

WOJCIECH KACZMAREK

Z BADAŃ NAD STRUKTURĄ PRZESTRZENNĄ POPULACJI
KILKU WYBRANYCH GATUNKÓW COLLEMBOLA

Zakład Ekologii PAN, Warszawa

Poza naturalnymi skupieniami zwierząt tego typu, jak stada, kolonie czy roje owadów znane jest powszechnie grupowe występowanie zwierząt w skupieniach, których organizacja nie wydaje się opierać na podziale funkcji. Można tu wymienić takie — ze względu na łatwość obserwowania od dawna znane przykłady — jak gromadne wędrówki i zimowanie szeregu gatunków owadów, ryb, płazów itd. (Degeener 1918). W nowszych czasach, dzięki uściśleniu metod pomiaru rozmieszczenia populacji w środowisku, zasób znanych faktów tego rodzaju stale się powiększa (próba omówienia zbiorczego — Allee i in. 1949, próby klasyfikacji — Grassé i in. 1952). Powszechnie stwierdzana w tych badaniach zdolność populacji zwierzęcych do autonomicznego wytwarzania struktury grupowej znalazła przyczynowe wyjaśnienie w wynikach szeregu prac eksperymentalnych nad wpływem zagęszczenia na różne przejawy życia osobników (Allee 1951) oraz w wynikach badań nad wpływem rodzaju dyspersji na kontakty międzypopulacyjne w biocenozie (np. Darling 1939, Kaczmarek 1955).

Jest rzeczą dosyć oczywistą, że optimum zagęszczenia populacji winno być typowo różne dla różnych stadiów rozwojowych zwierzęcia. Liczne badania tego zagadnienia wykazały ponadto, że optimum to zmienia się również w zależności od wielu działających na zwierzęta czynników biotopowych (Allee 1951), że wreszcie zmienia się ono zależnie od konkretnej sytuacji biocenotycznej gatunku (Kaczmarek 1955). Szczególną wartość dla ewolucji gatunku posiadać więc winno nie tyle samo istnienie określonych tendencji sku-

pieniowych, ile wykształcanie przez gatunek zdolności do określonego modyfikowania struktury populacji.

Przykładów aktywnego reagowania struktury populacyjnej na zmianę warunków środowiskowych dostarczają niektóre poszukiwania eksperymentalne (Allee 1926, Wardziński 1938). Sygnałem istnienia podobnych zjawisk w przyrodzie może być przytoczone już masowe gromadzenie się różnych gatunków zwierząt w określonych sytuacjach ekologicznych, jak wędrówki, sen zimowy itp. Do tej samej kategorii zjawisk należy zapewne zaliczyć wyraźną labilność tendencji do skupiania się, stwierdzoną przez Cole'a (1946) u badanych pod tym kątem gatunków *Cryptozoa*. Pewne sugestie nasuwa tu wreszcie powszechnie stwierdzana u zwierząt stadnych zależność form bytowania (życie w rozproszeniu, różne formy skupienia) od okresu życia i warunków środowiska.

Celem badań, których częściowe wyniki zawiera niniejsza praca, jest próba ujawnienia roli zmian strukturalnych populacji w zjawiskach ekologicznej plastyczności gatunku, w zjawiskach jego przystosowawczości.

MATERIAŁ

Do opracowania wykorzystano materiały *Collembola* (*Isotoma notabilis* Schäf., *Isotomiella minor* (Schäf.), *Anurophorus laricis* Nic. i *Folsomia quadrioculata* Tullb.) zebrane metodą połowów ilościowych mezofauny ściółkowej, przeprowadzonych w roku 1949 na terenie sadzonego lasu sosnowego w północnej Małopolsce.

Metoda uzyskiwania materiału polegała na wycinaniu ze ściółki płatów o standardowej powierzchni i wydobywaniu z nich fauny za pomocą uproszczonego aparatu Berlesego—Tullgrena. Próby pobierano losowo, co kilka metrów, bez sugerowania się warunkami w danym punkcie (mech, ściółka obfita, uboga itp.). Jednorazowy połów obejmował 50 prób. Ogółem do zestawień wykorzystano materiał 2200 prób¹.

