

RECENZJE

CHRISTIANSEN, F. B., FENCHEL, T. M. 1977 – Theories of populations in biological communities – Ecological studies 20, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New York, ss. 146.

Autorzy opracowania wychodzą z założenia, że strukturę i funkcjonowanie zespołów biologicznych<sup>1</sup> zrozumieć można jedynie poprzez poznanie właściwości wchodzących w ich skład populacji, właściwości kształtowanych przez siły doboru naturalnego i przystosowania osobnicze. Toteż w książce dokonali przeglądu teorii dotyczących populacji i interakcji pomiędzy populacjami, omawiając przy okazji wnioski, jakie płyną z tych teorii dla ponadpopulacyjnych układów ekologicznych.

Samo założenie jest więc mocno kontrowersyjne i wzbudzi sprzeciw wszystkich tych, którzy nie przychylają się do opinii autorów, że „przypisywanie ponadpopulacyjnym układom ekologicznym statusu kolejnego poziomu organizacyjnego (przez analogię do poziomu komórkowego, osobniczego i populacyjnego)... charakteryzującego się odrębnymi właściwościami i posiadającego własną teorię... może prowadzić do mylnych wniosków i fałszywych analogii”.

Tyle o „ideologii” autorów, bo właściwie poza podobnymi do cytowanego stwierdzeniami zawartymi we wstępie i w ostatnim rozdziale nie miała ona większego wpływu na treść książki. Może tylko usprawiedliwia jeszcze taki, a nie inny dobór omawianych procesów i zagadnień populacyjnych.

Omawiając więc już tylko treść populacyjną trzeba stwierdzić, że książka ma dwie zasługujące na uwagę cechy. Pierwszą (niewątpliwie pozytywną) stanowi fakt, że powstała ona ze wspólnych przemyśleń ekologa populacji (Fenchela) i genetyka populacji (Christiansena). Do konfrontacji poglądów na populację reprezentantów tych dwóch dziedzin dochodzi coraz częściej i coraz bardziej jest ona potrzebna do rozwoju teorii tego poziomu organizacji. Niestety, nie zawsze znajdują oni wspólny język. W omawianym jednak przypadku zarzutu tego postawić nie można i już choćby z dwóch pierwszych podrozdziałów — z których jeden poświęcony jest ekologicznym, a drugi genetycznym modelom wzrostu populacji — wynika wiele ciekawych wniosków i uogólnień.

Drugą cechą (negatywną; przynajmniej w odczuciu recenzentki) jest ogromne sformalizowanie i zmatematyzowanie wykładu. Moda na modele w ekologii trwa i biada tym wszystkim, którzy bądź z powodu ociężałości umysłowej, bądź też na skutek niewłaściwego programu studiów nie mieli szans przyswoić sobie podstaw matematyki wyższej. Należy im odradzić lekturę tej książki, popadną bowiem

---

<sup>1</sup> Pojęcie zespołu („community”) autorzy traktują bardzo szeroko. Powołują się na Eltona (1927), który wyraził opinię, że pod pojęciem tym można opisywać zarówno tropikalny las, jak i faunę żyjącą w coecum myszy.



w kompleksy i zdenerwowanie, gdyż autorzy nie należą do grona tolerancyjnych „modelarzy”, którzy choćby węzłowe dla zrozumienia wywodu wzory przekładają na język słowny.

Z pięciu rozdziałów książki tylko pierwszy poświęcony jest zjawiskom populacyjnym sensu stricto. Pozostałe traktują o stosunkach pomiędzy dwiema oraz wieloma populacjami współwystępującymi w zespole lub w biocenozie. W rozdziale tym dokonano przeglądu modeli traktujących o wzroście populacji w zależności od zagęszczenia. Tak więc podano model Malthusa, model wzrostu logistycznego (Verhulst 1838) oraz dwa najnowsze modele dla populacji o nie zachodzących na siebie pokoleniach (Anderson 1971, Roughgarden 1975). Podano także proste modele genetyczne pozwalające prześledzić losy dwóch alternatywnych alleli przy różnych typach wzrostu populacji i konsekwencje różnej częstości alleli dla dalszych losów populacji. Z przytoczonych modeli ekologicznych i genetycznych oraz z cytowanych przykładów jasno wynika, że w toku ewolucji populacja uzyskuje albo zdolność do szybkiego powiększania liczebności, albo umiejętność utrzymywania się przy życiu w sytuacjach silnego na nią nacisku pochodzenia zewnętrznego (np. konkurencja, drapieżnictwo). Autorzy nazywają to dychotomią ewolucyjną, lepiej znaną w literaturze pod pojęciem strategii typów  $r$  i  $K$ . Strategie te powstają pod wpływem sił doboru naturalnego, selekcji  $r$  i  $K$ , z których pierwsza kształtuje populację już w początkowej fazie krzywej logistycznej, a druga na ostatnim odcinku tej krzywej, czyli populację zbliżającą się do equilibrium.

Drugi rozdział traktuje o relacjach pomiędzy populacjami typu drapieżca-ofiara (pasożyt-żywiciel), o mutualizmie oraz o stosunkach konkurencyjnych. Omawiając pierwsze z tych zagadnień autorzy podają szereg modeli, od klasycznych (Lotka-Volterra) do najnowszych (May 1973). Przegląd ten kończą nienowym już, ale stymulującym uogólnieniem, że procesy zachodzące wzdłuż łańcuchów pokarmowych, a szczególnie relacje drapieżnik-ofiara, przyczyniać się mogą do wzrostu stabilności biocenozy, natomiast nie przyczyniają się bezpośrednio do jej różnorodności, ponieważ liczba ogniw w pojedynczym łańcuchu troficznym jest ściśle ograniczana stratami energetycznymi na „złączach” i wydatkami na koszty utrzymania każdej z populacji. Na różnorodność gatunkową biocenozy układ drapieżca-ofiara może mieć jednak wpływ pośredni, poprzez presję wywieraną przez drapieżnika na zespół konkurujących ze sobą ofiar.

