

ANNA KAJAK

Zakład Biocenologii
Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny k. Warszawy

Drapieżce bezkręgowce w ekosystemach trawiastych* Invertebrate predators in grasslands

1. Wstęp

Opracowanie obejmuje trzy zasadnicze części. Pierwsza stanowi przegląd danych o zasobach drapieżców bezkręgowych w różnych typach ekosystemów bezleśnych, głównie w ekosystemach trawiastych (stepy, prerie, użytki zielone, sawanny, półpustynie, pustynie), dokonany na podstawie piśmiennictwa.

Na całym świecie postępuje obecnie intensyfikacja gospodarki rolnej. Dotyczy ona nie tylko pól uprawnych, ale i użytków zielonych. Dane na temat wpływu gospodarki na strukturę troficzną ekosystemu, w tym na zasoby drapieżców są bardzo skąpe i rozproszone. Starano się zebrać informacje dotyczące wpływu różnych sposobów użytkowania ekosystemów trawiastych na drapieżce. Większość informacji o drapieżnych bezkręgowcach dotyczy klimatu umiarkowanego i półkuli północnej. W badaniach ekosystemów trawiastych w innych częściach globu brak na ogół wzmianek o drapieżcach.

Część druga jest syntetycznym opracowaniem roli drapieżców w ekosystemach trawiastych. Przez określenie: rola drapieżców rozumieć należy ocenę stopnia eksploatacji ofiar przez drapieżce, a więc dane o tym, jaka część produkcji ofiar jest zjadana przez drapieżce, oraz ocenę skuteczności działania drapieżców, to jest wpływu wywieranego przez taką eksploatację ofiar na poziom liczebności i charakter zmian liczebności populacji ofiar, względnie na procesy zachodzące w ekosystemie.

W niniejszym opracowaniu zamieszczono przegląd danych o stopniu eksploatacji ofiar przez drapieżce w różnych ekosystemach. Omówiono też wyniki kilku prac, w których empirycznie oceniono skuteczność oddziaływania polifagów na populacje ofiar. Jeden z rozdziałów części drugiej poświęcono rozpatrzeniu wpływu drapieżców warstwy przyziemnej i warstwy gleby na saprofagi, a pośrednio na tempo rozkładu materii. Rozważania te poparte zostały wynikami własnych eksperymentów i bardzo obszernym materiałem piśmiennictwa o zmianach udziału drapieżców w siedliskach o różnej żyzności gleb. Niestety badań, w których byłaby oceniona produkcja bazy pokarmowej i kon-

* Opracowano w ramach problemu węzłowego nr 09.1.7 („Produktywność ekosystemów trawiastych i leśnych”).

sumpcja drapieżców jest w środowiskach lądowych bardzo niewiele. Zasób informacji o liczebności drapieżców na łąkach, a tym bardziej o ich funkcjonowaniu jest skąpy. Oparto się głównie na wynikach badań nad przepływem energii przez ekosystemy przeprowadzonych w ramach Międzynarodowego Programu Biologicznego. Charakterystyczne jest jednak, że im wyższy poziom troficzny, tym mniej badań mu poświęcono. Tak wygląda sytuacja przynajmniej w zakresie bezkręgowców. Jeszcze trudniej o materiały o wpływie eksploatacji powodowanej przez drapieżce na liczebność ofiar. Najbardziej szczegółowe badania tego typu prowadzi się nad określonymi gatunkami szkodników i związanymi z nimi zespołami wrogów naturalnych (Huffaker i Kennett 1956, Varley i Gradwell 1960, Klomp 1962, Gałęcka 1966). Są to najczęściej badania gatunków o wąskiej specjalizacji pokarmowej, gdyż one znajdują najczęstsze zastosowanie w walce biologicznej ze szkodnikami (Huffaker, Messenger i DeBach 1971). W bogatych i stabilnych biocenozach, do których można zaliczyć większość ekosystemów trawiastych, duże znaczenie mają drapieżce polifagiczne, to jest organizmy odżywiające się wieloma gatunkami ofiar. O składzie pokarmu tych zwierząt decyduje w znacznej mierze aktualna sytuacja troficzna w biocenozie. Żywią się one przede wszystkim tym, co w danym momencie występuje najbardziej masowo — jeżeli tylko jest odpowiedniej wielkości i jest dostępne. Są to zwierzęta o stosunkowo długim cyklu życiowym (jedno- lub kilkuletnie). Sezonowa dynamika liczebności tych zwierząt nie jest uzależniona od określonego gatunku ofiary, raczej od ogólnych wahań liczebności poziomu troficznego ofiar; jest stosunkowo mało zmienna w poszczególnych latach.

Część trzecią niniejszego opracowania poświęcono zagadnieniom bioenergetyki drapieżców.

Przy klasyfikowaniu zwierząt do określonych poziomów troficznych przyjęto podział wprowadzony przez cytowane źródła. Zdarza się jednak, że niektórzy autorzy wymieniają tylko skład fauny nie klasyfikując jej na poziomy troficzne. Wtedy zaliczano do drapieżców jedynie grupy bezsporne, z reguły przez innych badaczy za takie uznane.

Najwięcej zastrzeżeń może budzić zaliczenie mrówek do drapieżców (chyba, że w cytowanej pracy zostały zakwalifikowane inaczej), choć są to owady wszystkożerne. Wiele jednak gatunków mrówek łąkowych żywi się głównie pokarmem zwierzęcym (Pęta i Breymeyer 1968, McDaniel 1971, Athias, Josens i Lavelle 1974) i powoduje znaczną redukcję liczebności stawonogów (Pęta i in. 1971). Pasożytnicze owady (błonkówki, muchówki) zaliczono do drapieżców, ponieważ powodują one z reguły śmierć ofiary. Są to drapieżce specyficzne.

W opracowaniu poświęcono najwięcej uwagi drapieżnym, polifagicznym stawonogom związanym z warstwą przyziemną i górną warstwą gleby, które w zbiorowiskach trawiastych stanowią znaczną część ogólnej biomasy drapieżców. Są to *Araneae*, *Chilopoda*, *Formicidae*, *Cara-bidae* i *Staphylinidae*.

2. Zasoby drapieżców w ekosystemach

2.1. Biomasa drapieżców warstwy zielnej

Analizę drapieżców warstwy zielnej przeprowadzono w oparciu o dane z 22 ekosystemów, zamieszczone w 6 publikacjach (tab. I). Wzięto pod uwagę tylko ekosystemy nieużytkowane lub użytkowane ekstensywnie, gdyż sama gospodarka człowieka wpływa w sposób istotny na proporcje między zasobami roślinożerców i drapieżców w ekosystemie (patrz rozdział 2.3).

Na podstawie tych materiałów stwierdzono, że przeciętna biomasa drapieżców w warstwie ziół waha się w zakresie od ułamka mg suchej masy na metr kwadratowy (0,6—0,7 mg s.m./m² — McDaniel 1971, Zlotin 1966) do kilkudziesięciu mg (81 mg/m² — Kajak 1971, Olechowicz 1971).

Większość stosowanych w tej warstwie technik zbioru zwierząt daje sztucznie obniżoną liczebność, zwłaszcza w odniesieniu do organizmów małych (np. mszyce, przylżeńce), względnie prowadzących ukryty lub też bardzo ruchliwy tryb życia. Ocena liczebności tych zwierząt wymaga stosowania dodatkowych, specjalnych technik. Co gorsze wciąż brak jeszcze standaryzacji metod zbioru zwierząt piętra ziół i techniki sto-

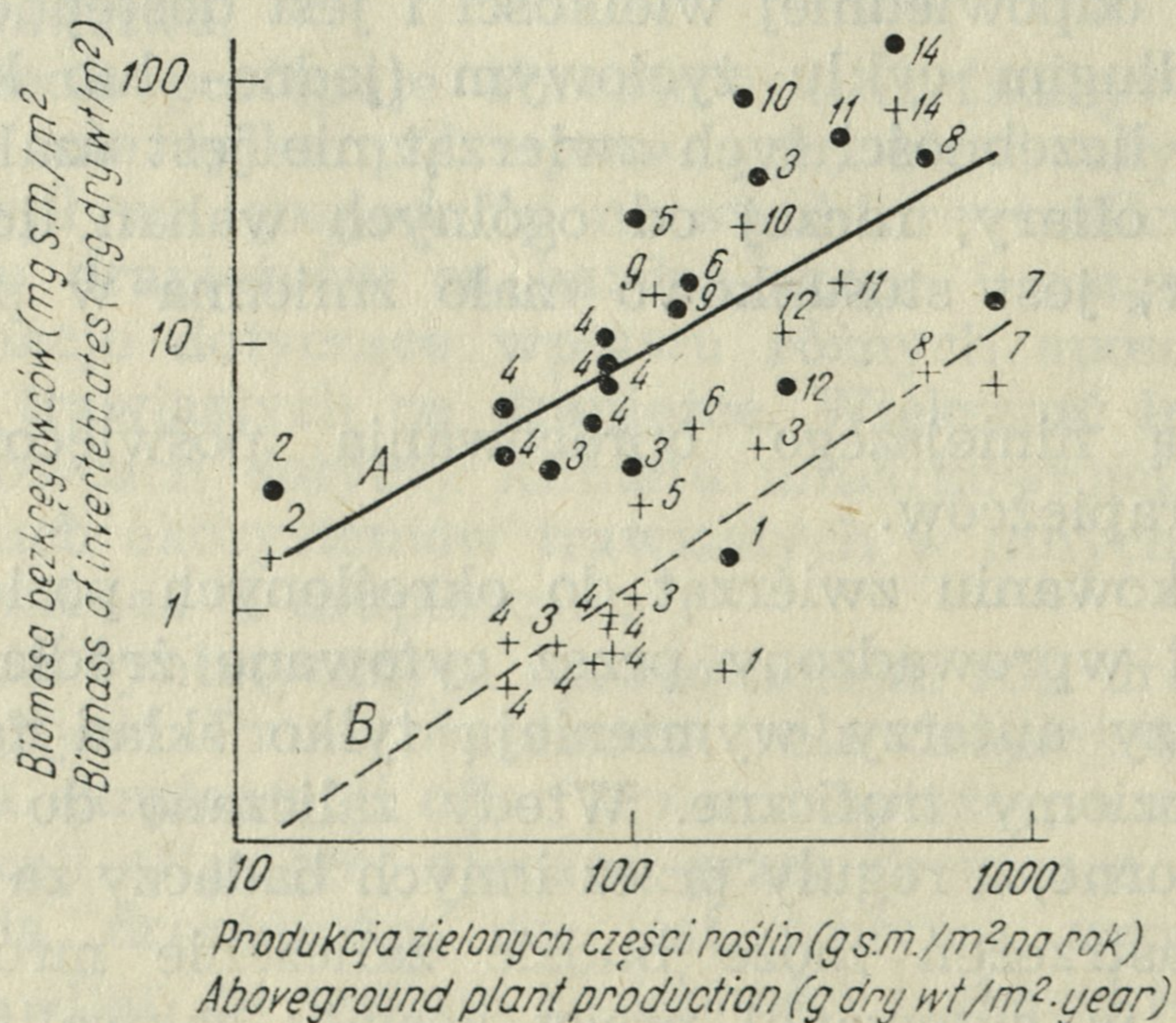


Fig. 1. Zależność między wielkością produkcji roślinnej a biomasą roślinożerców (A) i drapieżców (B) w warstwie nadziemnej zbiorowisk trawiastych. Liczby oznaczają numery siedlisk podane w tabeli I

Relation of plant production to herbivore (A) and predator (B) biomass aboveground. Numbers represent type of grassland as in Table I

sowane przez poszczególne ośrodki bardzo się różnią. W cytowanych źródłach stosowano: liczenie zwierząt na transektach, wielokrotne czerpakowanie określonej powierzchni oraz wybieranie zwierząt z izolatorów różnej wielkości, ręcznie lub przy pomocy ssawek. Najlepszą ze stosowanych technik jest pobieranie prób ssawką (stosowane w 6 porównywanych ekosystemach), ale i ta metoda wykazuje niejednakową

wydajność zbioru różnych grup zwierząt (Andrzejewska i Kajak 1966). Pomimo jednak tak różnych technik badawczych nie stwierdza się znacznych rozpiętości biomasy drapieżców w podobnych typach siedlisk.

Najmniejszą biomasa drapieżców charakteryzowały się siedliska najsuchsze — pustynne, półpustynne i suche stepy (tab. I). W tych zbiorowiskach biomasa drapieżców wynosiła od 0,5 do 1,6 mg s.m./m². W suchych zbiorowiskach prerii biomasa drapieżców wynosiła kilka miligramów, najczęściej poniżej 5 mg. Żyzne łąki i sawanny charakteryzowała biomasa od 4 do 29 mg/m². Największą biomasa stwierdzono w środowiskach bagiennych — wynosiła ona od 11 do 80 mg s.m./m². Na podstawie tych materiałów stwierdzono, że zarówno biomasa roślinożerców, jak biomasa drapieżców zależy od wielkości produkcji roślinnej.

Zależność między produkcją roślinną a biomasa roślinożerców ma postać funkcji potęgowej (fig. 1):

$B_h = 0,18 P^{0,85}$ przy współczynniku korelacji $r = 0,64$ gdzie B_h — biomasa roślinożerców w mg s.m./m², P — produkcja zielonej masy roślinnej w g s.m./m² na rok. Przeprowadzono weryfikację tej funkcji przy pomocy analizy wariancji w oparciu o statystykę F . Wartość F wyliczona na podstawie danych empirycznych jest większa od F teoretycznego przy poziomie istotności 0,01, a więc zależność jest istotna:

$$F_{emp.} = 19,13; F_{0,01} = 8,29$$

Zależność między wielkością produkcji roślinnej a biomasa drapieżców wyraża funkcja:

$$B_p = 0,01 P^{1,05}; r = 0,66; F_{emp.} = 18,89; F_{0,01} = 8,29$$

gdzie B_p — biomasa drapieżców w mg s.m./m².

Między biomasa roślinożerców a biomasa drapieżców zachodzi funkcja regresji:

$$B_p = 0,28 B_h^{0,95}; r = 0,81; F_{emp.} = 36,0; F_{0,01} = 8,29$$

Gdy więc porównuje się ze sobą siedliska bardzo zróżnicowane pod względem wielkości produkcji roślinnej od skrajnie ubogich, pustynnych, po żyzne łąki, stwierdza się, jak to wykazano, że wielkość produkcji roślinnej wyznacza zasoby biomasy konsumentów. Dzieje się tak pomimo faktu, że biomasa tych konsumentów (np. stawonogów drapieżnych) jest niezmiernie małym ułamkiem produkcji roślinnej, rzędu tysięcznych części procenta tej produkcji (10^{-5}).

Wszystkie omawiane funkcje są statystycznie istotne, jednak rozrzut punktów wokół krzywej teoretycznej jest duży (fig. 1). Funkcje te nie upoważniają do wyliczenia biomasy konsumentów ze znanej wielkości produkcji roślinnej w konkretnych sytuacjach, pozwalają jednak stwierdzić ogólną prawidłowość. W miarę powiększania się produkcji roślinnej (a w związku z tym biomasy roślinożerców), biomasa drapieżców powiększa się równomiernie; wykładnik potęgi jest bliski 1. Przyrost biomasy roślinożerców stopniowo maleje (ułamkowa wartość współczynnika potęgi), przy powiększaniu się produkcji roślinnej.

Dodatnią zależność prostoliniową między biomasa stawonogów w warstwie ziół a produkcją roślinną wykazał również Zlotin (1975) na podstawie materiałów z gór Tien-szan. Gyllenberg (w druku) na podstawie materiałów z 11 środowisk trawiastych wykazał zależność

Tabela I

Biomasa drapieżnych bezkręgowców — piętro nadziemne

Biomass of predatory invertebrates — aboveground

Typy siedlisk Type of grassland	Biomasa drapieżców mg s.m./m ² Biomass of predators mg dry wt/m ²	Udział (%) drapieżców w ogólnej biomase bezkręgowców Per cent of predators in total invertebrate biomass	Produkcja roślinna g s.m./m ² /rok Primary production g dry wt/m ² /year	Autor Author	
1	2	3	4	5	
Siedliska pustynne i półpustynne Deserts and semi-deserts	1. Pustynia Desert grassland, Jordania, USA 2. Pustynia Tien-szan Desert grassland, Tian-Shan 3. Półpustynie Tien-szan Semidesert Tian-Shan	0,6 1,57	27,2 10,9	172 13	Lewis (1971), Sims, Singh (1971)
	a. <i>Artemisia rhodantha</i> , <i>Ptilagrostis subsessiliflora</i>	0,90	63	Zlotin (1966, 1975)	
	b. <i>Artemisia rhodantha</i> , <i>Oxytropis rupifraga</i>	1,10	107		
Suche stepy i prairie Arid steppes and prairies	4. Suche stepy Tien-szan Dry mountain steppe, Tian-Shan a. <i>Festuca kryloviana</i> , <i>Leucopoa Olga</i> b. <i>Festuca kryloviana</i> , <i>Ptilagrostis subsessiliflora</i>	0,50—0,76	49	Zlotin (1966, 1975)	
	5. Prerie z trawą krótką Short grass prairie, Pantex, USA	2,3	7,0	107	Lewis (1971), Sims, Singh (1971)

1	2	3	4	5	
6. Prerie z trawą krótką Short grass prairie, Pawnee, USA	4,9	21,5	142		
7. Sawanna tropikalna, Wybrzeże Kości Słoniowej Tropical savanna, Ivory Coast	7,0	32,3	831	Bourliere, Hadley (1970) Cesar, Menaut (1974) Gillon (1974), Gillon, Gillon (1974)	
8. <i>Lespedeza cuneata</i> , Stan Płd. Karolina, USA <i>Sericea lespedeza</i> stand, South Carolina, USA	8,0	13,8	550	Menhinick (1967)	
Wilgotne łąki i prerie Moist prairies and meadows	9. Wilgotne łąki alpejskie, Tien-szan Moist alpine meadows, Tian-Shan a. <i>Caragana jubata</i> , <i>Cobresia capilliformis</i> b. <i>Cobresia capilliformis</i>	4,1	8,4	127	Zlotin (1966, 1975)
	10. Preria z trawą mieszaną Mixed grass prairie, Cottonwood, USA	28,6	35,9	197	
	11. Preria właściwa True prairie, Osage, USA	17,3	21,9	337	
Zbiorowiska po- bagienne	12. Bagna Tien-szan Marsh Tian-Shan	11,2	46,0	200—290	Zlotin (1966, 1975)
	13. Sitowie porastające wyschnięte jezioro Sedge rush, White Oak Lake bed	36	18,2		Crossley, Howden (1961)

c.d. tab. I

	1	2	3	4	5
Marshy areas	14. Łąka <i>Stellario-Deschampsietum</i> , Puszcza Kampinoska Marshy meadow, Kampinos Forest	81,0	45,8	476	Olechowicz (1971), Traczyk (1971), Kajak, Breymer, Pętal (1971)

między produkcją roślinną a wielkością konsumpcji roślinożernych bezkręgowców. Natomiast korelacja między drapieżcami a produkcją roślinną uchodziła dotychczas uwadze badaczy.

Mimo że biomasa drapieżców w piętrze nadziemnym jest stosunkowo bardzo mała, stanowi ona znaczny procent całkowitej¹ biomasy zwierząt bezkręgowych tego piętra, waha się mianowicie w zakresie od 5 do ponad 40% (tab. I). Najwyższy udział drapieżców w strukturze troficznej ekosystemu stwierdzono w zbiorowiskach bagiennych (około 46%). W pozostałych grupach siedlisk udział drapieżców był zmienny, wahał się w szerokim zakresie od 4,7 do 35,9% w stosunku do całej biomasy fauny nadziemnej.

2.2. Biomasa drapieżców gleby i warstwy przyziemnej

Biomasa drapieżców glebowych jest znacznie większa niż biomasa drapieżców warstwy zielnej — obejmuje zakres od około 6 mg w siedliskach pustynnych (Zlotin 1969) do 3000 mg s.m./m² na żyznych łąkach (Macfadyen 1963). W większości zbiorowisk trawiastych (z wyłączeniem zbiorowisk suchych) biomasa mieści się w zakresie 100–600 mg/m². Natomiast udział drapieżców w biomase fauny glebowej jest znacznie mniejszy niż w warstwie nadziemnej; najczęściej mieści się w zakresie 0,4–12% (tab. II).