Połowów dokonywano od maja do grudnia na pięciu, paruhektarowych powierzchniach doświadczalnych. Powierzchnie oznaczono

¹ Wykorzystane w pracy materiały udostępnione mi zostały z dokonanych dla innych celów zbiorów Marii Kaczmarek.

literami od A do E, przechodząc od stanowiska najwilgotniejszego do najsuchszego.

Stanowiska	A	B	C	D	E
Średnia ilość <i>Collembola</i> na dcm ²	44	37	36	30	23
Ilość gatunków <i>Collembola</i>	22	21	21	20	18

Charakterystykę materiału podstawowego podaje tabela I.

Przeciętna liczebność populacji badanych gatunków *Collembola* (il. os./1 dcm² ściółki)

Mean density of populations of species of *Collembola* examined (number of indiv./1 sq. dcm.)

Tab. I

Stanowiska Stations	Miesiące - Months							
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>Polsomia quadrioculata</i> Tullb.								
A	7,0	-	2,8	13,6	8,2	0,2	2,4	0,6
B	0,6	0	0,2	2,9	0	-	2,2	0
C	19,0	3,6	7,4	4,6	10,8	3,0	6,2	-
D	33,8	1,0	3,0	2,2	3,4	1,0	0,2	0
E	0,2	-	0	5,4	0,2	0	✓	0
<i>Anurophorus laricis</i> Nicol.								
A	3,8	-	2,2	18,2	3,2	5,2	5,4	14,0
B	7,6	8,0	26,6	17,2	29,6	-	24,2	24,0
C	1,7	1,6	1,4	3,2	1,4	0,6	2,0	-
D	0,1	0	0	0,4	0	0	0	0,2
E	0,8	-	0	0,4	0	0	0	0
<i>Isotomiella minor</i> (Schäf.)								
A	8,4	-	15,6	19,0	7,2	0	0,4	0
B	6,4	3,2	25,4	9,0	4,6	-	3,0	1,2
C	8,8	3,8	7,2	15,2	11,2	7,8	3,8	-
D	10,6	1,0	7,6	17,6	12,2	7,6	2,8	0,6
E	6,4	-	22,2	17,4	6,3	0,2	0	0,4
<i>Isotoma notabilis</i> Schäf.								
A	9,2	-	7,4	42,2	9,8	0	2,2	1,2
B	6,8	1,4	14,0	15,4	12,4	-	3,6	4,2
C	8,6	6,8	7,4	3,6	14,0	11,2	9,2	-
D	27,2	0,8	0	1,0	0,6	2,8	0,4	0
E	2,0	-	0,2	0,6	3,2	0	0	1,2

METODA OPRACOWANIA MATERIAŁU

Stopień skupienia określono jako procent prób z liczbą osobników mniejszą niż średnia. A więc dla średniej = 1 przyjęty wskaźnik dyspersji równał się procentowi prób zerowych, dla średniej = 2 — procentowi prób zerowych i z jednym osobnikiem, dla średniej = 3 — procentowi prób zerowych, z jednym i z dwoma osobnikami itd.

Jako podstawę charakterystyki rozkładu przyjęto w pracy współczynnik dyspersji

$$K = \frac{I_p}{I_t},$$

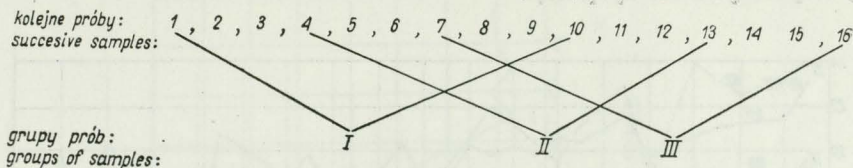
gdzie I_p — wskaźnik dyspersji obserwowanej, I_t — wskaźnik dyspersji wyliczony dla danej średniej z rozkładu Poissona. Współczynnik ten mówi nam, w jakim stosunku znajduje się rozkład obserwowany do rozkładu, z którym powinniśmy mieć do czynienia, gdyby osobniki rozrzucone były w terenie w sposób przypadkowy. Mianowicie, gdy wartość otrzymanego współczynnika wynosi 1, mamy do czynienia z przypadkowym rozrzutem osobników. Gdy wartość jego wynosi więcej niż 1 — występuje skupienie osobników w stosunku do rozkładu przypadkowego i odpowiednio, gdy wartość współczynnika równa się mniej niż 1 — występuje rozproszenie osobników w stosunku do rozkładu przypadkowego.