Sprawa stosunków konkurencyjnych jest potraktowana przez autorów bardzo szeroko. Fascynuje ich szczególnie zagadnienie niszy ekologicznej, zachodzenia na siebie nisz, konkurencyjnego wyparcia i możliwości koegzystencji gatunków zajmujących podobne nisze. Samej sprawie niszy poświęcili nawet cały trzeci rozdział książki. Nie będzie więc od rzeczy zatrzymać się i w recenzji nieco dłużej nad tym problemem, zwłaszcza że jest szeroko rozważany we współczesnej literaturze, nie tylko populacyjnej.

Zacznijmy więc od prześledzenia (za autorami) ewolucji, jaką przeszła definicja niszy ekologicznej. Trudno przy tej okazji oprzeć się wrażeniu, że ekologia coraz bardziej zbliża się do rodziny nauk ścisłych. Po raz pierwszy użył określenia „nisza” w sensie ekologicznym Grinnell (1917) definiując ją jako „różne okoliczności” życia zwierzęcia. Elton (1933) uważał, że jest to „sposób życia, a szczególnie sposób odżywiania się organizmu”, że charakteryzuje ona organizm tak, jak zawód charakteryzuje pozycję człowieka w społeczności ludzkiej. Hutchinson (1957) podał po raz pierwszy sformalizowaną definicję niszy. „Niszę podstawową (fundamental) określa zbiór punktów w abstrakcyjnej  $n$ -wymiarowej przestrzeni”. Te  $n$  wymiarów to parametry środowiska, a punkty wyznaczające niszę to „stany środowiska, które pozwalają gatunkowi istnieć w nieskończoność”. Obok „niszy podstawowej”, określającej punkty w przestrzeni, w których gatunek może utrzymać swoją po-



pulację, Hutchinson wyróżnił także „niszę zrealizowaną”. Stanowi ją ta część niszy podstawowej, z której gatunek nie został wyparty przez konkurentów. W tym kontekście zasadę konkurencyjnego wyparcia należy rozumieć w ten sposób, że jeśli jeden punkt należy do niszy podstawowej dwóch gatunków, to tylko jeden z nich utrzyma się w tym punkcie. Do takiej definicji można mieć zastrzeżenie, że nie uwzględnia części optymalnych i suboptymalnych niszy i że według niej gatunek wykorzystuje niszę na zasadzie „wszystko albo nic”. Według ostatniej definicji (Levins 1968) „nisza jest miarą przystosowania gatunku do hyperprzestrzeni. Oznacza to, że każdemu z punktów hyperprzestrzeni odpowiada określone prawdopodobieństwo trwania i rozmnażania się gatunku w środowisku”.

O charakterystyce niszy podstawowej gatunku decydują fenotypy jego przedstawicieli i może ona ulegać modyfikacji tylko drogą doboru naturalnego. Nisza zrealizowana — pozostawiona do dyspozycji populacji przez populacje konkurencyjne — może zmieniać się bardzo szybko w wyniku zmian zachodzących w środowisku, zmian demograficznych populacji oraz w miarę uczenia się osobników. Tak pojęta nisza ma trzy wymiary: siedlisko (na które składają się także różne „zasoby przestrzenne”, m.in. kryjówki, miejsca do gniazdowania), czas i zasoby (pokarmowe). Populacje gatunków o podobnych wymaganiach ekologicznych muszą różnić się przynajmniej jednym wymiarem niszy, aby móc współistnieć. Dalej autorzy podają matematyczną definicję szerokości niszy oraz elementów, które o tej szerokości decydują. Wreszcie przechodzą do skomplikowanych modeli nakładania się nisz i do zagadnienia ewolucji gatunków ze sobą konkurujących.

Kolejny, czwarty rozdział poświęcony jest problemom migracji jako sile odpowiedzialnej za geograficzne rozmieszczenie populacji oraz jako procesowi zapobiegającemu ekstynkcji gatunku na większym terenie. Przedstawione modele opisują zjawisko migracji w mozaikowym środowisku, prowadzące do powstania nietrwałych stanów równowagi (fugitive equilibrium), charakteryzujących się zanikaniem lokalnych populacji i rekolonizacją opuszczonych terenów. Przedstawiono tu także całą teorię biogeografii wysp, od pionierskiej pracy MacArthura i Wilsona (1963) do najnowszych koncepcji (Lassen 1975).

W ostatnim podsumowującym rozdziale dokonany jest przegląd koncepcji dotyczących układów ponadpopulacyjnych, a w szczególności biocenozy: od holistycznej koncepcji Möbiusa (1877) do „indywidualistycznej” Gleasona (1926) i Whittakera (1951). Na tym tle autorzy podają koncepcję własną, zacytowaną na wstępie niniejszej recenzji.

Na zakończenie wypada dodać, że wszystkie omawiane i przedstawiane wzorami problemy zilustrowane zostały bardzo interesującymi przykładami, starannie wybranymi z najnowszych prac, często źródłowych, a całość oparta jest na bogatym, bo liczącym 166 pozycji piśmiennictwie.

Joanna Gliwicz