Standaryzacja metod pozyskiwania fauny glebowej jest znacznie lepiej rozwinięta niż fauny związanej z warstwą ziół, choć i tu zaznaczyły się różnice między poszczególnymi opracowaniami. Główną trudność przy porównywaniu różnych ekosystemów stanowił fakt, że nie zawsze w zakres badań wchodziły te same grupy zwierząt i że w obrębie niektórych grup (np. *Acarina*, *Nematoda*) trudne jest wydzielenie gatunków drapieżnych; wobec tego niektóre z cytowanych źródeł nie wliczają tych grup w poczet drapieżców.

Tak więc wiele czynników z zakresu metodyki opracowania materiałów różnicuje porównywany tu materiał faktyczny.

W glebie i warstwie przyziemnej, tak jak w warstwie zielnej, zaznaczyła się zależność biomasy saprofagów i biomasy drapieżców od warunków troficznych siedliska (fig. 2 i 3).

¹ Używane są wiele razy w pracy określenia: cała biomasa lub biomasa ogółem dla podkreślenia, że brano pod uwagę wszystkie analizowane przez cytowaną pracę grupy zwierząt, a nie określony poziom troficzny. Dotychczas nawet bardzo dokładne badania ekosystemów nie obejmują wszystkich grup zwierząt, zwykle pomijane są np. pierwotniaki.

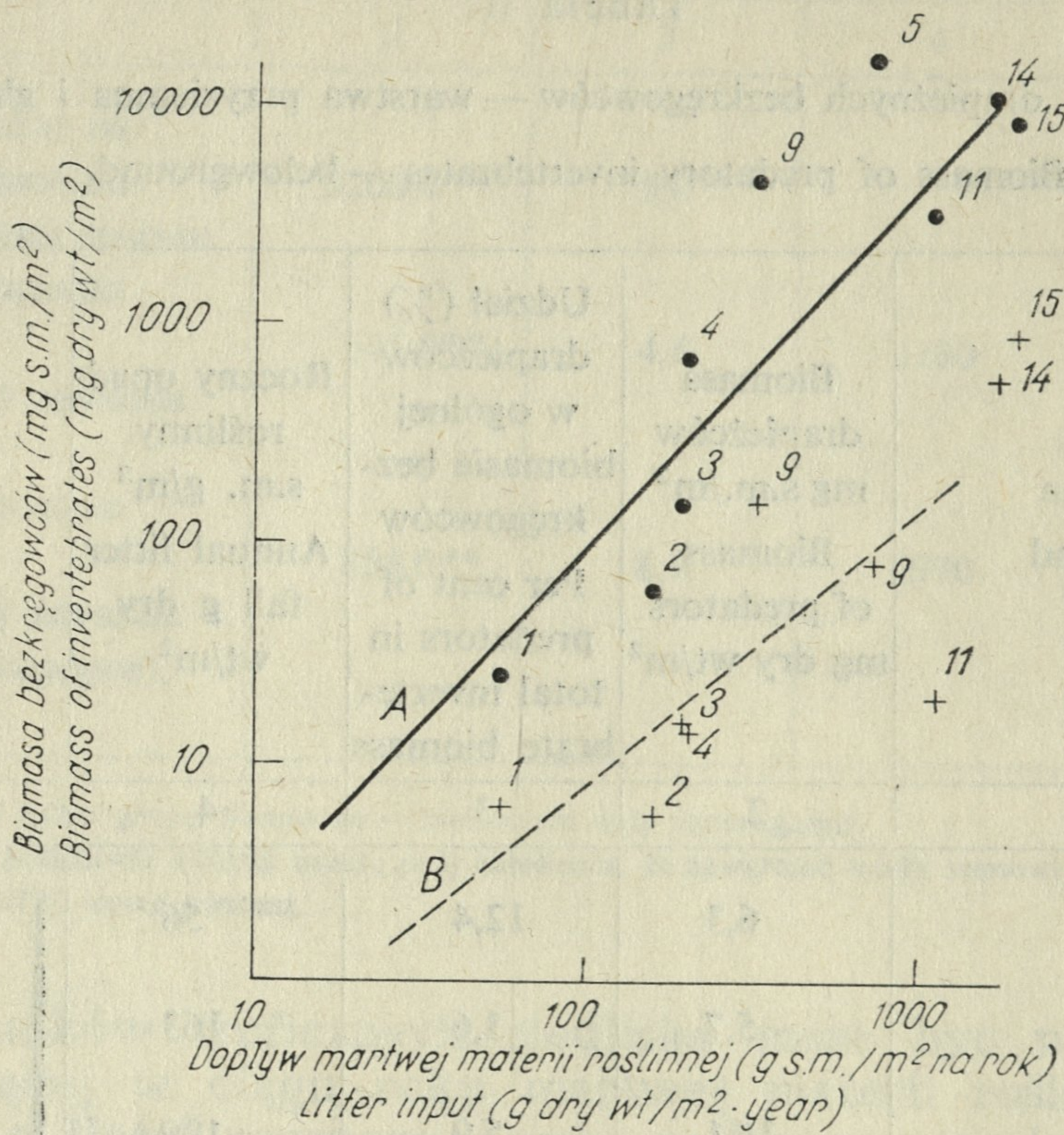


Fig. 2. Zależność między ilością dopływającej martwej materii roślinnej a biomasa saprofagów (A) i drapieżców (B) w warstwie przyziemnej i glebie różnych zbiorowisk trawiastych. Liczby oznaczają numery siedlisk podane w tabeli II

Relation of litter input to saprophage (A) and predator biomass belowground. Numbers represent type of grassland as in Table II

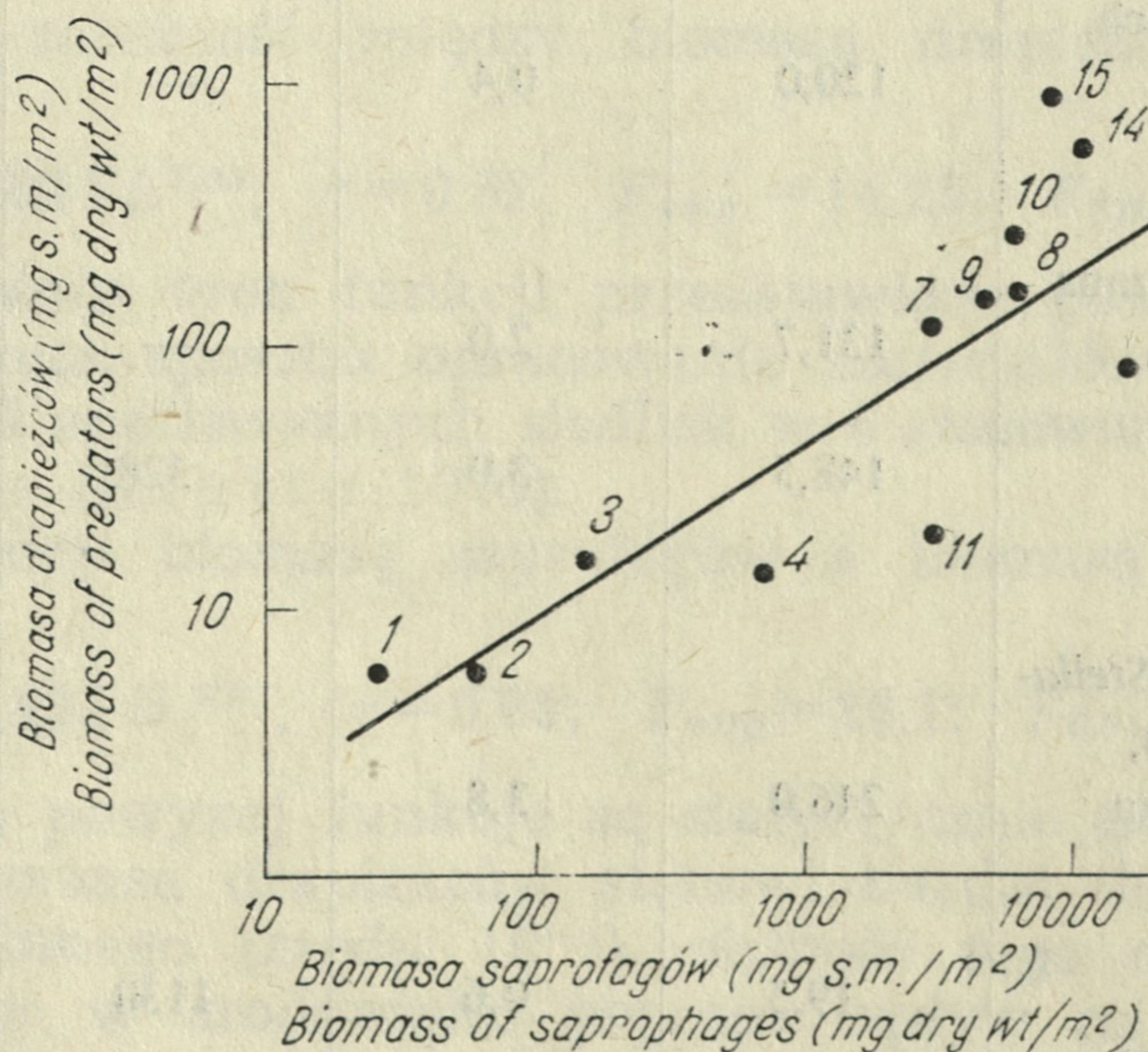


Fig. 3. Zależność między biomasa saprofagów a biomasa drapieżców w warstwie przyziemnej i glebie. Liczby oznaczają numery siedlisk podane w tabeli II

Relation of saprophage to predator biomass belowground. Number represent type of grassland as in Table II

Tabela II

Biomasa drapieżnych bezkręgowców — warstwa przyziemna i gleba

Biomass of predatory invertebrates — belowground

Typ zbiorowiska Type of grassland	Biomasa drapieżców mg s.m./m ² Biomass of predators mg dry wt/m ²	Udział (%) drapieżców w ogólnej biomacie bezkręgowców Per cent of predators in total invertebrate biomass	Roczny opad roślinny s.m. g/m ² Annual litter fall g dry wt/m ²	Autor Author
1	2	3	4	5
1. Pustynia Desert	6,3	12,4	56	Zlotin (1975)
2. Półpustynie Semidesert	5,7	3,6	163	
3. Suche stepy Arid steppes	16,1	5,9	199	
4. Zimne stepy Cool steppes	13,6	1,8	205	
5. Wilgotne łąki alpejskie Moist alpine meadow	81,0	0,5	767	
6. Preria z trawą mieszaną, Cottonwood Mixed prairie	524,7*	—	—	Smolik (1974)
7. Step na czarnoziemach, Równina Rosyjska Steppe in central chernozem region	120,0	0,4	—	Zlotin (1969)
8. Preria z trawą mieszaną, Matador Mixed prairie	131,7	2,0	—	Willard (1974)
9. Pastwisko owiec sheep pasture, Małe Pieniny	148,5	3,0	328	Delchev, Kajak (1974), Pełal (1974), Wasilewska (1974)
10. Łąka pobagienna (<i>Stellario-Deschampsietum</i>), Puszcza Kampinowska Marshy meadow, Kampinos Forest	246,0	3,8	—	Kajak, Breymeyer, Pełal (1971)
11. Bagna (Tien-szan) Marshy meadow, Tian-Shan	19,5	0,6	1130	Zlotin (1975)
12. Łąka kośna Cut meadow (<i>Arrhenatheretum</i>), Bródno	566,8	2,0	—	Pełal (1976), Wasilewska (1976), Kajak (mat. niepubl. — unpubl.)

1	2	3	4	5
13. Żyzne pastwisko na glebach wapiennych Fertile limestone pasture	3200,0**	5,0		Macfadyen (1963)
14. Sawanna krzaczasta wypalana Open shrubby savanna burnt	545,0**	4,6	1180	Athias, Josens, Lavelle (1974), Lavelle, Schaefer (1974)
15. Sawanna krzaczasta niewypalana Open shrubby savanna unburnt (<i>Andropogon</i>), Lamto	856,0**	8,9	2970	Athias, Josens, Lavelle (1974), Lavelle, Schaefer (1974)

* Praca obejmuje tylko grupę *Nematoda* — Nematods only investigated.

** Przeliczone na podstawie świeżej masy, przy założeniu, że zawartość wody stanowi 67% — Recalculated from fresh weight assuming 67% water content.

Miarą warunków troficznych siedliska może być w tym wypadku ilość dopływającej w ciągu roku martwej materii roślinnej. Dysponowano danymi o ilości rocznego opadu roślinnego (nadziemnych i podziemnych części roślin) w 9 zbiorowiskach oraz danymi o przeciętnej biomase drapiezców i saprofagów w 15 różnych siedliskach (tab. II).

Zależność między ilością dopływającej martwej materii roślinnej a biomasa saprofagów wyraża funkcja regresji:

$$B_s = 0,003 L^{1,75}; \quad r = 0,89; \quad F_{emp.} = 26,66; \quad F_{0,01} = 11,3$$

gdzie B_s — przeciętna biomasa saprofagów w mg s.m./m², L — roczny dopływ martwej materii roślinnej (nadziemnej i podziemnej) w g s.m./m².

Zachodzi też zależność między biomasa drapiezców a dopływem martwej materii:

$$B_p = 0,024 L^{1,25}; \quad r = 0,82; \quad F_{emp.} = 14,25; \quad F_{0,01} = 11,3$$

Przy wyznaczaniu tych funkcji przedstawione powyżej zastrzeżenia co do różnicowania sposobu opracowania materiałów o tyle tracą na znaczeniu, że na 9 analizowanych siedlisk w 6 stosowano jednakowe metody postępowania (Zlotin 1975).

Zależność między biomasa saprofagów a biomasa drapiezców wyraża funkcja:

$$B_p = 0,435 B_s^{0,67}; \quad r = 0,85; \quad F_{emp.} = 26,1; \quad F_{0,01} = 3,82$$

Wszystkie podane powyżej funkcje są statystycznie istotne.

Pomimo że biomasa drapiezców stanowi bardzo drobną część wielkości opadu roślinnego (rzędu 10⁻⁴), obfitość tego opadu warunkuje zasoby drapiezców w środowisku poprzez wpływ na ich potencjalny pokarm.

Podobnie jak przy omawianiu warstwy zielonej tak i tutaj trzeba zrobić zastrzeżenie, że przytoczony materiał jest zbyt różnicowany i oceny za mało precyzyjne, żeby pozwalały wyliczać w konkretnych sytuacjach, jak wielka jest biomasa drapiezców przy określonej trofii siedliska. Wprowadzone równania pozwalają jednak na stwierdzenie,

że wielkość biomasy drapieżców jak i konsumentów martwej materii roślinnej jest ściśle uzależniona od warunków troficznych siedliska.

Na ogół większość drapieżców koncentruje się na pograniczu warstwy przyziemnej i gleby. Charakterystyczny jest obraz rozmieszczenia pionowego dominujących grup drapieżców stwierdzony na łące kośnej typu *Arrhenatheretum*. Analizowano grupy: *Araneae*, *Carabidae*, *Staphylinidae*, *Hymenoptera parasitica*, *Diptera* (imago), *Chilopoda*, *Nematoda* (Olechowicz 1976, Wasilewska 1976, Kajak mat. niepubl.). 38% biomasy tych zwierząt przypada na centymetrową warstewkę przyglebową (tab. III), a tylko 1% na całą warstwę zielną.

Tabela III

Rozmieszczenie pionowe biomasy drapieżców na użytkowanej łące (*Arrhenatheretum*)

Vertical distribution of predatory biomass in cultivated meadow (*Arrhenatheretum*)

Warstwy Layers	% biomasy w danej warstwie Per cent in particular layer	Biomasa mg s.m./m ² w 1 cm grubości Biomass mg dry wt/m ² per 1 cm depth
Nadziemna—Aboveground	1	0,13
Pogranicze warstwy przyziemnej i gleby (0–1 cm) Soil—litter interface (0–1 cm)	38	124,50
Gleba—Soil 1–2,5 cm	} 61	56,80
2,5–5,0 cm		45,76

Analiza makrofauny wykazała także, że udział drapieżców w warstwie przyziemnej jest większy niż w pozostałych warstwach (Kajak, Breymeyer i Pętał 1971). Na trzech badanych łąkach makrofauna warstwy przyziemnej składała się w znacznej części z drapieżców. Stanowiły one 26–54% makrofauny, podczas gdy w glebie zaledwie 0,2–3,2%, w warstwie zielnej zaś 9–14%.

Wydaje się więc, że właśnie w warstwie przyziemnej zachodzą najbardziej intensywnie procesy redukcji liczebności przez drapieżce.

2.3. Wpływ gospodarki w środowiskach łąkowych na biomasę drapieżców

Wiele prac poświęcono analizie wpływu użytkowania lub zagospodarowania łąk na zagęszczenie i biomasę bezkręgowców, w tym drapieżców. Sprawa nie jest bez znaczenia, gdyż odpowiedni udział zwierząt drapieżnych w strukturze troficznej ekosystemu świadczy o sprawności mechanizmów regulacyjnych.

Zebrano dane na temat wpływu podstawowych zabiegów agrotechnicznych stosowanych na łąkach — wypasu, sianokosów, nawożenia a także przekształcenia naturalnych zbiorowisk trawiastych w uprawę zbóż — na wielkość biomasy i aktywność drapieżców.

Najczęściej zabiegi gospodarcze prowadzą do zmniejszenia biomasy drapieżców i zarazem do zmniejszenia ich udziału w ogólnej biomacie bezkręgowców. Można uznać ten proces za pogarszanie się stabilności

zagospodarowanych ekosystemów łąkowych w porównaniu z naturalnymi.

Większość danych na temat wpływu wypasu na biomasę zwierząt zaczerpnięto z badań prowadzonych w ciągu ostatnich lat na preriach Ameryki Północnej w różnych typach zbiorowisk trawiastych (Lavigne, Rogers i Chu 1971, Lewis 1971, McDaniel 1971, Ellstrom i Watts 1974).

Dysponowano materiałami z dwu lat (1970, 1972) i z 5 stanowisk, z których każde dzieliło się na część oddzieloną od wypasu i spasaną (Lewis 1971, McDaniel 1971, Grassland Biome Data Bank). Z danych tych wynika, że biomasa drapieżców występujących w warstwie nadziemnej najczęściej zmniejsza się na terenach pastwiskowych (w porównaniu z odgrodzonymi od wypasu). W 5 przypadkach na 9 rozpatrywanych biomasa drapieżców była mniejsza na terenach wypasanych (tab. IV).

Drapieżce reagowały na wypas silniej niż zwierzęta roślinożerne, stąd na pastwiskach był też mniejszy udział drapieżców w ogólnej biomacie bezkręgowców (6 przypadków na 9) (tab. IV).

Średnia biomasa drapieżców obliczona ze wszystkich stanowisk była w obydwu latach badań mniejsza na terenach wypasanych. Mniejszy był także w obu latach przeciętny udział drapieżców w biomacie fauny (tab. IV).

Szczegółowe badania drapieżnych stawonogów warstwy zielonej i przyziemnej prowadzono na prerii z krótką trawą (Pawnee Site w stanie Colorado) (Lavigne i Rogers 1970, Lavigne, Rogers i Chu 1971). Porównano tam mianowicie pastwiska słabo, umiarkowanie i intensywnie spasane, gdzie bydło zjadało odpowiednio 20, 40 i 60% plonu, oraz pastwisko z wypasem prowadzonym tylko w czasie zimy. Stwierdzono znaczne zmniejszenie liczby pajaków *Lycosidae* i błonkówek *Sphecidae* przy intensywnym wypasie. Obie te rodziny drapieżców były najliczniejsze na pastwisku użytkowanym tylko w czasie zimy, najmniej liczne na pastwisku o intensywnym wypasie. W miarę nasilenia wypasu zmniejszyła się liczba mrowisk oraz przeciętna biomasa dominującego gatunku *Pogonomyrmex occidentalis* Cresson. Wprawdzie większość pokarmu tego gatunku mrówek stanowiły nasiona traw, odgrywał on jednak pewną rolę jako drapieżca. Nie stwierdzono natomiast ujemnego wpływu wypasu na kilka innych grup drapieżnych, a więc na *Asilidae*, *Mantidae*, *Salticidae* i *Cicindellidae*. Jednakże były to w większości (oprócz *Asilidae*) grupy mało liczne.