W oparciu o uzyskane cyfry przeanalizowano zmiany dyspersji osobników przy wzroście zagęszczenia populacji. Zależność granicznych wartości przyjętego współczynnika dyspersji od średniej stwarza przy porównywaniu różnych średnich konieczność stosowania współczynnika proporcjonalności według wzoru:

$$\frac{(K_n - 1) \cdot (G_m - 1)}{G_n - 1} + 1,$$

gdzie K_n — wartość współczynnika wyliczona z materiału dla średniej n , G_m — wartość graniczna współczynnika dla średniej porównywanej m , G_n — wartość graniczna współczynnika dla średniej n .

Celem uzyskania odpowiednio dużej skali różnych zagęszczeń populacji, w obrębie każdego połowu zastosowano technikę grupowania prób, jak przy wyliczaniu średniej ruchomej:



Odpowiada to przestrzennemu rozbiću całego objętego połowem środowiska na odpowiednie wycinki elementarne: I, II, III itd.

Dane o sposobie dyspersji *Collembola* w obrębie każdej grupy prób (I, II, III ...), a więc w obrębie każdej elementarnej plamy środowiska, zestawiane były według wzrostu odpowiadających im zagęszczeń populacji. W ten sposób uzyskano dla każdego połowu² odpowiednią krzywą zmian współczynnika dyspersji w poszczególnych punktach objętego połowem środowiska. Krzywe przeciętne dla różnych stanowisk i okresów wykreślano metodą interpolacji odpowiednich krzywych elementarnych z poszczególnych połowów.

Zestawienie różnych uzyskanych krzywych dało możliwość oceny wpływu otoczenia na punktowe rozkłady osobników. W tym celu porównano rozkłady populacji w punktach środowiska o jednakowym zagęszczeniu osobników, różnym zaś pochodzeniu materiału, jeśli chodzi o miejsce i termin przeprowadzonych połowów.

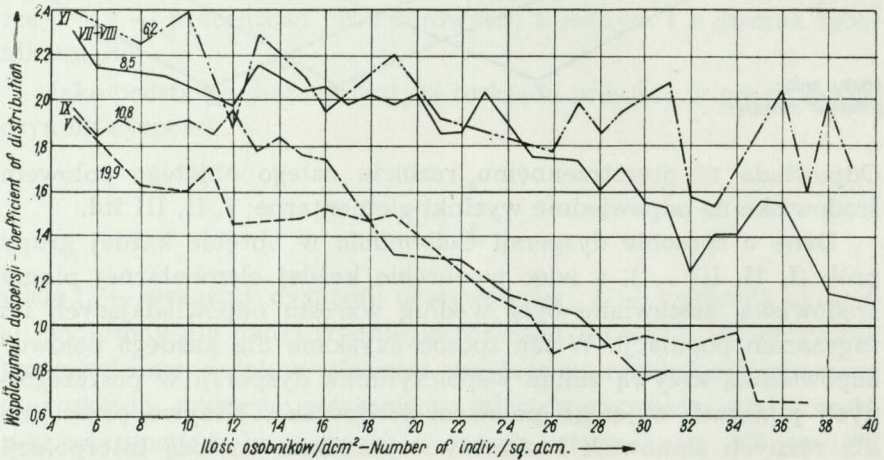
WYNIKI

Dominującym kierunkiem zmian dyspersji, zachodzących wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji, było rozpraszanie się owadów.

Zjawisko to w najczystszej postaci występowało u *Folsomia quadrioculata*. Najniższym zbadanym zagęszczeniem tego gatunku towarzyszył stosunkowo bardzo wysoki stopień skupienia osobników. Dotyczyło to zarówno niskich zagęszczeń punktowych (fig. 1), jak

² Do wyliczeń krzywych dyspersji wzięte były jedynie materiały z połowów dających rozpiętość zagęszczeń punktowych co najmniej od 6 do 20 osobników na dcm^2 . Materiały te zostały wyodrębnione w tabeli I kursywą.

i przypadków słabego opanowania przez gatunek otaczających partii środowiska (fig. 5). Ze wzrostem zagęszczenia populacji następowało widoczne na obu wymienionych wykresach regularne obniżanie się współczynnika dyspersji.



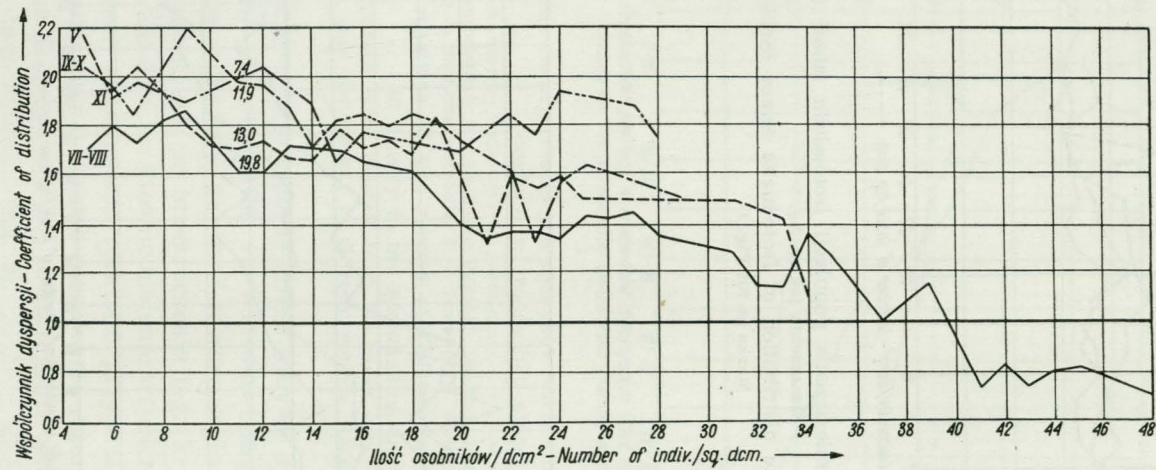


Fig. 2. Zmiany rozmieszczenia populacji *Istotoma notabilis* Schäf.

Oznaczenia jak na fig. 1

Changes in the distribution of *Istotoma notabilis* Schäf.

Marks as for Fig. 1

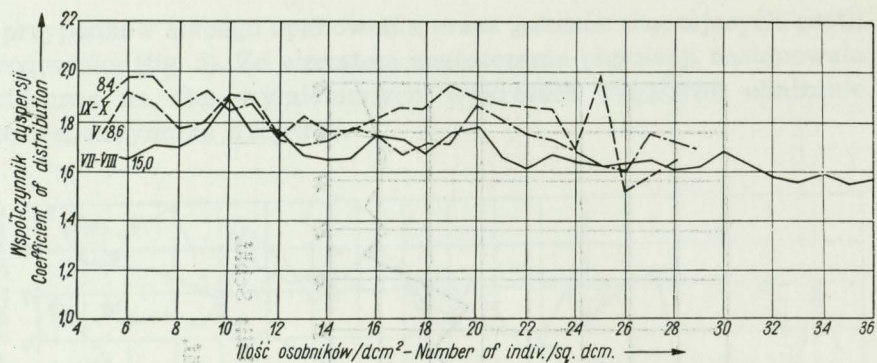


Fig. 3. Zmiany rozmieszczenia populacji *Isotomiella minor* (Schäf.)

Oznaczenia jak na fig. 1

Changes in the distribution of *Isotomiella minor* (Schäf.)

Marks as for Fig. 1

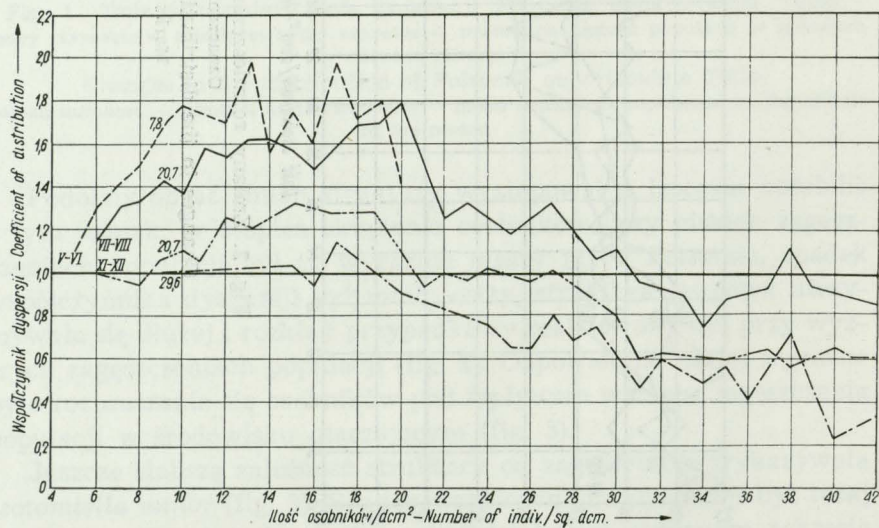


Fig. 4. Zmiany rozmieszczenia populacji *Anurophorus laricis* Nicol.

Oznaczenia jak na fig. 1

Changes in the distribution of *Anurophorus laricis* Nicol.

Marks as for Fig. 1

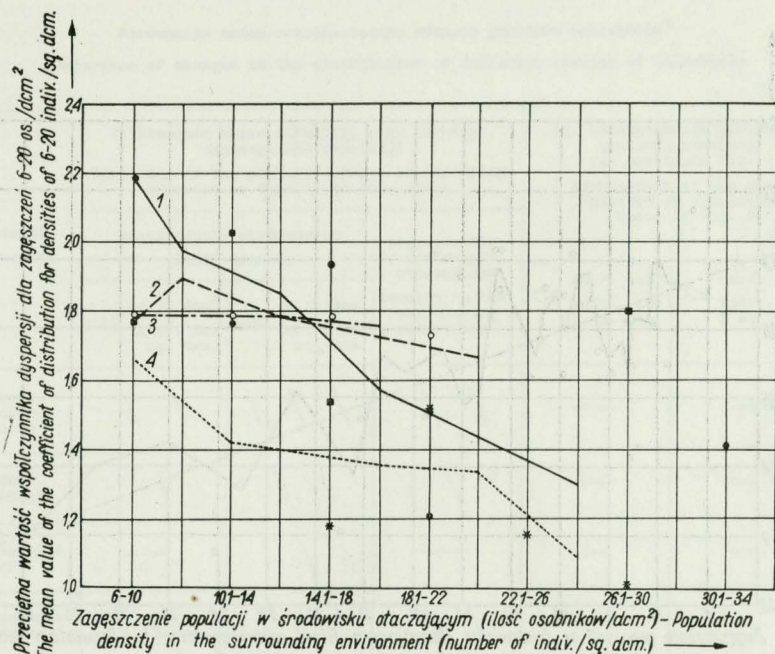


Fig. 5. Różne reakcje zbadanych gatunków *Collembola* na wzrost zagęszczenia populacji w środowisku otaczającym

Punkty elementarne wyliczono z przeciętnych wartości rozmieszczenia na poszczególnych stanowiskach w kolejnych okresach (wiosną, latem itd.) — 1 — *Folsomia quadrioculata*, 2 — *Isotoma notabilis*, 3 — *Isotomiella minor*, 4 — *Anurophorus laricis*

Different reactions of the species of *Collembola* examined to the increase in density in the surrounding environment

Elementary points were counted from the mean data of the distribution in different stations and in different periods (Spring, Summer etc.)

Wreszcie u *Anurophorus laricis* krzywe dyspersji miały przebieg zasadniczo odmienny (fig. 4). Wzrostowi zagęszczenia populacji do kilkunastu osobników na dcm^2 towarzyszyło różnego rodzaju narastanie skupień, zaś po przekroczeniu tego krytycznego zagęszczenia następowało dość gwałtowne malenie współczynnika dyspersji i bardzo wczesne realizowanie rozkładu przypadkowego. Zwraca uwagę fakt, że widoczny tu sposób reagowania *Anurophorus* na zmiany zagęszczenia skorelowany jest ze szczególnie słabo wyrażoną strukturą grupową tego gatunku (fig. 5).

Stwierdzony u większości zbadanych gatunków proces rozpraszania się osobników wraz ze wzrostem zasiedlenia otaczających partii środowiska nie neguje, rzecz jasna, możliwości reagowania struk-

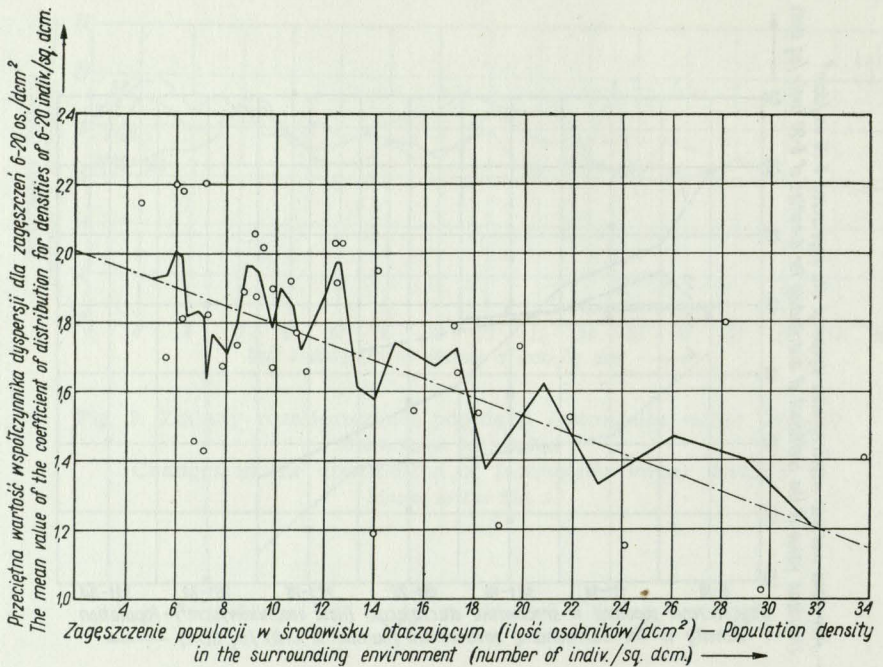


Fig. 6. Wpływ środowiska populacyjnego na rozmieszczenie *Collembola*.
 Każdy punkt odpowiada przeciętnej wartości rozmieszczenia gatunku na jednym stanowisku, w jednym okresie (wiosną, latem itd.)

The influence of environment on the distribution of *Collembola*

Each point corresponds to the mean value of the distribution of the species in the same period (Spring, Summer etc.) and on the same station

tury populacji również na zmiany innych czynników otoczenia. Widoczna na rysunku 6 duża rozpiętość uzyskanych tu wyników sugeruje złożoność zjawiska. Brak wyraźniejszej korelacji tych materiałów z właściwościami wyróżnionych w pracy terenów i okresów należy zapewne przypisać bądź zbyt grubemu rozeznaniu gradientów środowiskowych, bądź szczupłości zebranych materiałów, gdyby na rozeznaniu takim poprzestać.

WNIOSKI

Zebrany materiał dowodzi istnienia specyficznej dla każdego ze zbadanych gatunków korelacji między zagęszczeniem osobników w środowisku a ich rozkładem przestrzennym (tab. II).

Porównanie zmian rozmieszczenia różnych gatunków *Collembola**Comparison of changes in the distribution of different species of *Collembola*

Tab. II

Getunek Species	I. Kierunek zmian struktury przy wzroście zagęszczenia populacji Direction of the pattern changes accompanying increase in density of population			II. Zaawansowanie struktury grupowej populacji (na podstawie fig. 5) Advancement of the group pattern of population (based on Fig. 5)	
	zagęszczenia miejscowego local density		zagęszczenia w środowisku otaczającym density in the surrounding environment	<20 os./1 dcm ² indiv. per 1 sq. dcm.	>20 os./1 dcm ² indiv. per 1 sq. dcm.
	<20 os./1 dcm ² indiv. per 1 sq. dcm.	>20 os./1 dcm ² indiv. per 1 sq. dcm.			
<i>Folsomia quadriculata</i>	\\ \\	\\ \\ \\	\\ \\	++++	++
<i>Isotoma notabilis</i>	\\	\\ \\	\\	+++	+++
<i>Isotomiella minor</i>	—	\\	—	+++	+++
<i>Amurophorus laticis</i>	/ /	\\ \\ \\	\\ \\	++	+

* Liczba znaków symbolizuje nasilenie zjawiska w skali trzystopniowej dla rubryki I i pięciostopniowej dla rubryki II

The number of marks express the intensification of the phenomenon in 1-3 scale for the space I and 1-5 for the space II

Możliwość pełnego wyjaśnienia tej korelacji strukturą środowiska ograniczają:

Po pierwsze, wyraźny wpływ, wywierany na strukturę populacji przez zasiedlenie terenów sąsiadujących (fig. 6). Wpływ ten wskazuje bezpośrednio na rolę stosunków wewnątrzpopulacyjnych w kształtowaniu określonego typu struktury populacji.

Po drugie, występowanie w szeregu wypadków, przy dużym zagęszczeniu populacji, rozkładu bardziej równomiernego niż rozkład przypadkowy (fig. 1, 2 i 4). Rozkład taki nie może być narzucony mozaikowością środowiska.

Po trzecie wreszcie, zarysowujący się związek między zaawansowaniem struktury grupowej a typem zmian rozkładu osobników, przy wzroście zagęszczenia populacji do 20 os./1 dcm².

Związek ten także przypuszczać, że malenie bądź narastanie skupień wraz ze wzrostem zagęszczenia, przy niskim poziomie ilości-

wym rozpatrywanych populacji, jest w jakimś stopniu związane z zaawansowaniem tendencji socjalnych gatunku. Przepuszczalną słuszność tego wniosku może sugerować dodatkowo prosty model zmian dyspersji dla przypadku stałej mozaikowatości środowiska. W przypadku takim, o ile założymy decydujące znaczenie mozaikowatości środowiska, ze wzrostem liczebności gatunku, nowe osobniki powinny gromadzić się stale w tych samych, szczególnie atrakcyjnych punktach, aż do ich pełnego nasycenia. Do tego momentu występować powinno także narastanie struktury grupowej gatunku.

Obie wymienione przesłanki skłaniają do sądu, iż źródła struktury grupowej — przynajmniej u trzech zbadanych gatunków, u których dominowało rozpraszanie się osobników wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji — nie leżą w samej mozaikowatości środowiska, co zgadzałoby się z dość ugruntowanym poglądem na temat powszechności instynktów towarzyskich u *Collembola* (Glasgow 1939, Kühnelt 1950, Paclt 1956).

Omówione właściwości zebranego materiału nasuwają przypuszczenie, że populacje zbadanych gatunków *Collembola* aktywnie modyfikują rozkład osobników narzucony mozaikowatością środowiska, adaptując go doraźnie do zmian aktualnego zagęszczenia i związanych z tym zmian swego stosunku do otoczenia. Na szczególną uwagę zasługuje fakt, że zaobserwowany proces kształtowania struktur populacyjnych zbadanych gatunków nie przebiega w poszczególnych wycinkach środowiska w formie izolowanej, lecz obejmuje całą zamieszkującą dane środowisko populację (co jasno wynika z zestawienia na rysunku 6).

Tym samym uzyskane wyniki, podtrzymując przypuszczenia o doraźnie przystosowawczym charakterze zmian przestrzennej struktury populacji, mogą ponadto stanowić przyczynek do wciąż otwartego zagadnienia granic populacji ekologicznej.

PIŚMIENNICTWO

1. Allee, W. C. 1926 — Studies in animal aggregations — J. exp. Zool. 45.
2. Allee, W. C. 1951 — Cooperation among animals — London.
3. Allee, W. C. et al. 1949 — