. Lotka (1956).

Jak wiadomo, redukcja pokolenia może być warunkowana również innymi czynnikami niż drapieżnictwo. Mogą to być, czynniki pochodzenia

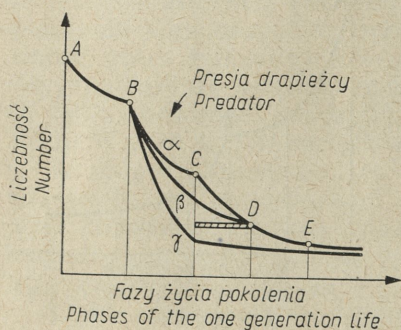


Fig. 3. Niwelowanie skutków działania drapieżcy, gdy występuje poziom optymalnego zagęszczenia (D)

Evening out the results of the predator's activities when a level of optimum density occurs (D)

zarówno wewnątrzpopulacyjnego, jak i zewnętrznego — biocenotycznego. Kształt krzywej redukcji może być wtedy, jak wiadomo, bardzo różny. Stare źródła, ale również współcześnie Słobodkin (1962), dają opisową systematykę krzywych, opartą na stopniu wygięcia. Wydaje się jednak, że ich praktyczna przydatność jest niewielka. Nie znalazły one dotychczas większego zastosowania. Bardziej interesujące jest znalezienie przez Varleya (1963) sytuacji u *Operoptera brumata*, gdy w szeregu krzywych cząstkowych (fig. 2) można było rozpoznać zróżnicowanie krzywych ze względu na model matematyczny podporządkowujący się im. Szczególnie ważny jest przypadek krzywej zależnej od zagęszczenia. Oznacza to przebieg redukcji narzuconej w tej fazie przez samą populację, a nie przez otoczenie zewnętrzne (czynniki biocenotyczne), co dla populacji monogeneratywnych jest stwierdzeniem bardzo ważnym.

Zatrzymamy się teraz na znaczeniu pojawienia się takiej fazy redukowanej zależnie od zagęszczenia. Wyobraźmy sobie populację w fazie BC (fig. 3), atakowaną przez drapieżcę. Może to odbywać się z różną siłą. Wbrew rozpowszechnionej opinii intensywność redukcji nie jest wyłącznie funkcją liczebności atakującej populacji drapieżcy. Jak wynika z ostatnich badań (Dąbrowska-Prot, Łuczak, Tarwid 1966) istnieje wprawdzie pewna zależność między intensywnością redukcji (wielkością wskaźnika) a zagęszczeniem populacji drapieżcy, ale obok tego w każdym nasileniu zagęszczenia drapieżcy wskaźnik redukcji ulega znacznym wa-



haniem od przypadku do przypadku i jest w znacznym stopniu uwarunkowany innymi, niż liczebność drapieżcy, czynnikami, działającymi w danej populacji. Wracając do wykresu (fig. 3) w fazie BC interweniuje drapieżca. Wyobraźmy, że może tu zachodzi jeden z trzech wariantów nasilenia redukcji ofiary (fig. 3  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ ). W punkcie C interwencja drapieżcy kończy się, bo populacja przechodzi w fazę już dlań niedostępną. Dalej w okresie między C i D zachodzi redukcja zależna od zagęszczenia determinowana poziomem D (optymalnego zagęszczenia). Oznacza to tendencję populacji do sprowadzenia redukcji w tym okresie do poziomu przechodzącego przez punkt D w końcu tej fazy. Stąd różnice  $\alpha$ ,  $\beta$  i  $\gamma$  nie wpłyną na wielkość populacji w okresie następującym po D. Jedynie  $\gamma$  jeżeli jest bardzo duża i obniży populację od razu poniżej punktu D, wywrze swój wpływ obniżający gęstość populacji, jednakże w okresie (C  $\rightarrow$  D) wystąpią tendencje do hamowania redukcji. Zatem wystąpienie w okresie C  $\rightarrow$  D redukcji typu zależnego od zagęszczenia decyduje o niwelowaniu efektów redukcyjnych drapieżcy, występujących uprzednio. Umieszczenie fazy, w której zachodzi redukcja zależna od zagęszczenia, rozstrzyga zatem o sposobie oddziaływania drapieżców na fazę definitywną, płciową, decydującą o trwaniu gatunku.

W fazie redukcji zależnej od zagęszczenia może występować również drapieżca, jednak w zasadzie wyobraża się, że o charakterze krzywej redukcji rozstrzygają wtedy właśnie inne przyczyny śmierci osobników, wiążące się z oddziaływaniem wewnątrzpopulacyjnym. Pozapopulacyjne przyczyny śmiertelności, jeżeli występują, grają rolę podrzędną, wtórną. Podobnie dzieje się z drapieżcą, gdy jest na tyle słaby, że śmiertelność pochodzenia wewnątrzpopulacyjnego przeważa. Takie są przynajmniej konsekwencje, jak je widzę, we współczesnych interpretacjach zjawiska.

Drapieżca działa na zasadzie losowych spotkań. Wobec tego zależny odeń obraz redukcji ofiar, przedstawia krzywa wykładnicza. Byłoby rzeczą teoretycznie ciekawą, a praktycznie bardzo ważną, rozstrzygnięcie, czy możliwy jest przypadek, by drapieżca silny, decydujący o charakterze przeżywalności jednej generacji ofiary podporządkował się modelowi zależnemu od zagęszczenia lub jakimkolwiek innemu niż wykładniczy. Trudno tę sprawę w tej chwili *a priori* rozstrzygać. Mogę jednak zasygnalizować, że wśród analizowanych przez mnie owych wspomnianych 1000 przypadków, eksperymentalnych redukcji populacji monogeneratywnej, znaleziono pewną, niewielką ich ilość o obrazie redukcji sugerującym inne modele matematyczne niż wykładniczy. Nie są one jeszcze szczegółowo zanalizowane i mechanizmy je warunkujące nie są wyjaśnione.

Dla populacji poligeneratywnych, w współżyjących ze sobą generacjach (kohortach), należy jeszcze omówić interesujące konsekwencje sytuacji wewnątrzpopulacyjnych, powstających w przypadkach interwencji drapieżcy w populację, o liczebności regulowanej za pomocą rozmaitych typów regulacji (Tarwid<sup>3</sup> 1964). Nie będę zatrzymywał się w tym artykule nad przypadkami, gdy regulacja polega na równowadze między przeciwstawnymi oddziaływaniami: z jednej strony — presji drapieżcy, z drugiej — prężności rozrodczej gatunków. Są to modele klasyczne, dobrze znane o ogromnej liczbie poszukiwań i konstrukcji modelowych, nad którymi badania kontynuowane są przez plejadę badaczy aż po dni dzisiejsze.

Inne sytuacje możemy prześledzić na schemacie przeżywalności populacji (fig 4). Możemy go narysować wprowadzając na osi odciętych nie

<sup>3</sup> Zobacz przyp. 1.



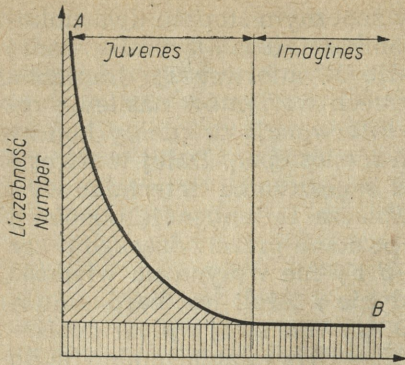


Fig. 4. Krzywa przeżywalności populacji.  
Objaśnienie dla osi odciętych patrz tekst

Curve of survival of one generation of a population. Explanation for axis of abscissa — see text

Fig. 5. Efekt dodatkowego działania drapieżcy na przeżywalność determinowaną pozapopulacyjnie

Grubo zaznaczono podstawową krzywą przeżywalności bez udziału drapieżcy. Objąśnienie dla osi odciętych jak do fig. 4

Effect of additional activity of the predator on survival determined outside the population

Thick line — basic curve of survival without participation of the predator. Explanation for axis of abscissa as for fig. 4

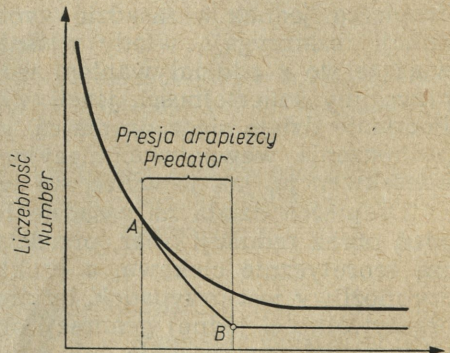
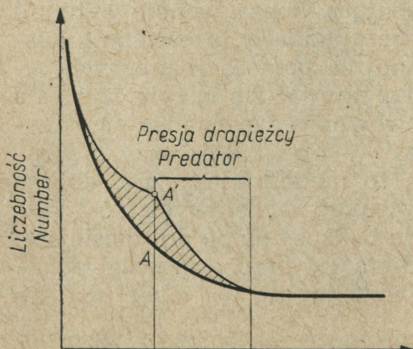


Fig. 6. Efekt dodatkowego działania drapieżcy na przeżywalność determinowaną wewnątrzpopulacyjnie

Grubo zaznaczono podstawową krzywą przeżywalności bez udziału drapieżcy. Objąśnienie osi odciętych jak do fig. 4

Effect of additional activity of the predator on survival determined within the population

Thick line — basic curve of survival without participation of the predator. Explanation of the axis of abscissa as for Fig. 4





wiek osobników, a produkcję zużytą na uzyskanie osobników danego wieku. Wtedy pole zawarte między krzywą przeżywalności a osią odciętych będzie miarą produkcji zużytej na uzyskanie danej populacji. Produkcję tę można podzielić na dwie części. Jedna jest zakreskowana na rysunku pionowo. Dotyczy ona produkcji, która bezpośrednio została zużyta na wytworzenie dorosłych osobników populacji, decydujących o utrzymaniu jej w danych warunkach. Druga część produkcji, zakreskowana na rysunku ukośnie, to produkcja zużyta na wytworzenie osobników, które nie dożyły wieku reprodukcyjnego. Oczywiście śmierć tych osobników to haracz, którym okupuje się zabezpieczanie dojrzewania osobników podstawowej, reprodukcyjnej części populacji. Produkcja na nie zużyta winna tu być określona jako koszty produkcyjne utrzymania populacji. Kształt krzywej, stopień jej wygięcia może być narzucony zarówno przez czynniki zewnętrzne, jak i przez samą populację. W pierwszym przypadku, interwencji zewnętrznej, uzupełniającej działanie drapieży zmienia oczywiście liczebność proporcjonalnie do presji wywieranej, mierzonej liczbą ofiar zjedzonych w danej generacji (linia *ab* fig. 5).

Kształt krzywej (stopień wcięcia) może być jednak wynikiem działalności samoregulacyjnych populacji. Jest to oczywiste. Populacja, jeśli sama reguluje swą liczebność, musi decydować o wymieraniu nadwyżki (lub młodzieży). Stąd rozstrzyga o kształcie krzywej. Dodatkowa interwencja drapieży nie obniża w takim przypadku, jak wiadomo (Tarwid 1964), poziomu liczebności populacji. Ubytek ilościowy spowodowany przez drapieżcę jest wyrównywany przez populację. To właśnie jest przypadek wzmiankowanej już wyżej, nieefektywności drapieży. Jeżeli wrócimy do analizy kształtu krzywej przeżywalności, to oczywiście interwencja drapieży musi w pierwszym momencie, dla pierwszej atakowanej generacji (kohorty), spowodować zmniejszenie liczby jej osobników, które przeżyją (analogicznie do sytuacji fig. 5). Regulacja ze strony populacji wystąpi natomiast w następnych generacjach. Słabe naruszenie liczebności może być wyrównane przez mniejszą śmiertelność pozostałych przy życiu. Gdy interwencja drapieży jest silna, to regulacja ze strony populacji, jeżeli ma ona zachować niezmienny końcowy poziom liczebności, może dotyczyć tylko jednego momentu: zawczasu zwiększyć grupę osobników podlegających napastowaniu przez danego drapieżcę (przesunięcie punktu *A* na *A'* — fig. 6). Oznacza to obciążenie populacji dodatkową produkcją na rzecz drapieży (fig. 6 — pole zakreskowane).

## Piśmiennictwo

- Dąbrowska-Prot, E., Łuczak, J., Tarwid, K. 1966 — Experimental studies on the reduction of the abundance of mosquitoes by spiders. III. Indices of prey reduction and some controlling factors Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 14: 777—782.
- Lotka, A. 1956 — Elements of mathematical biology — New York, XXX + 465 pp.
- Slobodkin, L. B. 1962 — Growth and regulation of animal populations — New York, VIII + 182 pp.
- Tarwid, K. 1964 — Regeneracja populacji pod wpływem drapieży nieefektywnego w eksperymentalnych hodowlach patyczaka *Dixippus morosus* L. — Pol. Pismo ent. B, 17: 135—138.
- Varley, G. C., Gradwell, G. R. 1963 — The interpretation of insect population changes Proc. Ceylon Ass. Adv. Sci. 18: 142—156.



## Selected theoretical problems of predatism

### Summary

Classic models of the effect of predators on population numbers of prey can be reduced to the mechanism presented in Figure 1. It is however today a well-known fact that unequivocal determination by the predator of the level of its victims numbers must not necessarily occur under natural conditions. The role of the predators may be modified as far as complete absence of effect on numbers — the predator is then ineffective (Tarwid 1964). For instance, a population, the size of which is determined by the capacity of the habitat, is not simultaneously determined by the predator. Different pictures are obtained in polygeneratic populations (e. g. cohorts overlapping each other and coexisting), and again different picture occur in monogeneratic populations in which at a given time and place we are concerned with one generation only.

It is possible greatly to simplify analyses of very differing pictures of the effect of the predator on the numbers of its preys, reducing them to analysing the numbers of single generations (cohorts). The problem is then simplified to analysis of the reducing action of the predator on survival of the generation (cohort) and possibly to coaction between cohorts. It is proposed to split the uniformly drawn curve of survival (Fig. 4) into development phases which illustrate the different requirements in relation to the ecological niche and different attack made by given predators (Fig. 2).

The basic effect of the predator's activities on survival is to reduce the course of the curve to an exponential form. This is shown both by theoretical reasonings and by the results of experiments. In the author's opinion, however, certain of the pictures obtained from some of the experiments can, after more detailed analysis, be interpreted differently.

When one from among the development phases of a generation is determined in respect of its numbers density dependently (for instance Varley 1963), that phase will even out the effect of the previous action of predators according to the diagram (Fig. 3:  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$  — different degrees of the predator's effect).

When in drawing the curve of survival we lay on the axes of abscissae not age, but production necessary in order to maintain the representatives of given age, then the field between the axis of abscisse and the curve of survival will give the production used to obtain (and to maintain) the given population (Fig. 4). The part of the field shaded with diagonal lines represents the production of individuals which die before attaining maturity. These are the production costs of the population's existence.

In the case of polygeneratic populations the shape of the curve may be enforced by external circumstances, or may be conditioned by intrapopulation regulating processes (for instance in the case of density dependent regulation). In the first case additional intervention of the predator changes the curve of survival in an obvious way, as shown on Figure 5. In the case of intrapopulation regulation of population numbers additional intervention of the predator changes the survival of the first cohort only. It occurs analogically to the situation shown in Figure 5. In the following cohorts, however, if the numbers of adult individuals are to be maintained, increase in the number of young individuals entering the phase subject to predator pressure must previously have taken place. The change in the curve of survival corresponding to this is shown in Figure 6. The shaded field refers to the additional production of the population in favour of the predator.