Dempster (1970) badając przyczyny śmiertelności larw masowo występującego motyla, *Tyria jacobaeae* L., stwierdził, że na pastwisku śmiertelność wywołana przez drapieżce była niższa (60,7% całkowitej śmiertelności) niż w niewypasanej polanie leśnej (71,2%). W badaniach tych zastosowano test precypitacji zawartości przewodów pokarmowych drapieżców z surowicą zawierającą przeciwciała reagujące z białkiem analizowanego gatunku motyla.

Wszystkie te przykłady mówią o zmniejszaniu się zasobów drapieżców w nadziemnych warstwach pastwiska, w porównaniu z terenami bez wypasu.

Badano także wpływ wypasu (i równoczesnego wydeptywania darni) na faunę glebową. W tym wypadku wyniki nie są tak wyraźne. We wspomnianym już środowisku Pawnee Site analizowano w ciągu dwu lat oddziaływanie wypasu na makrofaunę gleby (Lloyd i in. 1973).

Tabela IV

Wpływ wypasu na drapieżne bezkręgowce w różnych typach prerii
Effect of grazing on invertebrate predators in different prairies

	Pustynia Desert	Preria z krótką trawą Short grass plains				Preria z trawą mieszaną Mixed prairie		Preria właściwa True prairie		Wszystkie stanowiska All sites	
	Jornada	Pawnee		Pantex		Cottonwood		Osage		1970	1972
	1970	1970	1972	1970	1972	1970	1972	1970	1972		
	Biomasa drapieżców (<i>B</i>) mg s.m./m ² — Biomass of predators (<i>B</i>) mg dry wt/m ²										Stosunek <i>B_n/B_p</i> <i>B_u/B_g</i> ratio
Prerie niewypasane (<i>n</i>) Ungrazed prairies (<i>u</i>)	0,6	4,9	8,4	2,3	145,1	28,6	19,4	17,3	15,1	Drapieżce — Predators 1,7 1,9	
Pastwiska (<i>p</i>) Grazed prairies (<i>g</i>)	0,7	6,9	12,1	7,7	68,3	10,3	4,3	6,8	11,3	Roślinożerce — Herbivores 0,8 0,3	
	Udział (%) drapieżców w ogólnej biomase fauny Per cent of predators in total biomass										
Prerie niewypasane Ungrazed prairies	27,2	21,5	20,0	7,0	20,1	35,9	12,6	21,9	18,1	21,0	17,0
Pastwiska Grazed prairies	18,4	37,3	38,9	16,1	2,4	6,0	5,4	11,7	11,5	11,0	3,4

Według (after) Lewis (1971), Mc Daniel (1971), 1972 — Grassland Biome Data Bank.

Porównano zasobność fauny na różnie eksploatowanych pastwiskach oraz w zagrodzie izolującej od wypasu. Biomasa szeregu grup zwierząt okazała się jednak bardzo zmienna, różnice w kolejnych latach (1970 i 1971) były większe niż przy różnych rodzajach użytkowania w tym samym roku. Trudno więc wyciągnąć na tej podstawie wnioski, zwłaszcza że ogólna biomasa drapieźców wykazywała w obu latach przeciwstawne reakcje na spasanie. Na podstawie tych danych można jedynie stwierdzić, że wypas nie wpływał negatywnie na biomasę *Carabidae*; w miarę nasilania się wypasu biomasa ich zwiększała się (1971) lub nie wykazywała tendencji malejących (1970).

Podobnie Morris (1968) stwierdził wzrost przeciętnej liczby larw *Carabidae*, a także *Staphylinidae* w darni wypasanej łąki. Autor ten prowadził badania nad wpływem wypasu na faunę darni. Na terenie zagrody izolującej od owiec fauna była 3,7 razy liczniejsza niż na pastwisku, na którym owce zjadały 60% produkcji. Jedną z niewielu grup liczniej występujących na terenach wypasanych niż w zagrodach były wspomniane larwy *Carabidae* i *Staphylinidae*.

Delchev i Kajak (1974) analizowali wpływ wypasu i sianokosów na liczebność pajaków gleby i warstwy przyziemnej. W pracy tej zestawiono dane piśmiennictwa o liczebności pajaków w różnych typach łąk i różnych typach pastwisk klimatu umiarkowanego. Wybrano do tego celu tylko materiał zebrany metodą wycinania płatów darni, z których następnie pajaki były wypłaszane w aparacie Tullgrena, flotowane bądź wybierane ręcznie.

Tabela V

Wpływ gospodarki na łąkach na liczebność pajaków (na m²) w warstwie darni
Spider density (per m²) in turves of differently managed grasslands

	Typ gospodarki — Type of management		
	Łąki nieużytkowane* Unused meadows*	Łąki kośne** Cut meadows**	Pastwiska*** Grazed***
Średnia — Average	250	50	67
Zakres — Range	56–842	14–81	33–160

* Według (after) Duffey (1962), Cherrett (1964), Morris (1968), Kajak, Breymeyer, Pętal (1971), Van Hook (1971)

** Według (after) Dondale (1971), Kajak, Breymeyer, Pętal (1971), Kajak (mat. niepubl. — unpubl.)

*** Według (after) Wolcott (1937), Salt et al. (1948), Cherrett (1964), Turnbull (1966), Morris (1968).

Otóż z tak przeprowadzonego porównania wynika, że liczebność pajaków darni łąk nieużytkowanych waha się w bardzo szerokich granicach: od 56 do 842 osobników na m², przy czym przeciętne zagęszczenie wynosi około 250 osobników na m².

Liczebność na łąkach użytkowanych była znacznie mniejsza; mieściła się w zakresie 14–81 osobn./m² na łąkach kośnych, i w zakresie 33–160 osobników na pastwiskach (tab. V).

Stwierdzono, że wpływ sianokosów na pajaki warstwy zielonej zależy od sposobu w jaki się je przeprowadza, a także od charakteru łąki. Na łąkach podmokłych, gdzie trawy i turzyce tworzą kępy, sianokosy nie powodowały zasadniczych zmian w liczebności pajaków, bowiem

nawet po zebraniu plonu warunki siedliskowe były dostatecznie korzystne. Natomiast na łąkach o wyrównanej powierzchni podłoża sianokosy przeprowadzone nisko, pozostawiające zaledwie kilkucentymetrową darni, powodowały zasadnicze zmniejszenie liczebności. Obserwowano ustępowanie gatunków rozpinających pionowe sieci, spośród *Argiopidae* i *Tetragnathidae*, oraz gatunków przytwierdzających kokony do kwiatostanów traw, spośród *Thomisidae* (Kajak 1962, 1967).

Również Southwood i Emden (1967) analizując wpływ sianokosów na faunę stwierdzili, że jeśli na łące po sianokosach pozostawała darni wysokości 5–15 cm, to nie obserwowano zmniejszenia liczebności pajaków. Nie stwierdzono także wpływu sianokosów na liczebność drapieżnych *Heteroptera*, ogólnie jednak liczebność drapieżców była mniejsza na łące koszonej niż w zagrodzie. Na łące koszonej zmniejszyła się liczebność *Chilopoda* oraz procentowy udział drapieżców w obrębie grup *Acarina* i *Coleoptera*. Procent drapieżnych *Acarina* na niekoszonej łące wynosił 32, na koszonej 19, a *Coleoptera* odpowiednio 20 i 8%. Natomiast gatunki roślinożerne były na ogół liczniejsze na łące koszonej.

Innym, stosowanym na łąkach zabiegiem gospodarczym jest nawożenie. Wpływ nawożenia organicznego pastwisk na faunę glebową analizowano przez 3 kolejne lata na pastwiskach górskich typu *Lolio-Cyno-*

Tabela VI

Wpływ nawożenia organicznego (koszarowanie owiec) na biomase fauny glebowej pastwisk w Małych Pieninach*

Effect of penning up sheep on the biomass of soil invertebrates in pastures (Pieniny Mountains)*

Grupy troficzne Trophic group	Biomasa (g s.m./m ²) — Biomass (g dry wt/m ²)	
	pastwisko bez nawożenia unmanured pasture	pastwisko w rok po koszarowaniu owiec pasture a year after penning up sheep
Roślinożerce ogółem All herbivores	277,2	916,8
<i>Elateridae</i>	219	850
<i>Nematoda</i> (pasożyty roślin — plant parasites)	58,2	66,8
Saprofagi — Saprovores		
<i>Lumbricidae</i>	4500,0	20600,0
Drapieżce ogółem — All predators	148,5	121,2
<i>Nematoda</i>	76,2	21,0
<i>Araneae</i>	4,2	2,6
<i>Formicidae</i>	52,3	3,5
<i>Carabidae</i>	15,8	94,1
Biomasa fauny (ogółem) Total invertebrate biomass	4925,7	21638,0
Udział drapieżców (%) w całkowitej biomasie fauny Per cent of predators in total biomass	3,0	0,6

* Według (after) Delchev, Kajak (1974), Pętał (1974), Wasilewska (1974), Nowak (1975).

suretum w Jaworkach (Małe Pieniny) (Delchev i Kajak 1974, Pętał 1974, Wasilewska 1974, Żyromska-Rudzka 1974 i mat. niepubl., Nowak 1975). Zgodnie z przyjętym w tym regionie górskim zwyczajem stosuje się tam nawożenie pastwisk metodą koszarowania owiec. Owce przetrzymuje się w zagrodach przez 2–3 kolejne noce, co prowadzi do pokrycia całej niemal powierzchni warstewką nawozu i w konsekwencji do zniszczenia roślinności. Po upływie kilku miesięcy roślinność bujnie odrasta i na nowo rozpoczyna się wypas. Prowadzone w tym terenie badania wykazały, że nawożenie organiczne powoduje bardzo znaczny wzrost biomasy zwierząt glebowych, głównie saprofagów, przy równoczesnym zmniejszeniu biomasy drapieżców i, co za tym idzie, znacznym zmniejszeniu udziału drapieżców w ogólnej biomasy zwierząt glebowych (tab. VI). Poszczególne grupy drapieżców w niejednakowy sposób reagowały na zabieg nawożenia. Po koszarowaniu owiec następowało znaczne zmniejszenie biomasy mrówek i drapieżnych nicieni. Zmniejszenie biomasy pajaków było nieznaczne; istotnie statystycznie różnice utrzymywały się tylko przez miesiąc, to jest w okresie braku roślinności. Biomasa drapieżnych *Carabidae* nawet powiększała się na stanowiskach intensywnie nawożonych (tab. VI). Łączna biomasa drapieżców ulegała jednak zmniejszeniu.

Tabela VII

Wpływ nawożenia mineralnego i nawadniania na biomase dużych stawonogów glebowych na preriach z krótką trawą*

Effect of fertilization and irrigation on the biomass of soil macroarthropods at short grass prairie*

Takson Taxon	Biomasa (mg s.m./m ²) w środowisku: Biomass (mg dry wt/m ²) in habitat:		
	nieużytkowanym no treatment	nawadnianym irrigation	nawadnianym i nawożonym azotem irrigation + Nitrogen fertilization
Drapieżne stawonogi**			
Predatory macroarthropods**	184,1	141,5	171,9
<i>Carabidae</i>	157,3	128,5	118,6
<i>Staphylinidae</i>	2,6	1,1	4,0
<i>Histeridae</i>			5,4
<i>Asilidae</i>	22,5	14,6	43,9
<i>Therevidae</i>	1,7		
Wszystkie stawonogi			
All macroarthropods	316,5	439,2	493,8
Udział (%) drapieżców w ogólnej biomasy stawonogów			
Per cent of predators in total macroarthropod biomass	58,1	32,2	34,8

* Według (after) Lloyd et al. (1973).

** *Formicidae* nie zostały uwzględnione — *Formicidae* excluded.

Nawożenie mineralne, podobnie jak organiczne, prowadzi również do zmniejszenia biomasy drapieżców i do zmniejszenia udziału drapieżców w ogólnej biomase fauny.

Zestawiono wyniki eksperymentów przeprowadzonych na prerii (Lloyd i in. 1973) i na typowej łące kośnej w okolicach Warszawy (tab. VII i VIII). Wyniki są zbliżone. Niezależnie od tego, czy nawożenie powoduje wzrost czy też zmniejszenie zasobów potencjalnego pokarmu drapieżców (biomasa saprofagów i roślinożerców), prowadzi ono z reguły do zmniejszenia biomasy drapieżców.

Tabela VIII

Wpływ nawożenia mineralnego na mezo- i makrofaunę gleby na łące *Arrhenatheretum**

Effect of fertilizing on the soil meso-and macrofauna in *Arrhenatheretum* meadow*

Takson Taxon	Biomasa (mg s.m./m ²) Biomass (mg dry wt/m ²)	
	łąka nie nawożona unfertilized meadow	łąka nawożona NPK** NPK — fertilized**
	Drapieżce ogółem — All predators	566,8
<i>Araneae</i>	34,0	19,7
<i>Formicidae</i>	241,9	31,2
<i>Carabidae</i> imago (adults)	88,5	13,4
<i>Staphylinidae</i> imago (adults)	20,1	39,9
<i>Carabidae</i> + <i>Staphylinidae</i> , larwy (larvae)	3,15	6,8
<i>Chilopoda</i>	179,2	79,5
Roślinożerce — Herbivores	2050,1	1490,5
Saprofagi — Saprovores	26845,8	21409,6
Ogólna biomasa fauny — Total biomass of fauna	29462,7	23090,6
Udział (%) drapieżców w biomase całej fauny Per cent of predators in total biomass	2,0	1,0

* Według (after) Andrzejewska (1976), Makulec (1976), Nowak (1976), Olechowicz (1976), Pętał — (1976), Wasilewska (1976), Żyromska-Rudzka (1976), Kajak (mat. niepubl. — unpubl.).

** Stosowano dawkę nawożenia — 360 kg N, 120 kg P₂O₅, 200 kg K₂O na hektar rocznie — Applied annual fertilizer rates — 260 kg N, 120 kg P₂O₅, 200 kg K₂O per hectare.

Oprócz wpływu nawożenia na biomasę drapieżców analizowano także wpływ nawożenia mineralnego i organicznego na stopień penetracji terenu przez te zwierzęta. Przez określenie: stopień penetracji należy rozumieć przeciętną liczbę zwierząt łowionych w ciągu doby przez jedną pułapkę ściółkową.

Analizowano różnice w stopniu penetracji terenu przez *Formicidae*, *Carabidae* i *Araneae* (Delchev i Kajak 1974, Pętał 1974, Kajak mat. niepubl.).

W płatach intensywnie nawożonych organicznie obserwowano istotne zmniejszenie penetracji przez *Araneae* i *Formicidae*. Penetracja wzrastała stopniowo w miarę upływu czasu od wykonania zabiegu, tzn. była większa w płatach, gdzie koszarowanie owiec odbywało się przed

rokiem, lub na pastwiskach, gdzie w ogóle nie było koszar, niż w płatach gdzie koszarowanie odbywało się w danym roku (tab. IX). Istotność różnic w stopniu penetracji w poszczególnych płatach oceniono za pomocą testu *t*-Studenta. Stwierdzono, że różnice pod tym względem między płacami koszarowanymi w danym roku a koszarowanymi dawniej były statystycznie istotne ($P < 0,01$).

Bezpośrednio po koszarowaniu owiec następowało wzmożenie ruchliwości mrówek powodowane prawdopodobnie odbudową zniszczonych gniazd, natomiast po upływie około miesiąca ruchliwość zmniejszała się i we wszystkich płatach intensywnie nawożonych była istotnie mniejsza ($P < 0,05$) niż na pastwisku, gdzie nie przeprowadzono zabiegu (Pętał 1974).

Tabela IX

Wpływ koszarowania owiec na penetrację terenu przez drapieżne stawonogi na pastwiskach w Małych Pieninach*

Liczba osobników złowionych w ciągu doby w jednej pułapce

Effect of penning up sheep on the area penetration by predatory arthropods, pastures in Małe Pieniny Mountains*

Number of individuals/trap per 24 h

Takson Taxon	Pastwisko bez koszarowania owiec Untreated pasture	Pastwisko po koszarowaniu owiec Sheep folds			
		liczba dni od koszarowania owiec number of days after penning up sheep			
		360	60	30	< 30
<i>Araneae</i>	3,15 ± 0,27	2,27 ± 0,28	1,11 ± 0,14	1,34 ± 0,17	1,57 ± 0,25
<i>Formicidae</i>	2,35 ± 0,42	0,54 ± 0,15	1,17 ± 0,36	0,73 ± 0,20	2,40 ± 0,37
<i>Carabidae</i>	3,70 ± 0,34	0,95 ± 0,12	4,25 ± 0,53	9,24 ± 0,12	8,50 ± 0,14

* Według (after) Delchev, Kajak (1974), Pętał (1974), Kajak (mat. niepubl. — unpubl.)

Zbliżone wyniki otrzymano w badaniach wpływu intensywnego nawożenia mineralnego na stopień penetracji terenu przez drapieżce. Przeciętna penetracja przez te zwierzęta była mniejsza na poletkach nawożonych NPK w porównaniu z kontrolnymi. Stwierdzono to u *Araneae* i *Carabidae*, nie stwierdzono natomiast u mrówek. Doświadczenie założono na niewielkich płatach, o powierzchni 1250 m² każdy, na łące typu *Arrhenatheretum*. Pomimo że poletka nienawożone i nawożone sąsiadowały ze sobą i mimo małego stosunkowo obszaru poletek — co umożliwiało wymianę fauny między poletkami — penetracja w sposób istotny zależna była od nawożenia (tab. X).

Tak więc poszczególne grupy drapieżców różnie reagowały na nawożenie, natomiast całkowita biomasa i stopień penetracji terenu przez drapieżce z reguły zmniejszały się pod wpływem nawożenia tak organicznego, jak mineralnego.

Najbardziej drastycznym zabiegiem jest zmiana łąki trwałej na uprawę. Zabieg ten prowadzi do wielkiego zubożenia fauny glebowej. Jak wynika jednak z danych Zlotina (1969) i Willarda (1974) biomasa drapieżnej fauny zmienia się mniej radykalnie, niż pozostałych grup troficznych; prowadzi to nawet do wzrostu udziału drapieżców w faunie

Tabela X

Wpływ nawożenia mineralnego na penetrację terenu przez drapieżne stawonogi*

Liczba osobników złowionych w ciągu doby w jednej pułapce

Effect of mineral fertilization on area penetration by predatory arthropods*

Number of individuals/trap per 24 h

Takson Taxon	Łąka Meadow	
	nienawożona unfertilized	nawożona mineralnie NPK fertilized
<i>Araneae</i>	4,77 ± 0,40	3,16 ± 0,18
<i>Formicidae</i>	1,19 ± 0,14	1,20 ± 0,11
<i>Carabidae</i>	0,81 ± 0,07	0,35 ± 0,06

* Według (after) Pętał (1976), Kajak (mat. niepubl. — unpubl.).

glebowej (tab. XI). Uprawa prerii doprowadziła wprawdzie do zupełnego zaniku *Formicidae*, *Chilopoda* i *Pseudoscorpionidea*, ale w ogólnej biomasie nicieni (która zresztą też zmniejszyła się blisko czterokrotnie) wzrósł udział form drapieżnych. Zdecydowało to o wzroście udziału drapieżców w ogólnej biomasie fauny glebowej z 2% w glebie prerii do 3,3% w glebie pola pszenicy.

Tabela XI

Wpływ przekształcenia naturalnego ekosystemu trawiastego w uprawę na biomasę drapieżców glebowych

A — step*, B — preria z trawą mieszaną**

Effect of the natural grassland cultivation on the biomass of soil predators

A — steppe*, B — mixed prairie**

		Biomasa (mg s.m./m ²) — Biomass (mg dry wt/m ²)	
		zbiornisko naturalne natural grassland	uprawa pszenicy cultivated land-wheat
Fauna bezkręgowca ogółem All invertebrates	A	32170,0	1950,0
	B	6479,3	1563,4
Drapieżce Predators	A	63,0	20,0
	B	131,7	50,9
Biomasa drapieżców w % biomasy bezkręgowców Per cent of predators in total invertebrate biomass	A	0,2	1,0
	B	2,0	3,3

* Według (after) Zlotin (1969) — świeżą masę przeliczono na suchą przy założeniu 67% zawartości wody w organizmach — Recalculated from fresh weight assuming 67% of water content.

** Według (after) Willard (1974).

Zmiana stepu na nizinie rosyjskiej w uprawę pszenicy (Zlotin 1969) spowodowała także ogromne zubożenie fauny glebowej; biomasa jej zmniejszyła się aż 16,5 razy, ale w tym biomasa drapieżców (*Acarina* — *Gamasidae*, *Trombidiidae*; *Chilopoda*) zmniejszyła się tylko 3,2 razy, w rezultacie więc udział drapieżców był większy niż poprzednio (tab. XI). Stwierdzono także, że zaoranie stepu powoduje wzrost liczebności drapieżnych gatunków *Carabidae* (Titova i Žavoronkova 1965).

Bardzo dokładne badania ekosystemów pola ziemniaków i żyta prowadzone od szeregu lat w Polsce (Trojan 1967, Dąbrowska, Karg i Ryszkowski 1974, Ryszkowski 1975) na terenach uprawianych rolniczo od setek lat, w odróżnieniu od poprzednio omówionych badań nowych upraw, wykazują dalej posunięte zmniejszenie biomasy drapieżców. Stwierdzono tam mianowicie zupełny brak grupy drapieżnych nicieni (Wasilewska i Paplińska 1975), brak gniazd mrówek, zmniejszenie się w porównaniu z otoczeniem biomasy pajaków (Łuczak 1975). Stosunkowo znaczna jest jedynie biomasa *Carabidae* (Kabacik-Wasylik 1975).

Odum (1971) przytacza dane o zmianie liczebności owadów roślinożernych i drapieżnych w piętrze nadziemnym uprawy prosa pozostawionej przez rok naturalnej sukcesji. Już w pierwszym roku zmniejszyła się ponad dwukrotnie liczebność owadów roślinożernych a bardzo wyraźnie wzrosła liczebność stawonogów drapieżnych i pasożytniczych. Równocześnie zwiększyła się różnorodność zespołu. Ugorowanie powoduje więc przeciwne zmiany w strukturze troficznej ekosystemu, niż omawiana poprzednio intensyfikacja gospodarki, prowadzi bowiem do wzrostu biomasy drapieżców.

Dobrze znaną sprawą jest upraszczanie się zespołów zarówno roślinnych jak zwierzęcych na terenach objętych gospodarką człowieka. Także w odniesieniu do drapieżnej fauny stawonogów stwierdzono zmniejszenie się liczby gatunków i wskaźników różnorodności gatunkowej oraz wzrost stopnia dominacji jednego lub kilku gatunków w zespole i ubywanie gatunków akcesorycznych postępujące w wyniku zagospodarowania łąk (Kajak 1962, Odum 1971, Delchev i Kajak 1974, Pętał 1974).

Podsumowując można stwierdzić, że zabiegi gospodarcze na łąkach prowadzą najczęściej do zmniejszenia biomasy drapieżców zarówno w nadziemnej części ekosystemu, jak w glebie. Z reguły następuje też zmniejszenie udziału drapieżców w ogólnej biomase fauny. Nawet wówczas, gdy zabiegi takie (jak np. nawożenie) prowadzą do zwiększenia zasobów potencjalnych ofiar, obserwuje się zmniejszanie biomasy drapieżców lub najwyżej utrzymywanie się niezmięionej liczebności, ale zawsze spadek procentowego udziału drapieżców w biocenozie.

Wpływ uprawy na drapieżce nie jest jednoznaczny. Obserwowano powiększenie udziału drapieżców w ogólnej biomase fauny na terenach od niedawna przekształconych w uprawy, a wielkie zubożenie gęstości drapieżców na terenach od dawna rolniczych.

Jak wspomniano wyżej, na łąkach bardzo liczne są drapieżne poli-fagi. Zabiegi gospodarcze właśnie tę grupę drapieżców szczególnie upośledzają. Są to bowiem organizmy o stosunkowo długim cyklu życiowym (o jednej generacji w roku lub nawet kilkuletnie), rozwój ich często trwa dłużej, niż okresy między zabiegami. Fakt ten powoduje, że niełatwo następuje odrodzenie się liczebności tych zwierząt po przepro-

wadzonych zabiegach. Gospodarka ma z reguły na celu podniesienie produkcji roślinnej. Postępuje wraz z nią wzrost liczebności owadów roślinożernych. Drapieżce specyficzne, ściśle powiązane z gatunkami ofiar, dopasowane charakterem cyklu życiowego, sposobem rozmieszczenia i zachowania oraz liczebnością do cyklu rozwojowego tych owadów, mogą zwiększać liczebność, gdy zabiegi prowadzą do wzrostu zagęszczenia populacji ofiary. W rezultacie na zagospodarowanych łąkach może zachodzić zmiana stosunków w kierunku zwiększenia udziału drapieżców specyficznych, a zmniejszenia udziału polifagów. Obserwowano takie zjawisko w doświadczeniu z nawożeniem, gdzie ubywanemu mrówek i pajaków z intensywnie nawożonych poletek towarzyszył wzrost biomasy pasożytniczych błonkówek (Olechowicz 1976, Pętał 1976, Kajak mat. niepubl.). Wzrost biomasy gatunków pasożytniczych stwierdzono też na wypasanych preriach w porównaniu z niewypasanymi (Grassland Biome Data Bank). Powstaje więc pytanie, jakie znaczenie z punktu widzenia sprawności układów regulacyjnych może mieć taka zamiana.

3. Rola drapieżców w ekosystemie

3.1. Znaczenie regulacyjne drapieżców polifagicznych

Od wielu lat prowadzi się usilne poszukiwania czynników decydujących o homeostazie systemu (Huffaker 1958, Klomp 1962, Morris 1963, Varley i Gradwell 1963, 1971, Breymeyer i in. 1964, Gałęcka 1966, Rafes 1968, Kaczmarek 1969, Haukioja i Hakala 1975). Badania dotyczą najczęściej mechanizmów regulujących liczebność populacji roślinożerców — głównie szkodników leśnych i polnych.

Obszerne piśmiennictwo dotyczy badań wpływu drapieżców o wąskiej specjalizacji pokarmowej na dynamikę liczebności ofiar (Kot 1964, Huffaker i Kennett 1966, Huffaker, Messenger i DeBach 1971).

Grupie drapieżców polifagicznych poświęcono znacznie mniej badań, niż drapieżcom specyficznym, gdyż istnieje przekonanie, że są one mniej skuteczne w walce biologicznej (Huffaker, Messenger i DeBach 1971). Ponieważ jednak w ekosystemach trawiastych dominują polifagi a użytkowanie łąk odbija się niekorzystnie na ich biomacie, starano się zebrać informacje o skuteczności działania tej grupy drapieżców. Pozwoliło to ocenić konsekwencje, jakie może mieć zmniejszanie się udziału polifagów w ekosystemie.

Bardzo charakterystyczne jest, że drapieżne polifagi, ze względu na stosunkowo długi cykl życiowy, nie mogą szybko dostosować swej liczebności do następujących zmian liczebności ofiar. Przy wzroście gęstości ofiary niemal natychmiast następuje tzw. reakcja funkcjonalna, tj. zmiany w ilości zabijanych ofiar. Jest to skutek wzrostu konsumpcji poszczególnych osobników. Wykazano, że redukcja liczebności ofiar (czyli % zabitych w ogólnej liczebności) wywołana tą reakcją funkcjonalną drapieżcy może mieć bardzo różny przebieg (Holling 1959, Dąbrowska-Prot, Łuczak i Tarwid 1968, Reichert 1974). Maksymalna redukcja zachodzi albo przy najmniejszych gęstościach ofiar, albo też w miarę wzrostu gęstości ofiar nasila się stopniowo, do pewnego punktu

maksymalnego, poza którym stopniowo zmniejsza się w miarę dalszego wzrostu zagęszczenia. Prowadzi to do wniosku, że drapieżne polifagi tylko w pewnym zakresie zagęszczeń skutecznie regulują wielkość populacji ofiar. Natomiast gatunki specyficznych drapieżców, o dynamice ściśle dopasowanej do dynamiki liczebności ofiar, intensywnie rozmnażają się w sprzyjających warunkach pokarmowych. Wobec tego działają one wprawdzie z opóźnieniem (ponieważ ich wzrost liczebności wymaga czasu), ale w sposób zagęszczeniozależny, tzn. gdy wzrasta liczebność ofiar oddziaływanie drapieżców staje się coraz silniejsze. Sam fakt, że sposób działania drapieżcy jest zagęszczeniozależny jeszcze nie przesądza, że jest regulacyjny. Regulacyjny jest on wówczas, gdy jest odpowiednio dopasowany do stopnia przyrostu populacji ofiar, w ten sposób, że zbliża się asymptotycznie do 100% produkcji populacji (Varley i Gradwell 1971, Varley, Gradwell i Hassell 1975).

Te założenia zostaną skonfrontowane z danymi otrzymanymi w warunkach terenowych, dotyczącymi skuteczności działania drapieżnych polifagów.

W ekosystemach naturalnych z reguły każda populacja podlega działaniu nie jednego drapieżcy, a układu drapieżców. W badaniach wpływu drapieżnych polifagów na szkodnika *Neodiprion sertifer* (Geoffroy) Holling (1959) wykazał bardzo ważną prawidłowość. Każdy z gatunków drapieżnych powodował najintensywniejszą redukcję przy innej gęstości ofiar. W rezultacie, mimo że każda z populacji drapieżcy wykazywała charakterystyczne dla reakcji funkcjonalnej zmniejszanie się redukcji przy dużych gęstościach ofiar, łączny wpływ zespołu drapieżców, to jest zakres gęstości, przy którym występowała intensywna redukcja, bardzo się rozszerzał.

Ocenie wielkości drapieżnictwa pajaków sieciowych i mrówek, czyli dwu ważnych grup drapieżnych polifagów, w stosunku do *Diptera* i *Homoptera-Auchenorrhyncha* poświęcone były badania prowadzone na nieużytkowanej łące śródleśnej, *Stellario-Deschampsietum*, przez kilka kolejnych lat (Andrzejewska 1971, Kajak 1971, Kajak, Breymeyer i Pętał 1971, Olechowicz 1971, Pętał i in. 1971).

Dane o konsumpcji drapieżców oparto na materiałach terenowych uzyskanych przez zbieranie pokarmu pajaków i mrówek i przeprowadzanie ocen gęstości tych zwierząt w środowisku w ciągu kilku kolejnych sezonów. Niezależnie oceniono liczbę produkowanych ofiar. Metodyka opisana została w pracach Kajak (1965), Pętał (1967, 1972), Olechowicz (1970).

Stwierdzono, że eliminacja owadów powodowana przez te dwie wspomniane grupy drapieżców jest wysoka i sięga 57% produkcji dorosłych muchówek oraz 43% produkcji *Homoptera-Auchenorrhyncha* (tab. XII).

Przeciętna biomasa owadów na tej łące o silnej presji drapieżców była ponad dwukrotnie mniejsza (2,6 razy) niż na innej łące w tym rejonie o podobnej produkcji owadów niedrapieżnych, ale mniejszej obsadzie drapieżców (tab. XIII).

Stwierdzono ponadto, że pajaki sieciowe wyłapują muchówki natychmiast po wylocie, pojawiające się dopiero w danym środowisku (Kajak, Olechowicz i Pętał 1972). Pokarm pajaków tworzyły głównie 4 rodziny muchówek: *Sciaridae*, *Cecidomyidae*, *Bibionidae* i *Chironomidae*, które dominowały w środowisku pod względem nasilenia wylotów (Olechowicz 1971). Wykazano ścisłą zależność między intensywno-

nością wylotów muchówek danego dnia a dzienną konsumpcją pajaków (współczynnik korelacji $r = 0,71$ przy $P < 0,01$).

Liczebność much trafiających w sieci nie była natomiast skorelowana z ich biomasa na łące (współczynnik korelacji wynosił zaledwie $r = -0,01$) (Kajak, Olechowicz i Pętał 1971, Kajak mat. niepubl., Olechowicz mat. niepubl.). Przedstawione fakty upoważniają do wnioskowania, że analizowane grupy drapieżców polifagicznych eliminują znaczny procent produkcji populacji ofiar; ubywanie tych dra-

Tabela XII

Stopień eliminacji stawonogów przez dominujące drapieżce łąkowe: mrówki (a) i pająki sieciowe (b)
— Łąka *Stellario-Deschampsietum*, Puszcza Kampinowska (1968 r.)*

Liczba osobników/m² w ciągu sezonu

Predation by ants (a) and web spiders (b) in *Stellario-Deschampsietum* meadow, Kampinos Forest (1968)*

Number of individuals/m² per season

		<i>Homoptera</i>	<i>Diptera</i> (imago)
Produkcja potencjalnych ofiar Number of individuals produced		1931	707
Liczba ofiar zabitych przez drapieżce Number killed	a b	840 —	226 177
Stopień eliminacji (w %) Predation (in %)		43	57

* Według (after) Kajak, Breymeyer, Pętał (1971), Kajak et al. (1972).

pieżców z ekosystemu prowadzi do podwyższenia poziomu liczebności ofiar. Ponadto działanie drapieżcy zachodzi natychmiast po pojawieniu się ofiary w środowisku.

W Japonii prowadzi się od szeregu lat badania nad wpływem polifagicznych drapieżców, głównie pajaków i mrówek, na liczebność szkodników na polach uprawnych (Kayashima 1960, Ito, Miyashita i Sekiguchi 1962, Kiritani i in. 1972, Sasaba, Kiritani i Urabe 1973). Rozwój tych badań został sprowokowany przez nasilanie się masowych pojawów szkodników od czasu powszechnego stosowania insektycydów niszczących bardzo radykalnie faunę drapieżną, a tylko niektóre roślinożerce.

Wieloletnie badania zależności między populacją skoczaków *Neophotettix cincticeps* Uhler (przenoszących choroby wirusowe na pola ryżu) a pajakami wykazały, że maksymalna redukcja liczebności larw przez pająki następuje przy stosunkowo małych zagęszczeniach. Redukcja liczebności dorosłych jest w pewnym zakresie liczebności zagęszczeniozależna. Posługując się danymi empirycznymi i modelem symulacyjnym wyznaczono optymalną proporcję między pajakami a ofiarami, przy której redukcja jest najbardziej skuteczna. Stwierdzono, że stosowanie selektywnych insektycydów może utrzymać te właściwe proporcje i w efekcie niski poziom liczebności szkodnika. Przy znacznych liczebnościach pajaków wystarczało stosowanie insektycydów raz na dziesięć generacji szkodnika (Sasaba, Kiritani i Urabe 1973, Sasaba i Kiritani 1972, 1975, Kiritani i Kakiya 1975).

Tabela XIII

Drapieżce a biomasa ofiar w dwu typach łąk*
 Predators and prey biomass in two types of meadows*

	Łąka (meadow) <i>Stellario-Deschampsietum</i> — nieużytkowana (unutilized)	Łąka kośna (cut meadow) <i>Arrhenatheretum</i>
Produkcja ofiar Prey production mg s.m./m ² ·sezon mg dry wt/m ² ·season		
<i>Homoptera</i> — <i>Auchenorrhyncha</i>	1136	1039
<i>Diptera</i> (imago)	364	280
Ogółem — Total	1500	1319
Biomasa ofiar Prey biomass mg s.m./m ² — mg dry wt/m ²		
<i>Homoptera</i> — <i>Auchenorrhyncha</i>	11,7	41,4
<i>Diptera</i> (imago)	8,0	10,5
Ogółem — Total	19,7	51,9
Biomasa drapieżców Predator biomass mg s.m./m ² — mg dry wt/m ²		
<i>Formicidae</i>	71,0	23,0
<i>Araneae</i> (warstwy zielnej — herb layer)	78,3	5,2
Ogółem — Total	149,3	28,2

* Według (after) Andrzejewska (1971), Kajak, Breymeyer, Pętał (1971), Olechowicz (1971).

Inny gatunek *Homoptera*, *Mogannia iwasakii* Matsumura, do niedawna nieszkodliwy, stał się od paru lat w różnych regionach Japonii uciążliwym szkodnikiem trzciny cukrowej. Uważa się, że przyczyną rozwoju tego szkodnika jest zmniejszenie liczebności populacji mrówek przez stosowanie insektycydów, a także stymulujące rozwój roślinożerców powiększenie obszaru uprawy (Nagamine, Teruya i Ito 1975).

Wniosek, że właśnie usunięcie polifagicznych drapieżców prowadzi do masowych pojawów szkodników powtarza się we wszystkich wspomnianych wyżej pracach japońskich. Polifagom przypisuje się istotny wpływ na liczebność owadów, mimo że stwierdzono charakterystyczne dla tych drapieżców nasilenie redukcji przy małych gęstościach ofiar.

Jednym z najbardziej wszechstronnie zbadanych szkodników jest piędzik przedzimek, *Operophtera brumata* (L.) (Varley i Gradwell 1963, East 1974, Varley, Gradwell i Hassel 1975). Rezultaty wieloletnich badań tego gatunku doprowadziły do stwierdzenia, że polifagiczne drapieżce lasu dębowego spełniają istotną rolę w regulacji tego szkodnika. Larwy i poczwarki piędzika podlegają w glebie ostrej presji drapieżnych gatunków — *Carabidae* i *Staphylinidae*, które zabijają 68% wyjściowej liczby poczwerek (East 1974). Re-

dukcja powodowana przez te gatunki jest zagęszczeniozależna (East 1974, Varley, Gradwell i Hassell 1975).

Przedstawione powyżej dane wskazują, że są sytuacje, w których polifagiczne drapieżce wywierają znaczny wpływ na liczebność populacji ofiar. Większość autorów podkreśla, że drapieżce polifagiczne działają najintensywniej w zakresie małych gęstości ofiar (Holling 1959, Ito, Miyashita i Sekiguchi 1962, Reichert 1974, Saba i Kiritani 1975), oraz że mogą reagować natychmiast na wzrost zagęszczenia populacji ofiary (Holling 1959, Kajak, Olechowicz i Petal 1972). Ponadto, z racji długiego cyklu życiowego zespół drapieżców polifagicznych jest stale obecny w ekosystemie.

Te wszystkie właściwości — stała obecność i intensywne redukcowanie ofiar jeszcze mało licznych, pozwala zapewne utrzymać trwale niski poziom liczebności populacji ofiar, zwłaszcza w układach naturalnych, bogatych w biotyczne czynniki ograniczające.

Istotne, że procesowi upraszczania się biocenoz, jaki zachodzi przy użytkowaniu ekosystemu, towarzyszy ubywanie drapieżców polifagicznych, a pewien wzrost liczby drapieżców wyspecjalizowanych. W ślad za tym może następować przejście od równowagi trwałej do bardziej labilnej, podatnej na zakłócenia.

3.2. Eksploatacja ofiar przez drapieżce

W zrównoważonych łańcuchach troficznych tempo produkcji populacji i tempo jej eksploatacji są zbilansowane, eksploatacja nie narusza stanu liczebności (Kaczmarek 1969). Konsekwencją tego stwierdzenia jest, że eksploatacja populacji nie przekracza nadwyżek produkcji nad stanem biomasy, czyli jest zależna od wielkości stosunku P/B eksploатовanej populacji. Wyniki badań nad przepływem energii w naturalnych ekosystemach zdają się potwierdzać ten wniosek. Spasanie liści w lesie przez zwierzęta nie przekracza 5–10% produkcji, co oznacza dopasowanie do możliwości regeneracyjnych drzew (Kaczmarek 1969). Eksploatacja zbiorowisk trawiastych jest znacznie wyższa — spasanie przez bydło może sięgać 30–45% bez naruszenia zasobów (Wiegert i Evans 1967), a wynosi przeciętnie 13–20% (Petruszewicz i Grodziński 1975).

Jeszcze większe jest spasanie nasion przez zwierzęta (10–90%) (Chew 1974) i spasanie planktonu roślinnego przez zooplankton (3 do około 100%, przy przeciętnej ze wszystkich badanych jezior — 44%) (Hillbricht-Ilkowska 1977).

Poniżej przedstawione zostaną dane o wielkości eksploatacji ofiar przez drapieżce w ekosystemach trawiastych.

Jednym ze sposobów oceny stopnia eksploatacji ofiar przez zwierzęta drapieżne może być zbadanie, jaka część produkcji poprzedniego poziomu troficznego jest zjadana przez drapieżce, a więc obliczenie wielkości stosunku liczbowego między konsumpcją drapieżców a produkcją poprzedniego poziomu troficznego. Jest to, zgodnie z terminologią stosowaną przez Kozlovsky'ego (1968), wydajność konsumpcji drapieżców.

Bardzo skąpe jest piśmiennictwo, w którym byłaby uwzględniona produkcja i konsumpcja całych poziomów troficznych. Z dostępnych źródeł wynika, że wydajność konsumpcji drapieżców na łąkach waha

się w szerokich granicach, od 3 do około 100%, z tym że najczęściej przybiera wartość od 18 do 60% (tab. XIV).

Przytoczone dane trzeba jednak traktować ostrożnie, bowiem ze względu na trudności precyzyjnego pomiaru relacji między poziomem troficznym ofiar i drapieżców przyjmuje się szereg założeń fizjologicznych dla wyliczenia produkcji i konsumpcji. W rezultacie dane pochodzące z różnych źródeł mogą opierać się na nieco innych założeniach, a więc mają jedynie wartość orientacyjną.

Tabela XIV

Wydajność konsumpcji drapieżców w różnych ekosystemach trawiastych
 C_w — konsumpcja drapieżców, P_{n-1} — produkcja poprzedniego poziomu, mg s.m./m² za sezon

Consumption efficiency of predators in different grassland ecosystems
 C_w — predator consumption, P_{n-1} — production of preceding trophic level, mg dry wt/m² per season

Grupy troficzne Trophic relation	Ekosystem Ecosystem	Wydajność konsumpcji Consumption efficiency C_n/P_{n-1}	Autor Author
Drapieżce/roślinożerce (warstwa nadziemna) Predators/herbivores (aboveground)	Ugór porosły trawą Old field grassland	21	Van Hook (1972)
	<i>Lespedeza sericea</i>	~100	Menhinick (1967)
	Preria z krótką trawą: Short grass prairie:		
	Niewypasana — Ungrazed Wypasana — Grazed	38 28	} Andrews et al. (1974)
Drapieżce/roślinożerce i saprofagi (gleba) Predators/herbivores and saprovores (soil)	Niewypasana — Ungrazed	56	
	Wypasana — Grazed	38	
Drapieżce/produkcja wtórna Predators/secondary production	Pustynie — Deserts	115	} Zlotin (1975)
	Półpustynie — Semidesert	68	
	Suche stepy — Arid steppes	92	
	Zimne stepy — Cool steppes	19	
	Wilgotne łąki alpejskie — Moist alpine meadows	3	
	Bagna — Marshes	18	

Zlotin (1975) przyjmuje na przykład, że produkcja wtórna jest równa w przybliżeniu średniej wielkości biomasy zwierząt. Wprawdzie założenie to przyjęto na podstawie danych o czasie rozwoju i liczbie generacji w roku, można jednak spodziewać się, że sztucznie obniżono w ten sposób wielkość produkcji. W konsekwencji wydajność konsumpcji została sztucznie podwyższona. Dane te mają w tej sytuacji wartość względną, pozwalają uszeregować badane przez autora ekosystemy pod względem stopnia eksploatacji przez drapieżce. Nie można

traktować ich jednak jako bezwzględnych pomiarów siły oddziaływania drapieżców.

Z badań Menhinicka (1967) prowadzonych w warstwie nadziemnej pól porośniętych lespedezą wynika, że oddziaływanie drapieżców na poziom roślinożerców jest bardzo silne; konsumpcja przekracza produkcję roślinożerców. Tu też sztucznie obniżono produkcję roślinożerców, o czym zresztą autor pisze, nazywając ją produkcją minimalną. Była to suma maksymalnych biomas poszczególnych populacji. Ponadto nie uwzględniono całej bazy pokarmowej drapieżców, a tylko roślinożerce. Autor wnioskuje jednak, że drapieżce są ważnym czynnikiem regulującym oddziaływanie roślinożerców na produkcję pierwotną.

Van Hook (1971) oparł się na empirycznych danych o produkcji i konsumpcji, wykorzystując przy pomiarach technikę izotopową. Przedstawił jednak układ bardzo uproszczony, z jedną tylko grupą drapieżców (pajaki z rodziny *Lycosidae*) i kilkoma gatunkami roślinożerców. Wprawdzie były to, zdaniem autora, grupy dominujące, prawdopodobnie jednak nie reprezentują całego poziomu troficznego.

Wobec tak wielu zastrzeżeń w stosunku do przytoczonych danych o wydajności konsumpcji drapieżców, można na ich podstawie wyciągnąć tylko kilka wniosków. Te mianowicie, że w ekosystemach trawiastych oddziaływanie drapieżców na poprzedni poziom troficzny jest silniejsze niż analogiczne oddziaływanie bezkręgowych konsumentów pierwszego rzędu na poprzedni poziom troficzny. Przeciętna wydajność konsumpcji drapieżców wynosi (po odrzuceniu wartości najwyższych dochodzących do 100%) 38% (tab. XIV). Analogiczna wydajność konsumpcji roślinożerców bezkręgowych w stosunku do produkcji pierwotnej nie przekracza 9% według danych Gyllenberga (w druku) opartych na 11 pracach. Podobnie według Breymeyer (1971) wynosi ona mniej niż 10%, a według Andrzejewskiej (1976) — około 5% na łące nawożonej, a 11% na łące nienawożonej.

Wydajność konsumpcji saprofagów w ekosystemach trawiastych jest jak się wydaje, również niższa (między 10 a 28% dopływu martwej materii roślinnej według Zlotin i Chodasova 1974, Pomianowska-Pilipiuk 1976).

W ekosystemach ubogich, o niskiej produkcji pierwotnej, presja drapieżnictwa jest stosunkowo bardzo wysoka, wyższa niż w ekosystemach żyznych (Zlotin 1975). Stwierdzono też silniejszą presję drapieżnictwa w piętrze podziemnym niż w nadziemnym w stosunku do roślinożerców (Andrews i in. 1974).

3.3. Znaczenie drapieżców glebowych

Oddziaływanie drapieżców na zwierzęta saprofagiczne jest jeszcze słabiej poznane, niż wpływ drapieżców na roślinożerce. Stosunkowo łatwiej jest znaleźć dane o ilości energii rozchodowanej w procesie oddychania przez zwierzęta glebowe należące do różnych poziomów troficznych, niż dane o produkcji i konsumpcji. Proporcja, jaką stanowią straty energetyczne drapieżców w stosunku do strat energetycznych poprzedniego poziomu troficznego, może być także wskaźnikiem siły oddziaływania drapieżców na ofiary. Stosunek R_n/R_{n-1} nazywany jest wydajnością respiracji między poziomami troficznymi.

Tabela XV

Intensywność respiracji drapieżców w stosunku do respiracji saprofagów w różnych ekosystemach
Respiratory ratio of predators to saprophages in different soil habitats

		Bory Coniferous forests		Lasy liściaste Deciduous forests					Zbiorowiska trawiaste Grasslands					Las liściasty Deciduous forest	Uprawa Arable land
		świerkowe — spruce		buczyna — beech			<i>Liriodendron</i> mull ⁴	dąbrowa oak mull ²	preria z krótką trawą ⁵ short grass prairie		pastwisko ⁶ grazed grassland	górskie pastwisko owiec ⁷ sheep pasture		<i>Fraxino- ulmetum</i> ⁸	ziemniaki ⁹ potatoes
		mor ²	mull ³	mor ³	mor ²	mull ²			bez wypasu ungrazed	pastwisko grazed		bez kosza- rowania unmanured	koszarowane manured		
Tempo zanikania liści (lata) Disappearance rate of leaves (years)		3-5	3-5	2-3	2-3	2-3	2	2-3	2	2		1	1	1	1
C/N w martwych liściach ¹ C/N of dead leaves		59	59	51	51	51	48	37				36		21-28	
Respiracja (kcal/m ² na rok) Respiration (kcal/m ² per years)	Duże saprofagi (R_{D_1}) Large saprophages	8,8	10,3	13,9	17,0	122,1		128,5			312,7	19,1	10,30	55,4	
	Małe saprofagi (R_{D_2}) Small saprophages	113,5	113,7	76,0	222,9	93,5	324,4	114,6	16,2	37,0	448,0	60,6	55,0	29,7	69,5
	Drapieżce (R_p) Predators	145,9	99,3	41,5	93,5	68,7	94,7	22,2	4,2	6,5	124,7	10,9	3,2	4,0	0,45
$\frac{R_p}{R_{D_1} + R_{D_2}}$ (%)		126,2	80,1	46,1	39,0	31,9	29,2	9,1	25,9	17,5	16,4	13,6	2,0	4,7	0,64

¹ Wg (after) Wittich (1942, 1943 wg — after Wallwork 1970), McBrayer, Reichle, Witkamp (1974), Olechowicz (mat. niepubl. — unpubl.); ² Bornebush (1930 wg Macfadyen 1963); ³ Van der Drift (1951 wg Macfadyen 1963); ⁴ Mc Brayer, Reichle, Witkamp (1974); ⁵ Andrews et al. (1975); ⁶ Macfadyen (1963); ⁷ Kajak (1974), Delchev, Kajak (1974), Pełal (1974), Wasilewska (1974); ⁸ Dunger (1968); ⁹ Dąbrowska-Prot, Karg, Ryszkowski (1974), Wasilewska, Paplińska (1975), Łuczak (1975), Kabacik-Wasylik (1975).

INSTITUT ZOOLOGII
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

Przeprowadzono porównanie tej wydajności respiracji w 14 różnych ekosystemach (tab. XV), poczynając od ubogich siedlisk borów świerkowych, poprzez lasy liściaste i łąki, aż po pole uprawne. W zestawieniu tym wykorzystano dane wielu autorów przedstawione przez Macfadyena (1963) uzupełnione o materiały późniejsze (tab. XV).

Porównywane siedliska uszeregowano według wzrastającego tempa rozkładu dopływającej materii roślinnej (tab. XV).

Posługiwano się dwoma wyznacznikami tempa rozkładu: albo stosunkiem C/N w ściółce danego ekosystemu, albo empirycznymi danymi o tempie zanikania ściółki. Wiadomo, że im wyższe C/N jakiegoś substratu, tym wolniej odbywa się jego rozkład. Na podstawie danych z tych ekosystemów, gdzie znana była wielkość C/N ściółki, obliczono korelację między stosunkiem C/N w opadających liściach a stosunkiem respiracji poziomu drapieżców i poziomu saprofagów.

Zależność między tymi wielkościami można wyrazić funkcją potęgową:

$$R_p/R_D = 0,0003x^{3,55}$$

gdzie $x = C/N$ martwych liści, R_p — ilość energii wydatkowanej w ciągu roku przez drapieżce w procesie oddychania, R_D — analogicznie ilość energii wydatkowanej przez saprofagi występujące na tej samej powierzchni. Realność tej funkcji regresji sprawdzono stosując kryterium F :

$$r = 0,95; \quad F = 8,01; \quad F_{0,05} = 5,59$$

Przebieg funkcji przedstawia figura 4.

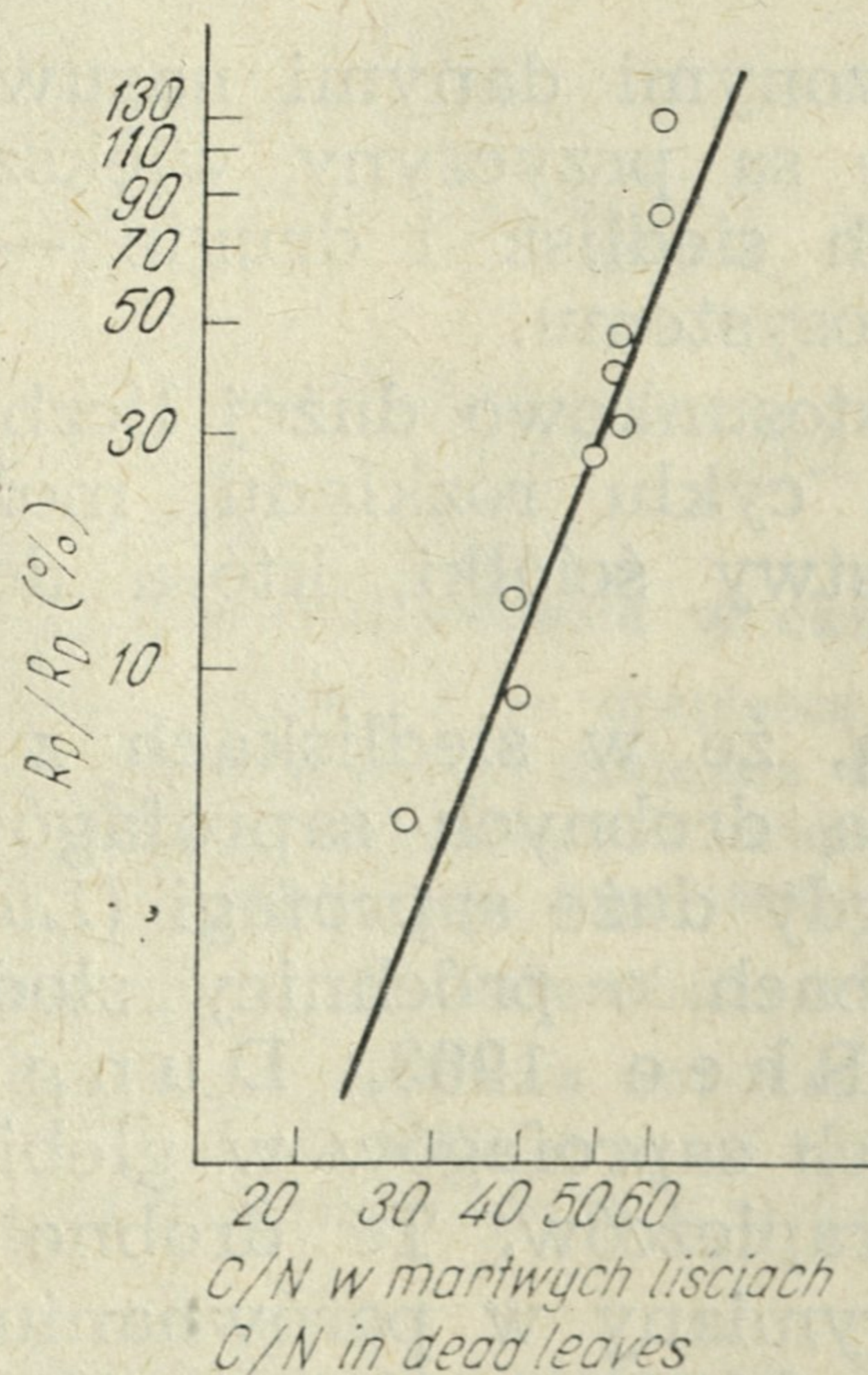


Fig. 4. Zależność między stosunkiem C/N martwych liści w ściółce różnych siedlisk, a stosunkiem respiracji drapieżców do respiracji saprofagów

R_p — respiracja drapieżców kcal/m² przez rok, R_D — respiracja saprofagów kcal/m² przez rok
Ratio of predator to saprophage respiration as a function of C/N ratio of dead leaves in different habitats

R_p — respiration of predators kcal/m² per year, R_D — respiration of saprophage kcal/m² per year

Największym udziałem drapieżców odznaczają się siedliska borów (tab. XV). Energia zużywana na metabolizm drapieżców dorównuje tam energii zużywanej przez saprofagi ($R_p/R_D = 80-126\%$). Opadające liście tych lasów odznaczają się najwyższym stosunkiem C:N (60-90) (Kazimirov i Morozova 1973), a tempo rozkładu liści określa się na 3-5 lat.

W większości lasów liściastych (lasy bukowe i dąbrowy), o niższym stosunku C:N (47-51) (Wittich 1942, 1943, wg Wallwork 1970) oceniany stosunek respiracji drapieżców do saprofagów wynosi 29-46%. Dalej w tym szeregu znajdują się różne typy łąk, w których metabolizm drapieżców mieści się w przedziale 2-26% metabolizmu saprofagów.

Spośród badanych łąk najwyższy stosunek respiracji stwierdzono na nieużytkowanych, suchych preriach; respiracja drapieżców wynosiła tam 25,9% respiracji saprofagów. Najniższy stosunek respiracji drapieżców do respiracji saprofagów (2%) stwierdzono na intensywnie nawożonym pastwisku owiec (tab. XV).

Wśród lasów bardzo niski stosunek R_p/R_D znaleziono jedynie w lesie *Fraxino-ulmetum* (4,7%) (Dunger 1968). Ściółka tych lasów charakteryzuje się stosunkowo krótkim, bo jednorocznym okresem rozkładu. Bardzo niski jest też stosunek C/N w liściach dominujących tam gatunków drzew i krzewów (21-28%) (Wittich 1942, 1943 wg Wallwork 1970).

Końcowym ogniwem tego ciągu środowisk jest uprawa, gdzie metabolizm drapieżców stanowi mniej niż 1% metabolizmu saprofagów i gdzie rozkład materiału roślinnego trwa poniżej roku (Ryszkowski 1965).

W związku z przytoczonymi danymi nasuwają się dwa ważne pytania. Po pierwsze, jakie są przyczyny większego udziału drapieżców w glebach mniej żyznych siedlisk i drugie — jakie są tego konsekwencje dla gospodarki ekosystemu.

Jednym z wyjaśnień stosunkowo dużej liczby drapieżców w ubogich siedliskach, o powolnym cyklu rozkładu, może być gromadzenie się w tych siedliskach warstwy ściółki, która dostarcza drapieżcom dogodnych schronień.

Znaną też jest rzeczą, że w siedliskach z próchnicą kwaśną typu mor występuje przewaga drobnych saprofagów (*Acarina*, *Apterygota*, *Enchytraeidae*), podczas gdy duże saprofagi (*Lumbricidae*, *Isopoda*, *Diplopoda*) dominują w glebach o próchnicy słodkiej typu mull (Macfadyen 1963, Van Rhee 1963, Dunger 1968, Wallwork 1970). Przewadze drobnych saprofagów w glebie towarzyszy często stosunkowo duży udział drapieżców. Te drobne saprofagi mają krótszy cykl życiowy i tempo wymiany w porównaniu z dużymi, a więc produkcja ich na jednostkę biomasy jest stosunkowo wysoka. Stąd też, zgodnie z tym co powiedziano w poprzednim rozdziale, znaczna część produkcji może być eksploatowana przez drapieżce.

Jeszcze istotniejszą sprawą wydaje się jednak odpowiedź na następane pytanie — o konsekwencje jakie pociąga za sobą zwiększenie udziału drapieżców w glebie. Czy taki lub inny udział drapieżców w glebie może mieć wpływ na podstawowy proces zachodzący w glebie jakim jest tempo zanikania martwego materiału roślinnego, w którym przecież drapieżce bezpośrednio nie uczestniczą.

Próbowano odpowiedzieć na to pytanie w eksperymentach terenowych, prowadzonych na łące *Arrhenatheretum* położonej w okolicach Warszawy.

Eksperyment polegał na izolowaniu niewielkich powierzchni na okres kilku tygodni (12–25 dni) od działania drapieżców epigeicznych (Kajak i Jakubczyk 1975, 1976, Kajak i Jakubczyk w druku). Zastosowane w eksperymencie izolatory albo całkowicie hamowały napływ nowych drapieżców na powierzchnie eksperymentalne, albo ograniczały jedynie napływ dużych stawonogów drapieżnych, albo też dopuszczały pełną wymianę z otoczeniem.

Przeprowadzona następnie analiza wykazała, że zmniejszenie dostępu drapieżców spowodowało wzrost liczebności saprofagów, głównie grupy *Collembola* (tab. XVI). Liczebność tej grupy zwierząt była większa na powierzchniach izolowanych od drapieżców, niż na powierzchniach otwartych. Różnice między serią zamkniętą a serią dopuszczającą pełną imigrację drapieżców były statystycznie istotne ($P < 0,01$). Dla sprawdzenia, że drapieżce, a nie inne czynniki są odpowiedzialne za powstałe różnice zastosowano dodatkowo sprawdzającą serię analogicznych izo-

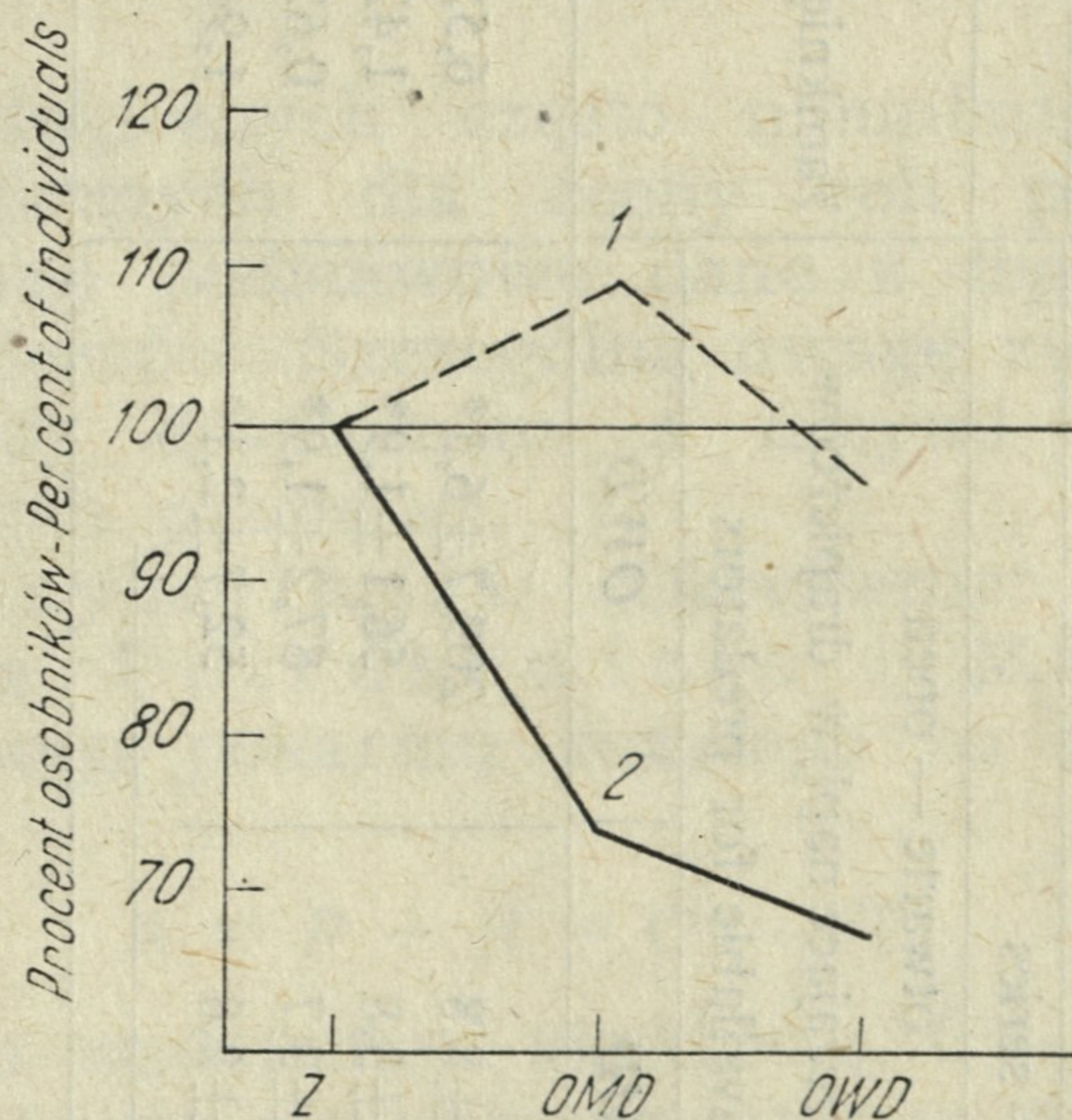


Fig. 5. Wpływ drapieżców na liczbę *Collembola* w eksperymentalnych słojach gleby
 1 — drapieżce wyłapywane przez pułapki, 2 — drapieżce nie wyłapywane przez pułapki;
 Z — seria zamknięta, OMD — seria otwarta, dostępna dla małych drapieżców, OWD —
 seria otwarta, dostępna dla wszystkich bezkręgowych drapieżców. Liczbę osobników w serii
 Z traktowano jako 100%

Effect of predation on the number of *Collembola* in the experimental soil cores
 1 — predators trapped by pitfalls, 2 — predators not trapped; Z — closed series, OMD —
 open series, available for small predators, OWD — open series, available for all invertebrate
 predators. Number of individuals in Z series treated as 100%

latorów, do których wprowadzono pułapki ściółkowe, które wyłapywały część drapieżców (Kajak i Jakubczyk w druku). Ten zabieg spowodował znaczne zmniejszenie różnic między poszczególnymi seriami pod względem obsady drapieżców. Okazało się, że i różnice w liczbie *Collembola* w tak przeprowadzonym eksperymencie znacznie się zmniejszyły (fig. 5).

To stwierdzenie pozwoliło wnioskować, że rzeczywiście różnice w napływie drapieżców były głównym powodem stwierdzonych w eksperymencie bez pułapek różnic w liczbie *Collembola* (tab. XVI).

Tabela XVI

Zmiany liczby *Collembola* i tempa zanikania ściółki w eksperymencie spowodowane ograniczeniem dostępu drapieżców do gleby
Changes in the number of *Collembola* and litter disappearance rate in experimental soil cores with decreased accessibility for predators

Dni od początku eksperymentu Days of experiment	Liczba <i>Collembola</i> /100 cm ² Number of <i>Collembola</i> per 100 cm ²			Tempo zanikania martwej materii (mg/g na dobę) Disappearance rate of dead plant material (mg/g per 24 h)		
	serie — series			serie — series		
	zamknięta — closed	otwarte — open dopuszczające napływ drapieżców available for predators		zamknięta — closed	otwarte — open dopuszczające napływ drapieżców available for predators	
		Z	OMD		OWD	Z
12	305,1 ± 13,4	199,8 ± 8,8	209,7 ± 6,3*	6,55 ± 3,2	6,39 ± 1,65	4,99 ± 1,66
16	80,3 ± 5,8	70,4 ± 3,8	56,1 ± 1,9*	1,42 ± 0,62	1,55 ± 0,45	1,46 ± 0,65
20	99,4 ± 2,7	91,5 ± 3,7	87,2 ± 1,9*	0,62 ± 0,18	0,56 ± 0,17	0,50 ± 0,14
25	63,9 ± 2,6	63,7 ± 2,8	52,7 ± 2,1*	1,94 ± 1,66	1,35 ± 1,19	1,02 ± 0,85

Z — Seria zamknięta, niedostępna dla drapieżców
Closed series, non-available for predators

OMD — Seria dostępna dla małych drapieżców, które mogą przejść przez oczka siatki o średnicy 1 mm
Series available for small predators ≤ 1 mm in size

OWD — Seria dostępna dla wszystkich bezkręgowych drapieżców
Series available for all invertebrate predators

* Różnice między serią Z i OWD istotne, przy $P < 0,01$

* Differences between Z and OWD series significant, $P < 0,01$.

Tempo zanikania martwego materiału roślinnego było w większości wypadków także wyższe na powierzchniach niedostępnych dla drapieżców (tab. XVI). Tylko w okresach suszy tempo rozkładu zależało w pierwszym rzędzie od stopnia wilgotności ściółki, a nie od dostępu drapieżców (K a j a k i J a k u b c z y k 1976).

Wyniki tych eksperymentów dowodzące, że nawet krótkotrwała izolacja od drapieżców przyspiesza procesy rozkładu, pozwalają przypuszczać, że także zmniejszenie udziału tych drapieżców w ekosystemie pociąga za sobą podobny efekt — przyspieszanie obrotu materii organicznej.

W podanym w tabeli XV ciągu zbiorowisk zachodzi taka właśnie relacja: im szybsze tempo rozkładu, tym mniejszy udział drapieżców w ekosystemie.

Opierając się na tym stwierdzeniu i przytoczonych wynikach eksperymentu, można przypuszczać, że drapieżce epigeiczne są jednym z czynników sprzyjających retencji materii w ekosystemie.

4. Zagadnienia bioenergetyki drapieżców

W badaniach ekologicznych często nieuniknione jest stosowanie przeliczników fizjologicznych dla oceny roli populacji zwierzęcych w ekosystemie. Zebrano podstawowe dane z tego zakresu, dotyczące pospolitych grup drapieżców. Szczególną uwagę zwrócono na podobieństwa i różnice między drapieżcami a innymi grupami troficznymi w wydajności niektórych przemian.

W y d a j n o ś ć a s y m i l a c j i. Określenie: asymilacja przyjęto zgodnie z terminologią Petruszewicza i Macfadyena (1970) jako ilość przyswojonego pokarmu zużytego na respirację (R) i produkcję (P), czyli:

$$A = P + R = C - FU$$

przy czym FU oznacza wydalanie i ekskrecję, C — konsumpcję.

Drapieżce odznaczają się stosunkowo wysoką wydajnością asymilacji (A/C) (Turner 1970, Reichle 1971, Duncan i Klekowski 1975). Reichle (1971) podaje stosunkowo bardzo szeroki zakres tej wydajności u różnych drapieżców (0,47–0,92), zawsze jednak jest ona wyższa niż w pozostałych poziomach troficznych. Bardzo wysoką wydajność asymilacji drapieżców, wynoszącą ponad 0,90 przytacza Kozlovsky (1968). Podobnie wysoką wydajność stwierdzono u różnych gatunków pajaków (tab. XVII) — 0,82–0,93 (Steigen 1975b, Moulder, Reichle i Auerbach 1970, Van Hook 1971). Niższa jest wydajność asymilacji u drapieżnych *Opiliones* (Phillipson 1960a, 1960b) (tab. XVII).

Jest zrozumiałe, że drapieżce żywiące się wysokowartościowym pokarmem z dużą zawartością białka przyswajają go wydajnie. Często jednak drapieżce pozostawiają znaczne ilości niezjedzonego pożywienia, zjadają zaledwie część spośród upolowanych ofiar. Wydajność wykorzystania ofiar, czyli stosunek konsumpcji do ilości zabitych ofiar (C/FK) może bardzo się zmieniać, zależnie od rodzaju ofiary, stopnia nasyceńcia drapieżcy i od fazy rozwoju. Moulder, Reichle i Auerbach (1970) stwierdzili, że pajaki karmione tym samym gatunkiem ofiary wykorzystywały 18–97% świeżej wagi pokarmu zależnie od

Tabela XVII

Wydajność asymilacji drapieżców bezkręgowych
Assimilation efficiency of predatory invertebrates

Gatunek — Species	A/C	Author — Author
Drapieżce (różne gatunki)	0,47–0,92	Reichle (1971)
Predators (varies species)	> 0,90	Kozlovsky (1968)
<i>Pardosa</i> sp.	0,93	Van Hook (1971)
<i>Pardosa palustris</i> (L.)	0,82	Steigen (1975b)
<i>Pardosa rabida</i> (Walck.) — dorosłe — adults	0,91	Moulder, Reichle, Auerbach (1970)
<i>Mitopus morio</i> (F.)		
samce — males	0,42	
samice — females	0,49	Phillipson (1960a)
larwy — instars	0,74–0,47	Phillipson (1960b)

A — asymilacja — assimilation, C — konsumpcja — consumption.

stopnia wygłodzenia. Turnbull (1962) i Steigen (1975b) wiążą zróżnicowanie w stopniu wykorzystania ofiar raczej ze stadium rozwoju drapieżcy niż z ilością dostarczanego pokarmu.

Przy analizie wpływu populacji drapieżcy na ofiary lepszą ocenę daje biomasa zabijanych ofiar, niż konsumpcja, która stanowi zaledwie fragment takiego oddziaływania.

Straty energetyczne na oddychanie. W ciągu ostatnich lat poświęcono wiele prac pomiarom ilości energii rozchodowanej w procesie oddychania. Przedstawiono ogólne funkcje opisujące zależność między ilością używanego O₂ a wielkością ciała u zmiennocieplnych (Zeuthen 1953, Reichle 1968, 1971, Ryszkowski 1975). Ukazały się też zestawienia przeciętnego zapotrzebowania na tlen u określonych gatunków czy też większych grup zwierząt przy danym ciężarze ciała i temperaturze (Byzova 1973, Edwards, Reichle i Crossley 1970). Z materiałów tych wynika, że nie ma różnic w zapotrzebowaniu na tlen między drapieżcami a zwierzętami należącymi do innych poziomów troficznych.

Przeciętne tempo metabolizmu jest prawdopodobnie tym parametrem, które obecnie najłatwiej uzyskać w oparciu o dane piśmiennictwa, gdy wystarczająca jest ogólna, orientacyjna charakterystyka strat energii na oddychanie.

Z drugiej strony jednak nagromadziło się wiele danych, z których wynika duża zmienność tempa metabolizmu w obrębie nawet tego samego gatunku, zależna od takich czynników, jak wiek i płeć osobnika, pora doby, stan fizjologiczny zwierzęcia i oczywiście warunki środowiskowe. Temperatura to bodaj jedyny czynnik, którego wpływ na metabolizm można uwzględnić stosunkowo łatwo przy odnoszeniu pomiarów laboratoryjnych do warunków terenowych, wobec znanej relacji między tymi wielkościami. Natomiast bardzo rzadko uwzględnianym czynnikiem, istotnie zmieniającym tempo metabolizmu jest ruchliwość zwierzęcia.

Ponieważ zdobywanie pokarmu przez drapieżce wymaga najczęściej intensywnego poruszania się, można sądzić, że u tych zwierząt wystę-

Tabela XVIII

Przeciętne tempo metabolizmu różnych gatunków drapieżnych stawonogów
Mean metabolic rates of arthropod predators

Gatunek — Species	Temperatura °C Temperatura °C	Średni ciężar osobnika mg s.m. Mean individual weight mg fresh wt	Tempo metabolizmu Mean metabolic rate $\mu\text{l O}_2/\text{mg}\cdot\text{godz}$	Okres cyklu życiowego Period of life cycle measured	Autor — Author
<i>Araneae</i>					
<i>Pardosa rabida</i> (Walck.)	20	71,5	0,72	dorośle — adults	Van Hook (1971)
<i>Lycosidae</i>					
	15	17±10,0	0,158	} różne stadia — } varies stages	} Moulder, Reichle, } Auerbach (1970)
	15	225±17,5	1,150		
<i>Pardosa palustris</i> (L.)	18	16,6	0,59	różne stadia — varies stages	Steigen (1975a)
<i>Tarentula kochii</i> (Keyserling)	20	21,7±7,5	0,21±0,07	cały cykl — whole	Hagsrtrum (1970)
<i>Trochosa ruricola</i> (Degeer)					
	20	25,7±8,5	0,378±0,11	larwy — instars	} Myrcha, Stejgwiłło-Laudańska (1973)
	20	49,3±6,1	0,38±0,05	samce — males	
	20	120,6±36,8	0,27±0,09	samice — females	
<i>Phidippus regius</i> (C.L.K.)	20		0,099		Anderson (1970)
<i>Araneus quadratus</i> (Clerck)	20	2—603	0,679—0,179	cały cykl samic — whole, females	Myrcha, Stejgwiłło-Laudańska (1970)
<i>Opiliones</i>					
<i>Mitopus morio</i> (F.)	16	3,7—56,1	0,91±0,12—0,74—0,07	} od IV st. larw. —IV—VI — } instars and adults	} Phillipson (1962)
<i>Oligolophus tridens</i> (C.L.K.)	16	3,1—17,3	0,51±0,05—2,74±0,37		
<i>Carabidae</i>					
<i>Nebria brevicollis</i> (F.)					
	15		0,920—0,443	I—III st. larw.—instars	} Manga (1972)
	15		0,448	samce — males	
	15		0,391	samice — females	
<i>Staphylinidae</i>					
<i>Oxytelus</i> sp.	20	1,0	0,245	larwy — instars	} Byzova (1973)
<i>Quedius</i> sp.	20	6—8	0,201	larwy — instars	
<i>Philonthus</i> sp.	20	7	0,150	larwy — instars	
<i>Histeridae</i>					
<i>Hister</i> sp.	20	6	0,258	larwy — instars	Byzova (1973)
<i>Syrphidae</i>					
<i>Syritta pipiens</i> L.	20	17	0,632	larwy — instars	Byzova (1973)
<i>Formicidae</i>					
<i>Myrmica laevinodis</i> Nyl.	19	2	0,50	robotnice — workers	Brain (1973)
<i>Chilopoda</i>					
<i>Otocryptops sexspinosus</i>	20	559	0,07		Edwards, Reichle, Crossley (1970)

Funkcje potęgowe wyrażające zależność między ciężarem osobnika (W) w mg św. masy a ilością zużywanego tlenu (y) przez osobnika, w $\mu\text{l O}_2/\text{godz}$ przy 20°C — Power function to express a relation between body individual weight (W — mg fresh wt) and O_2 consumption (y) in $\mu\text{l O}_2$ (individual per 24 h at 20°C. *Lycosa rabida* (Walck.) $y=0,376 W^{1,236\pm 0,238}$ wg (after) Van Hook (1971), *Lycosidae* $y=0,21 W^{0,92}$ Moulder, Reichle, Auerbach (1970), *Pardosa palustris* (L.) $y=1,91 W^{0,75}$ Steigen (1975b), *Carabidae* (14 gatunków) dorośle — (14 species) adults $y=0,87 W^{0,78}$ Byzova (1973).

INSTITUT ZOOLOGII
Polskiej Akademii Nauk
BIBLIOTEKA

pują bardzo znaczne różnice między metabolizmem spoczynkowym a przeciętnym metabolizmem dobowym.

Van Hook (1971) porównał ilość tlenu zużytego na metabolizm spoczynkowy z przeciętnym zużyciem tlenu wyliczonym przy znanej wielkości asymilacji pokarmu i produkcji. Porównał pod tym względem dwa gatunki roślinożerne: *Melanoplus sanguinipes* G. et B. z *Acarididae*, *Conocephalus fasciatus* (Degeer) z *Tettigonidae*, gatunek wszystkożerny *Pteronemobius fasciatus* (Degeer) z *Gryllidae* i drapieżnego pająka *Pardosa rabida* Walck. Największe różnice między przeciętnym a spoczynkowym zużyciem tlenu stwierdził u drapieżnego gatunku. Stosunek całkowitej ilości pobranego O_2 do pobranego w stanie spoczynku wynosił 3,57 u drapieżcy, a 1,85–2,94 u pozostałych gatunków. Miyashita (1969) znalazł dla innego gatunku pająka *Lycosa T-insignita* (Boes. et Str.) podobny jak u *L. rabida* współczynnik wzrostu metabolizmu pod wpływem ruchu. Wydzielanie CO_2 było 3–6 razy intensywniejsze u pająka w ruchu niż w czasie spoczynku.

Grüm (w druku) obliczył u innych drapieżców (dorosłe, 4 gatunki *Carabidae* z rodzaju *Pterostichus* i 4 z rodzaju *Carabus*) w oparciu o terenowe dane o ruchliwości, laboratoryjne pomiary metabolizmu spoczynkowego oraz dane o produkcji, jaka część przyswojonej energii (A) tracona jest na poruszanie się. U gatunków należących do jesienno-rozwojowego typu straty te wynosiły 38–76%, u gatunków z wiosennego typu rozwojowego straty były mniejsze, wynosiły 4–42%. Stosunek przeciętnych strat energetycznych na oddychanie do strat na metabolizm spoczynkowy wynosił 2,64–6,62 u gatunków jesiennych i 1,07–1,95 u gatunków wiosennych.

Danych tego rodzaju, gdzie ocenione są straty ponoszone przez zwierzę w toku normalnej aktywności jest niezmiernie mało. W tych kilku przytoczonych przykładach metabolizm przeciętny przekracza kilkakrotnie metabolizm spoczynkowy. Jest to jednak zbyt mało, żeby sądzić jaka jest wartość najczęstsza, ile na ogół wynoszą koszty aktywności populacji.

W tabeli XVIII zestawiono dane o tempie metabolizmu pospolitych drapieżców oraz funkcje wykładnicze wyrażające zależność między ciężarem ciała a ilością tlenu zużywanego przez osobnika u niektórych gatunków. Podane tempo metabolizmu jest zbliżone do metabolizmu spoczynkowego. Zwierzęta w trakcie trwania pomiarów nie otrzymują bowiem pokarmu i nie są poddane stresom, które by prowokowały ruch. Wprawdzie coraz częściej pomiary prowadzi się w okresach całodobowych (Phillipson 1962, 1963, Moulder, Reichle i Auerbach 1970, Van Hook 1971, Manga 1972, Steigen 1975a), aby pomiary lepiej odzwierciedlały wydatki energetyczne zwierzęcia, są one jednak sztucznie obniżone w porównaniu ze stratami energetycznymi zwierzęcia przy normalnej aktywności.

Obszerne zestawienie rocznej produkcji i oddychania różnych gatunków zwierząt podają McNeil i Lawton (1970). Autorzy dowodzą, że wielkość stosunku P/R u zmiennocieplnych zależy od długości cyklu życiowego. Organizmy stosunkowo długo żyjące (kilkuletnie), zwłaszcza zimujące jako stadia aktywne, znaczną część pobieranej energii wydają na oddychanie i odznaczają się niską wydajnością produkcji biomasy.

Wiele drapieżnych polifagów należy do zwierząt o stosunkowo długim cyklu życiowym, więc przeważającą część asymilowanej energii

zużywają one w procesie oddychania. Charakteryzuje je znaczne rozpraszanie pobranej energii. Ilustracją tego może być przedstawiony w tabeli XIX stosunek R/A u różnych grup drapieżców. Kozlovsky (1968) podaje wyższe straty energetyczne na oddychanie u drapieżców (0,62–0,64) niż u konsumentów I rzędu. Podobne wartości (0,61–0,72) stwierdzono u pajaków (tab. XIX). Jeszcze wyższe wartości stwierdzono u *Chilopoda* (Wignarajah 1969 wg McNeila i Lawtona 1970) i u mrówek (Nielsen 1972, Horn-Mrozowska 1976, Pętał w druku).

Tabela XIX

Wydajność respiracji drapieżców, tzn. stosunek respiracji (R) do asymilacji (A) w ciągu roku
Respiration (R) — Assimilation (A) efficiency of predatory invertebrates per annum

Takson — Taxon	R/A	Autor — Author
Poziom troficzny drapieżców Predators	0,62–0,64	Kozlovsky (1968)
Stawonogi drapieżne Predatory arthropods	0,63	Reichle (1971)
<i>Formicidae</i>		
<i>Lasius alienus</i> Först	0,84	Nielsen (1972)
<i>Carabidae</i>		
<i>Nebria brevicollis</i> (F.)	0,52	Manga (1972)
<i>Araneae</i>	0,63	Moulder, Reichle, Auerbach (1970)
<i>Pardosa rabida</i> (Walck.)	0,61	Van Hook (1971)
<i>Pardosa lugubris</i> (Walck.)	0,72	Edgar (1971)
<i>Pardosa palustris</i> (L.)	0,64	Steigen (1975b)
<i>Chilopoda</i>		
<i>Lithobius forficatus</i> (L.)	0,96	Wignarajah (1969, wg — after
<i>Lithobius crassipes</i> (L. Koch)	0,95	Mc Neil, Lawton 1970)
<i>Hymenoptera parasitica</i>		
<i>Pteromalus puparum</i> L. (larvae)	0,42	Chłodny (1968)
<i>Pimpla instigator</i> (Fabr.) (larvae)	0,34	Chłodny (1968)

Bardzo niskie wartości tego stosunku stwierdzono natomiast u larw pasożytniczych błonkówek (0,34 i 0,42 — Chłodny 1968), które są drapieżcami specyficznymi, o krótkim cyklu życiowym, gdzie dodatkowym czynnikiem oszczędnej gospodarki energetycznej jest rozwój larw w ciele żywiciela.

Drapieżce o szerokiej specjalizacji pokarmowej, takie jak *Araneae*, *Formicidae*, *Chilopoda* i *Carabidae* odznaczają się z reguły wysokim stosunkiem R/A .

Kaloryczność ciała. Drapieżce wykazują nieco większą kaloryczność ciała, niż inne bezkręgowce. Wykazał to Wallwork (1975) porównując równoważniki kaloryczne 15 gatunków saprofagicznych i 15 gatunków drapieżnych (tab. XX). Przeciętna wartość kaloryczna ciała saprofagów wynosiła 4698 ± 54 cal/g s.m., a ciała drapieżców 5219 ± 81 cal/g s.m. Te dwie wartości różnią się w sposób istotny ($P < 0,01$). Wy-

niki te znajdują potwierdzenie w innych danych. Tak więc z przytoczonych przez Naessa, Steigena i Solhoya (1975) przeciętnych wartości kalorycznych kilkudziesięciu gatunków bezkręgowców występujących na terenach tundrowych (Hardangervidda w Norwegii) wynika, że przeciętna wartość kaloryczna gatunków drapieżnych (11 gatunków) jest również wyższa niż gatunków niedrapieżnych (14 gatunków) (tab. XX).

Tabela XX

Porównanie wartości kalorycznej ciała bezkręgowców z różnych grup troficznych
Body caloric content of invertebrates of various trophic groups

Grupa troficzna Trophic group	Cal/g suchej masy (dry wt)		Cal/g s.m. bezpociolowej cal/g ash free
	1	2	3
Roślinożerce Herbivores		4046 ± 7	
Saprofagi Saprovores	4698 ± 54	4088 ± 9	5945 ± 54
Drapieżce fakultatywne Predators non obligatory		4529 ± 29	
Drapieżce wyłączne Predators obligatory	5219 ± 81	4672 ± 15	6301 ± 26

1 — Wg (after) Wallwork (1975);

2 — Mochnacka-Ławacz (w druku — in press). Zawartość C przeliczono na wartość kaloryczną przyjmując wg Vinberg (1972) 1 g C=9361 cal. Recalculated from C content assuming 1 g C=9361 cal after Vinberg (1972);

3 — Naess, Steigen, Solhoy (1975).

W badaniach nad składem chemicznym ciała zwierząt bezkręgowych występujących na koszonej łące (Mochnacka-Ławacz w druku) stwierdzono większą zawartość węgla (a więc wartość kaloryczną) stawonogów drapieżnych niż roślinożernych i saprofagicznych (tab. XX). Analizowano gatunki należące do 11 rzędów stawonogów.

Różnice w wartości kalorycznej przedstawicieli różnych poziomów troficznych uwidoczniają się wówczas, gdy porównanie przeprowadza się na materiale z tego samego terenu. Wartość kaloryczna zmienia się bowiem w zależności od warunków troficznych (Slobodkin i Richman 1961) i od warunków klimatycznych (Naess, Steigen i Solhoy 1975).

5. Wnioski

Dokonano przeglądu poziomu troficznego drapieżców w różnych typach ekosystemów trawiastych — naturalnych i zagospodarowanych. Stwierdzono:

1. W ekosystemach łąkowych główna biomasa drapieżców koncentruje się na pograniczu warstwy przyziemnej i gleby. W warstwie tej zachodzi zresztą maksimum wszelkich procesów życiowych w tych ekosystemach.

2. W ekosystemach nieużytkowanych drapieżce stanowią: w warstwie nadziemnej 5–46% ogólnej biomasy fauny. (przy czym biomasa ich wynosi 0,5–80 mg s.m./m²); w glebie jedynie 0,4–12%, przy znacznie większej biomacie (6–3000 mg s.m./m²).

3. O zasobach fauny, w tym także o zasobach drapieżców decyduje wielkość produkcji roślinnej, a więc ogólna żyzność siedliska. Tak więc nie tylko konsumenci pierwszego rzędu, ale i drapieżce zależą od wielkości produkcji roślinnej. Udowodniono tę zależność przy pomocy testu na istotność korelacji między ilością produkowanej biomasy roślinnej (żywej lub martwej) a biomasa drapieżców. Na tę prawidłowość nakłada się inna, która zapewne ją osłabia — mianowicie większy udział drapieżców w siedliskach ubogich, niż w siedliskach żyznych.

4. Gospodarowanie człowieka na łąkach z reguły powoduje zmniejszenie biomasy drapieżców i zmniejszenie udziału drapieżców w biocenozie. Nawet takie zabiegi, które stymulują obfity rozwój fauny, jak np. nawożenie organiczne, prowadzą do ubywania drapieżców.

5. Wysłunięto przypuszczenie, że na łąkach zagospodarowanych ubywają głównie drapieżne polifagi, natomiast drapieżce o ścisłej specjalizacji pokarmowej mogą nawet zwiększać swoją liczebność. Taka zamiana może powodować nasilanie się wahań liczebności. Ubywają bowiem drapieżce skutecznie redukujące niewielkie wzrosty liczebności ofiar. Wzrasta natomiast udział drapieżców, których działanie jest wprawdzie bardzo intensywne, ale następuje z opóźnieniem w stosunku do wzrostu liczebności ofiar.

6. Danych piśmiennictwa o stopniu eksploatacji ofiar przez drapieżce w ekosystemach trawiastych jest mało i są one bardzo rozbieżne. Wynika z nich, że drapieżce zabierają od kilku procent, do niemal całej produkcji poprzedniego poziomu troficznego. Można powiedzieć, że rola drapieżców jest słabo poznana i na ogół niedoceniana. Badania nad wielkością redukcji i regulacją liczebności prowadzi się najczęściej na terenach objętych gradacjami szkodników, a bardzo rzadko na obszarach, gdzie liczebność zwierząt utrzymuje się w normie. Z tego względu też zapewne więcej uwagi poświęca się drapieżcom żyjącym kosztem roślinożerców niż kosztem saprofagów.

Przedstawiono w pracy szereg wyników badań, które dowodzą istotnej roli drapieżnych polifagów w ograniczaniu liczebności owadów roślinożernych.

7. Wykazano, że siedliska o powolnym, kilkuletnim rozkładzie martwej materii roślinnej charakteryzują się stosunkowo dużym udziałem drapieżców, który stopniowo zmniejsza się przy przejściu do ekosystemów o szybkim obrocie materii. Przeprowadzone eksperymenty przemawiają za tym, że drapieżce ściółkowe mogą wpływać hamująco na procesy mineralizacji materii. Jest to oczywiście działanie pośrednie, poprzez wpływ na liczebność saprofagów.

8. Zebrane materiały z zakresu bioenergetyki drapieżców wskazują na stosunkowo wysoką wydajność asymilacji pokarmu przez te zwierzęta. Znaczną część tej zasymilowanej energii pochłania oddychanie. Jest to konsekwencją długiego cyklu życiowego większości polifagicznych drapieżców i znacznej ruchliwości przy poszukiwaniu pokarmu. Stwierdzono też, że wartość kaloryczna ciała drapieżców, jest wyższa niż kaloryczność ciała innych zwierząt żyjących na tym samym terenie.

Składam serdeczne podziękowanie dr Teresie Wierzbowskiej za konsultacje z zakresu statystyki matematycznej, dr Elżbiecie Olechowicz za udostępnienie niepublikowanych materiałów oraz dr Robin Andrews za przesłanie materiałów z Grassland Biome Data Bank dotyczących biomasy bezkręgowców na kilku preriach.

Piśmiennictwo

- Anderson J. 1970 — Metabolic rates of spiders — *Comp. Biochem. Physiol.* 33: 51—72.
- Andrews R., Coleman D. C., Ellis J. E., Singh J. S. 1974 — Energy flow relationship in a shortgrass prairie ecosystem — *Proc. Ist int. Congr. Ecol. Pudoc, Wageningen*, 22—28.
- Andrzejewska L. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. VII. Production and population density of leafhopper (*Homoptera-Auchenorrhyncha*) communities — *Ekol. pol.* 19: 151—172.
- Andrzejewska L. 1976 — The effect of mineral fertilization on phytophagous fauna of a meadow — *Pol. ecol. Stud.* 2: 93—109.
- Andrzejewska L., Kajak A. 1966 — Metodyka entomologicznych badań ilościowych na łąkach — *Ekol. pol. B*, 12: 241—261.
- Athias E., Josens G., Lavelle P. 1974 — Le peuplement animal des sols de la savanne de Lamto (In: *Les organismes endogés*) — *Publ. Lab. Zool. E.N.S., n° spécial. Lamto* 5: 45—55.
- Bourliere F., Hadley M. 1970 — The ecology of tropical savannas — *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 125—153.
- Breymeyer A. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. XIII. Some regularities in structure and function of the ecosystem — *Ekol. pol.* 19: 249—260.
- Breymeyer A., Gałęcka B., Kajak A., Łuczak J. 1964 — Różne aspekty oddziaływania drapieżcy na liczebność ofiar i warunki modyfikujące to działanie — *Pol. Pismo Entomol. B*, 1/2: 79—87.
- Brian M. V. 1973 — Feeding and growth in the ant *Myrmica* — *J. Anim. Ecol.* 42: 37—53.
- Byzova J. B. 1973 — Dychanie počvennych bezpozvonočných (In: *Ekologija počvennych bezpozvonočných*, ed. Gilarov) — *Izd. Nauka, Moskva*, 3—40.
- Cesar J., Menault J. C. 1974 — Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Cote d'Ivoire) (In: *Le peuplement végétal*) — *Publ. Lab. Zool. E.N.S., n° spécial. Lamto* 2, 161 pp.
- Cherrett I. M. 1964 — The distribution of spiders on the Moor house National Nature Reserve, Westmoorland — *J. Anim. Ecol.* 33: 27—48.
- Chew R. M. 1974 — Consumers as regulators of ecosystems: An alternative to energetics — *Ohio J. Science* 74: 359—370.
- Chłodny J. 1968 — Evaluation of some parameters of the individual energy budget of the larvae of *Pteromalus puparum* (L.) (*Pteromalidae*) and *Pimpla instigator* (Fabr.) (*Ichneumonidae*) — *Ekol. pol. A*, 16: 505—514.
- Crossley D. A. Jr., Howden H. F. 1961 — Insect-vegetation relationships in an area contaminated by radioactive wastes — *Ecology* 42: 302—317.
- Dąbrowska-Prot E., Łuczak J., Tarwid K. 1968 — Prey and predator density and their reactions in the process of mosquito reduction by spiders in field experiments — *Ekol. pol. A*, 16: 773—819.
- Dąbrowska-Prot E., Karg J., Ryszkowski L. 1974 — An attempt to estimate the role of invertebrates in agrocenotic economics (In: *Ecological*

- effects of intensive agriculture, ed. L. Ryszkowski) — Pol. Sc. Publ. Warszawa: 41—62.
- Delchev Kh., Kajak A. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVI. Effect of pasture management on the number and biomass of spiders (*Araneae*) in two climatic regions (The Pieniny and the Sredna Gora mountains) — *Ekol. pol.* 22: 693—710.
- Dempster J. P. 1970 — Some effects of grazing on the population ecology of the Cinnabar Moth (In: 11th Symp. Brit. Ecol. Soc. The Scientific Management of Animal and Plant Communities for Conservation, eds. E. Duffey, A. S. Watt) — Blackwell Sc. Pub., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 517—526.
- Dondale C. D. 1971 — Spiders of Heasman's field, a mown meadow near Belleville, Ontario — *Proc. ent. Soc. Ont.* 101: 62—69.
- Duffey E. 1962 — A population study of spiders in limestone grassland. Description of study area, sampling methods and population characteristics — *J. Anim. Ecol.* 31: 571—599.
- Duncan A., Klekowski R. Z. 1975 — Parameters of energy budget (In: Methods for ecological bioenergetics, eds. W. Grodziński, R. Z. Klekowski, A. Duncan) — IBP Handbook No. 24, 97—148.
- Dunger W. 1968 — Produktionsbiologische Untersuchungen an der Collem-bolen — *Fauna gestörter Böden — Pedobiologia* 8: 16—22.
- East R. 1974 — Predation on the soil dwelling stages of the winter moth at Wytham Woods, Berkshire — *J. Anim. Ecol.* 43: 611—626.
- Edgar W. D. 1971 — Aspects of ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (Walckenaer) — *Oekologia* 7: 136—154.
- Edwards C. A., Reichle D. E., Crossley D. A. Jr. 1970 — The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients (In: Analysis of temperate forest ecosystems, ed D. E. Reichle) — Springer—Verlag, Berlin—Heidelberg—New York, 147—172.
- Ellstrom M. A., Watts J. G. 1974 — Populations and trophic structure of a grassland invertebrate community — US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 248, 106 pp.
- Gałecka B. 1966 — The role of predators in the reduction of two species of potato aphids, *Aphis nasturtii* Kalt. and *A. frangulae* Kalt. — *Ekol. pol.* A, 14: 245—274.
- Gillon Y. 1974 — Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Cote d'Ivoire). Conclusions. (In: Les invertébrés épigés) — *Publ. Lab. Zool. E.N.S., n° spécial.* 3: 147—150.
- Gillon Y., Gillon D. 1974 — Analyse d'un écosystème tropical humide: la savane de Lamto (Cote d'Ivoire). Traits généraux du peuplement des Arthropodes non sociaux de la savane de Lamto (In: Les invertébrés épigés) — *Publ. Lab. Zool. E.N.S., n° special.* Lamto 3: 3—23.
- Grüm L. (w druku) — Mortality rates of the mobile and immobile stages in the life-cycle of carabids — *Proc. XV int. Congr. Entomology* (Washington, D. C. 1976).
- Gyllenberg G. (w druku) — Bioenergetic parameters of the main group of herbivores (In: Grasslands, systems analysis and man. I. Grasslands processes and productivity, eds. A. Brey Meyer and Van Dyne) — Cambridge University Press, Cambridge.
- Hagstrum D. W. 1970 — Physiology of food utilization by the spider *Tarentula kochii* (*Araneae: Lycosidae*) — *Ann Ent. Soc. Amer.* 63: 1305—1308.

- Haukioja E., Hakala T. 1975 — Herbivore cycles and periodic outbreaks. Formulation of a general hypothesis — Rep. Kevo Subarctic Res. Stat. 12: 109.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1977 — Trophic relations and energy flow in pelagic plankton — Pol. ecol. Stud. 3.
- Holling C. S. 1959 — The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of a European pine sawfly — Can. entomol. 91: 293—320.
- Horn-Mrozowska E. 1976 — Energy budget of an experimental nest of *Formica pratensis* Retzius (Hymenoptera, Formicidae) — Pol. ecol. Stud. 2: 55—98.
- Huffaker C. B. 1958 — Experimental studies on predation. II. Dispersion factors and predator-prey oscillations — Hilgardia 27: 343—383.
- Huffaker C. B., Kennett C. E. 1956 — Experimental studies on predation and cyclamen mite populations on strawberries in California — Hilgardia 26: 191—222.
- Huffaker C. B., Kennett C. E. 1966 — Studies of two parasites of olive scale, *Parlatoria oleae* (Colvée), through the compensatory action of two introduced parasites — Hilgardia 37: 283—335.
- Huffaker C. B., Messenger P. S., DeBach P. 1971 — The natural enemy component in natural control and the theory of biological control (In: Biological control, ed. C. B. Huffaker) — Plenum Press, New York, 16—67.
- Ito Y., Miyashita K., Sekiguchi K. 1962 — Studies on the predators of rice crop insect pests using the insecticidal check method — Jap. J. Ecol. 12: 1—11.
- Kabacik-Wasylik D. 1975 — Research into the number, biomass and energy flow of *Carabidae* (Coleoptera) communities in rye and potato fields — Pol. ecol. Stud. 1: 111—121.
- Kaczmarek W. 1969 — Liczebność populacji a obfitość pokarmu w zrównoważonych łańcuchach troficznych — Ekol. pol. B, 15: 71—76.
- Kajak A. 1962 — Porównanie fauny pajaków łąk sztucznych i naturalnych — Ekol. pol. A, 20: 1—20.
- Kajak A. 1965 — An analysis of food relations between the spiders *Araneus cornutus* Clerck and *Araneus quadratus* Clerck and their prey in meadow — Ekol. pol. A, 13: 717—764.
- Kajak A. 1967 — Productivity of some populations of web spiders (In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, vol. II, ed. K. Petrusewicz) — PWN, Warszawa—Kraków, 807—820.
- Kajak A. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. IX. Production and consumption of field layer spiders — Ekol. pol. 19: 197—211.
- Kajak A. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVIII. Analysis of the transfer of carbon — Ekol. pol. 22: 711—732.
- Kajak A., Breymeyer A., Pętał J. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. XI. Predatory arthropods — Ekol. pol. 19: 223—232.
- Kajak A., Breymeyer A., Pętał J., Olechowicz E. 1972 — The influence of ants on the meadow invertebrates — Ekol. pol. 17: 163—171.
- Kajak A., Jakubczyk H. 1975 — Experimental studies on spider predation — Proc. VIth int. Arachn. Congr. 1974, 82—85.
- Kajak A., Jakubczyk H. 1976 — Experiments on the influence of predatory arthropods on the number of saprophages and disappearance rate of dead plant material — Pol. ecol. Stud. 2: 219—229.

- Kajak A., Jakubczyk H. (w druku) — Experimental studies on predation in soil-litter interface (In: Soil organisms as components of ecosystems, eds. U. Lohm, T. Persson) — Proc. VI int. Soil Zool. Colloquium, Ecol. Bull. 25. (Stockholm).
- Kajak A., Olechowicz E., Pełtal J. 1972 — The influence of ants and spiders on the elimination of *Diptera on meadows* — Proc. XIIIth int. Congr. Entomol. vol. III, Moscow, 364–367.
- Kayashima I. 1960 — Studies on spiders as natural enemies of crop pests. I. Daily activities of spiders in the cabbage fields establishments of spiders liberated in the fields and evolution of the effectiveness of spiders against crop pest — Sci. Bull. Fac. Agric. Kyushu Univ. 18: 1–24.
- Kazimirov N. I., Morozova R. M. 1973 — Biologiceskij krugovorot vescestv v elnikach Karelii — Izd. Akad. Nauk, Leningrad, 175 pp.
- Kiritani K., Kakiya N. 1975 — An analysis of the predator-prey system in the paddy field — Res. Popul. Ecol. 17: 29–38.
- Kiritani K., Kawahara S., Sasaba T., Nakasuji F. 1972 — Quantitative evaluation of predation by spiders on the green rice leafhopper, *Nephotettix cincticeps* Uhler, by a sight-count method — Res. Popul. Ecol. 13: 187–200.
- Klomp H. 1962 — The influence of climate and weather on the mean density level, the fluctuations and the regulation of animal populations — Arch. néerl. Zool. 15: 68–109.
- Kot J. 1964 — Experiments in the biology and ecology of species of the genus *Trichogramma* Westw. and their use in plant protection — Ekol. pol. A, 12: 243–303.
- Kozlovsky D. G. 1968 — A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies — Ecology 49: 48–60.
- Lavelle P., Schaefer R. 1974 — Les sources de nourriture des organismes du sol (In: Les organismes endogés) — Publ. Lab. Zool. E.N.S., n° special. Lamto, 5, 27–38.
- Lavigne R. I., Rogers W. E. 1970 — Effect of insect predators and parasites on grass feeding insects. Pawnee site — US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 20, 39 pp.
- Lavigne R. I., Rogers L. E., Chu I. 1971 — Data collected on the Pawnee site relating to western harvester ant and insect predators and parasites — US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 107, 96 pp.
- Lewis J. K. 1971 — The grassland biome: A synthesis of structure and function (In: Preliminary analysis of structure and function in grasslands, ed. N. R. French) — Range Sci. Dept. No. 10, Colorado State Univ. Fort Collins, 317–387.
- Lloyd J. E., Kumar R., Grow R. R., Leetham J. W., Keith V. 1973 — Abundance and biomass of soil macroinvertebrates of the Pawnee site collected from pastures subjected to different grazing pressures, irrigation and/or nitrogen fertilization 1970–71 — US/IBP Grassland Biome Tech. Rep. No. 239, 157 pp.
- Łuczak J. 1975 — Spider communities of the crop-fields — Pol. ecol. Stud. 1: 93–110.
- Macfadyen A. 1963 — The contribution of the microfauna to total soil metabolism (In: Soil organisms, eds. J. Doeksen, J. van der Drift) — North Holland Publishing Co., Amsterdam, 3–16.
- Makulec G. 1976 — The effect of NPK fertilization on the population of enchytraeid worms — Pol. ecol. Stud. 2.

- Manga N. 1972 — Population metabolism of *Nebria brevicollis* (F.) (Coleoptera: Carabidae) — *Oecologia Berl.* 10: 223–242.
- McBrayer J. F., Reichle D. E., Witkamp M. 1974 — Energy flow and nutrient cycling in a cryptozoan food-web — Oak Ridge National Laboratory, 78 pp.
- McDaniel B. 1971 — The role of invertebrates in the grassland biome (In: Preliminary analysis of structure and function in grasslands, ed. N. R. French) — Range Sci. Dept. No. 10, Colorado State Univ. Fort Collins, 267–315.
- McNeil S., Lawton J. H. 1970 — Annual production and respiration — *Nature, Lond.* 225: 472–474.
- Menhinick E. F. 1967 — Structure, stability and energy flow in plants and arthropods in a *Sericea Lespedeza* Stand — *Ecol. Monogr.* 37: 255–272.
- Miyashita K. 1969 — Effect of locomotory activity, temperature and hunger on the respiratory rate of *Lycosa T-insignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae) — *Appl. Entomol. Zool.* 4: 105–113.
- Mochnacka-Ławacz H. (w druku) — Skład chemiczny bezkręgowców na łące mineralnie nawożonej NPK — *Pol. ecol. Stud.* 3.
- Morris R. F. 1963 — The dynamics of epidemic budworm populations — *Mem. ent. Soc. Can.* 31: 1–332.
- Morris M. G. 1968 — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. II. The faunas of sample turves — *J. appl. Ecol.* 5: 601–611.
- Moulder B. C., Reichle D. E., Auerbach S. I. 1970 — Significance of spider predation in the energy dynamics of forest floor arthropod communities — OAK Ridge Nat. Lab. US Atomic Energy Commission, ORNL — 4452, 170 pp.
- Myrcha A., Stejgwiłło-Laudańska B. 1970 — Resting metabolism of *Araneus quadratus* (Clerck) females — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, 18: 257–259.
- Myrcha A., Stejgwiłło-Laudańska B. 1973 — Changes in the metabolic rate of starved *Lycosidae* spiders — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, 21: 209–213.
- Naess S. J., Steigen A. L., Solhoy T. 1975 — Standing crop and calorific content in invertebrates from Hardangervidda (In: Fennoscandian tundra ecosystems. Animals and Systems analysis, ed. F. E. Wielgolaski) — Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, 151–159.
- Nagamine M., Teruya R., Ito Y. 1975 — A life table of *Mogannia iwasakii* (Homoptera: Cicadidae) in sugarcane field of Okinawa — *Res. Popul. Ecol.* 39–50.
- Nielsen M. G. 1972 — An attempt to estimate energy flow through a population of workers of *Lasius alienus* (Först) (Hymenoptera: Formicidae) — *Natura Jutlandica* 16: 99–107.
- Nowak E. 1975 — Population density of earthworms and some elements of their production in several grassland environments — *Ekol. pol.* 23: 459–491.
- Nowak E. 1976 — The effect of fertilization on earthworms and other soil macrofauna components — *Pol. ecol. Stud.* 2: 195–207.
- Odum E. P. 1971 — Fundamentals of ecology — Saunders Co., Philadelphia, London, Toronto, 557 pp.
- Olechowicz E. 1970 — Evaluation of number of insects emerging in meadow environment — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, XVIII. 389–395.
- Olechowicz E. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows.

- in the Vistula Valley. VIII. The number of emerged *Diptera* and their elimination — *Ekol. pol.* 19: 183—195.
- Olechowicz E. 1976 — The effect of mineral fertilizing on insect community of the herbage in a mown meadow — *Pol. ecol. Stud.* 2: 129—136.
- Petrusewicz K., Grodziński W. 1975 — The role of herbivore consumers in various ecosystems (In: *Productivity of world ecosystems*, eds. D. E. Reichle, I. F. Franklin, D. W. Goodall) — National Academy of Sciences, Washington, D. C., 64—70.
- Petrusewicz K., Macfadyen A. 1970 — Productivity of terrestrial animals. Principles and methods — *IBP Handbook* 13, 190 pp.
- Pętał J. 1967 — Productivity and consumption in *Myrmica laevinodis* population (In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, ed. K. Petrusewicz) — PWN, Warszawa—Kraków, 841—857.
- Pętał J. 1972 — Methods of investigating of the productivity of ants — *Ekol. pol.* 20: 9—22.
- Pętał J. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XV. The effect of pasture management on ant population — *Ekol. pol.* 22: 679—692.
- Pętał J. 1976 — The effect of mineral fertilizing on ant populations in mown meadows — *Pol. ecol. Stud.* 2: 209—218.
- Pętał J. (w druku) — Role of ant in the ecosystem (In: *Ants and termites. Their significance in ecosystem dynamics*, ed. M. V. Brian) — Cambridge University Press, Cambridge.
- Pętał J., Andrzejewska L., Breymeyer A., Olechowicz E., 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. X. Role of the ants as predators in a habitat — *Ekol. pol.* 19: 213—222.
- Pętał J., Breymeyer A. 1968 — Reduction of wandering spiders by ants in *Stellario-Deschampsietum* meadow — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, 17: 239—244.
- Phillipson J. 1960a — A contribution to the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (*Phalangida*) — *J. Anim. Ecol.* 29: 35—43.
- Phillipson J. 1960b — The food consumption of different instars of *Mitopus morio* (F.) (*Phalangida*) under natural conditions — *J. Anim. Ecol.* 29: 299—307.
- Phillipson J. 1962 — Respirometry and the study of energy turnover in natural systems with particular reference to harvest spiders (*Phalangida*) — *Oikos* 13: 311—322.
- Phillipson J. 1963 — The use of respiratory data in estimating annual respiratory metabolism, with particular reference to *Leiobunum rotundum* (Latr.) (*Phalangida*) — *Oikos* 14: 212—223.
- Pomianowska-Pilipiuk I. 1976 — The contribution of saprophages to disappearance of plant residues on Bródno meadow — *Pol. ecol. Stud.* 2: 287—297.
- Rafes P. M. 1968 — Rol' i značenie rastitelnojadnych nasekomych v lesu — *Izd. Nauka, Moskva*, 233 pp.
- Reichert S. E. 1974 — Thoughts on the ecological significance of spiders — *BioScience* 24: 352—356.
- Reichle D. E. 1968 — Relation of body size to food intake, oxygen consumption, and trace element metabolism in forest floor arthropods — *Ecology* 49: 538—542.
- Reichle D. E. 1971 — Energy and nutrient metabolism of soil and litter invertebrates (In: *Productivity of forest ecosystems*, ed. P. Duvigneaud) — *Proc. Brussels Symp. 1969, Paris*, 465—477.

- Ryszkowski L. 1975 — Energy and matter economy of ecosystems (In: Unifying concepts in ecology, eds. W. H. van Dobben, R. H. Lowe-McConnell) — W. Junk, Wageningen, 109–126.
- Salt G., Hollick F. S. J., Raw F., Brian M. V. 1948 — The arthropod population of pasture soil — *J. Anim. Ecol.* 17: 139–150.
- Sasaba T., Kiritani K. 1972 — Evaluation of mortality factors with special reference to parasitism of the green rice leafhoppers — *Neophotettix cincticeps* Uhler (*Hem. Deltocephalidae*) — *Appl. Ent. Zool.* 7: 83–93.
- Sasaba T., Kiritani K. 1975 — A system model and computer simulation of the green rice leafhopper populations in control programmes — *Res. Popul. Ecol.* 16: 231–244.
- Sasaba T., Kiritani K., Urabe T. 1973 — A preliminary model to simulate the effect of insecticides on a spider-leafhopper system in the paddy field — *Res. Popul. Ecol.* 15: 9–22.
- Sims P. L., Singh J. S. 1971 — Herbage dynamics and net primary production in certain ungrazed and grazed grasslands in North America (In: Preliminary analysis of structure and function in grasslands, ed. N. R. French) — *Range Sci. Dept No. 10, Colorado State Univ., Fort Collins*, 59–127.
- Slobodkin L. B., Richman S. 1961 — Calories/g in species of animals — *Nature* 191: 107.
- Smolik J. D. 1974 — Nematode studies at the cotton-wood site in Grassland Biome — *Tech. Rep. 251, Colorado State Univ., Fort Collins*, 80 pp.
- Southwood T. R. E., Emden van H. F. 1967 — A comparison of the fauna of cut and uncut grasslands — *Z. angew. entomol.* 60: 188–198.
- Steigen A. L. 1975a — Respiratory rates and respiratory energy loss in terrestrial invertebrates from Hardangervidda (In: Fennoscandian tundra ecosystems. 2. Animals and Systems analysis, ed. F. E. Wielgolaski) — Springer-Verlag, Berlin — Heidelberg — New York, 122–128.
- Steigen A. L. 1975b — Energetics in a population of *Pardosa palustris* (L.) (*Araneae, Lycosidae*) on Hardangervidda (In: Fennoscandian tundra ecosystems. 2. Animals and Systems analysis, ed. F. E. Wielgolaski) — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 129–144.
- Traczyk T. 1971 — Productivity investigation of two types of meadows in the Vistula Valley. I. Geobotanical description and primary production — *Ekol. pol.* 19: 93–106.
- Titova E. V., Žavoronkova T. N. 1965 — Vlijanie raspaski celinnoj stepi na sostav i cislennost' v populacijach zuzelic (*Carabidae*) — *Trudy vsesojuzn. ent. Obsc.* 50: 103–120.
- Trojan P. 1967 — Investigations on production of cultivated fields (In: Secondary productivity of terrestrial ecosystems, ed. K. Petruszewicz) — PWN, Warszawa—Kraków, 545–558.
- Turnbull A. L. 1962 — Quantitative studies of the food of *Linyphia triangularis* Clerck (*Araneae, Linyphiidae*) — *Can. Ent.* 94: 1233–1249.
- Turnbull A. L. 1966 — A population of spiders and their potential prey in an overgrazed pasture in eastern Ontario — *Can. Ent.* 44: 557–583.
- Turner F. B. 1970 — The ecological efficiency of consumer populations — *Ecology* 51: 741–742.
- Van Hook R. I. 1971 — Energy and nutrient dynamics of spider and orthopteran populations in a grassland ecosystem — *Ecol. Monogr.* 41: 1–26.
- Van Rhee J. A. 1963 — Earthworm activities and the breakdown of organic matter in agricultural soils (In: Soil Organisms, eds. J. Doeksen, J. van der Drift) — North Holland Publishing Co., Amsterdam, 55–59.

- Varley G. C., Gradwell G. R. 1960 — Key factors in population studies — *J. Anim. Ecol.* 29, 399–401.
- Varley G. C., Gradwell G. R. 1963 — The interpretation of insect population changes — *Proc. Ceylon Assoc. Advan. Sci.* 18: 142–156.
- Varley G. C., Gradwell G. R. 1971 — The use of models and life tables in assessing the role of natural enemies (In: *Biological Control*, ed. C. B. Huffaker) — Plenum Press, New York, 93–112.
- Varley G. C., Gradwell G. R., Hassell M. P. 1975 — *Insect population ecology, an analytical approach* — Blackwell Sci. Publ. Oxford, 212 pp.
- Vinberg G. G. 1972 — Oboznaceniya, edinicy izmereniya i ekvivalenty vstrecaemye pri izucenii produktivnosti presnykh vod — Leningrad, 35 pp.
- Wallwork J. A. 1970 — *Ecology of soil animals* — McGraw Hill, London, 283 pp.
- Wallwork J. A. 1975 — Calorimetric studies on soil invertebrates and their ecological significance — *Progress in Soil Zoology, Proc. Vth int. Col. Soil. Zool. Prague 1973*, 231–240.
- Wasilewska L. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XIII. Quantitative distribution, respiratory metabolism and some suggestions on predation of nematodes — *Ekol. pol.* 22: 651–668.
- Wasilewska L. 1976 — The role of nematode in the ecosystem of a meadow in Warsaw environs — *Pol. ecol. Stud.* 2: 137–156.
- Wasilewska L., Paplińska E. 1975 — Energy flow through the *Nematoda* community in a rye-crop in the region of Poznań — *Pol. ecol. Stud.* 1: 75–82.
- Wiegert R. G., Evans F. C. 1967 — Investigations of secondary productivity in grassland (In: *Secondary productivity of terrestrial ecosystems*, vol. II, ed. K. Petrusewicz) — PWN, Warszawa—Kraków, 499–518.
- Willard J. R. 1974 — Soil invertebrates. VIII. A summary of populations and biomass — *Tech. Rep. 56, Matador Project, Univ. Sask. Press, Saskatoon*, 110 pp.
- Walcott G. N. 1937 — An animal census of two pastures and a meadow in northern New York — *Ecol. Monogr.* 7: 1–90.
- Zeuthen E. 1953 — Oxygen uptake as related to body size in organisms — *Quart. Rev. Biol.* 28: 1–12.
- Zlotin R. I. 1966 — Zonalnye osobennosti naseleniya nazemnykh zivotnykh (In: *Opyt charakteristiki naseleniya nazemnykh clenistonogich na syrtach vnutrennogo Tian-Shania*) — *Izd. Nauka, Moskva*, 92–127.
- Zlotin R. I. 1969 — Sravnenie pocvennykh biocenozov nekotorykh estestvennykh i selskochozjajstvennykh ugodij srednej lesostepi (In: *Sinantropizacija i domestikacija zivotnogo naselenija*, eds. J. A. Isakov, W. K. Rachlin) — *Moskva*, 94–97.
- Zlotin R. I. 1975 — *Zizn v vysokogorjach* — *Izd. Mysl, Moskva*, 225 pp.
- Zlotin R. I., Chodasova K. S. 1974 — Rol' zivotnykh v biologiceskom krugovorote lesostepnykh ekosistem — *Izd. Nauka, Moskva*, 199 pp.
- Żyromska-Rudzka H. 1974 — Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XIV. The occurrence of Oribatid mites, intermediate hosts of Cestodes — *Ekol. pol.* 22: 669–678.
- Żyromska-Rudzka H. 1976 — Response of *Acarina-Oribatei* and other mesofauna soil components on mineral fertilizing — *Pol. ecol. Stud.* 2: 157–182.

Summary

Data are given on the number of predators in different types of grassland ecosystems. In unutilized ecosystems predators form 5—46% of the fauna biomass in the above ground layer, i.e. 0,6—80 mg dry weight/m². The per cent of predators are smaller in the ground layer and soil, being only 0,4—12%, although the biomass of these animals is far greater, reaching a value of 8—3000 mg of dry weight/m² (Tables I, II).

The amount of plant production determines the biomass of fauna, this including the biomass of predators. A relation was found between the amount of plant production (living or dead) and the biomass of predators. There is also a relation between the biomass of potential food of predators (herbivores and saprovores) and the biomass of predators (Figs. 1, 2). The regression function of the relations described above was found to be statistically significant.

The biomass of predators aboveground is relatively small and is concentrated chiefly in the ground layer and the upper layer of soil. 38% of the total biomass of predators is present in the thin layer scarcely 1 cm thick, soil-litter interface (Table III).

The material contained in a large number of studies has shown that human activities in meadows usually bring about reduction of predator biomass and reduction in the proportion of predators in the community (Tables IV—XI). Even treatments stimulating the abundant development of fauna, such as organic fertilization, usually lead to reduction in the biomass of predators. The effect on predators of such treatments as grazing, hay harvest, fertilization and also transformation of steppe into cultivated land is examined. The reverse process — increase in biomass of predators — takes place when cultivation cease.

The suggestion has been made that it is chiefly predatory polyphages which disappear from cultivated meadows, whereas predators with specialized food preferences may become more important. This exchange may cause intensification of fluctuations in numbers of animals, since polyphagous predators may bring about effective reduction in the moderate increasing prey population size. The specialized predators act intensively, but with a considerable delay in time in relation to the increase in the numbers of their prey.

Studies on the reduction and on control of numbers are most often concerned with pests. Data given in the text on the effect of predatory polyphages on the numbers of their prey have therefore been obtained from this literature.

Data have also been given on the exploitation rate of the herbivore and saprophage trophic level by predators in grassland ecosystems (Table XIX). The data are scarce however and should be regarded with caution. The consumption efficiency of invertebrate predators (ratio of predators consumption to production of the previous trophic level, as can be concluded from this comparison, varies within wide limits from several to about 100%. After excluding the highest values, which are undoubtedly over-estimated, average predator consumption efficiency is 38%. Consumption efficiency of predators is higher than that found in these ecosystems for plant feeding invertebrates.

Comparison of exploitation rate by predators in different ecosystems gives grounds for assuming that there is more intensive exploitation of prey by predators in poor than in fertile ecosystems and that it is greater in the below than above ground layer (Table XIV).

It has been shown that habitats with slow litter decomposition rate lasting several years are characterized by a relatively high percentage of predators (Table XV). The proportion of predator to saprophage respiration gradually

decreases as transition to ecosystems with rapid turnover of matter proceeds (Fig. 4). Results are given of experiments showing that predators of the soil-litter interface may exert an inhibiting effect on mineralization processes (Table XVI and Fig. 5). This is of course an indirect, the result of the exploitation of saprophages.

Data on the bioenergetics of common predatory species are given in the final section. The efficiency of certain energetic transformations in predator populations is discussed in relation to transformations in populations of animals living on food of plant origin. The data given in Tables XVII—XX may prove useful in calculating energy flow through the trophic level of predators.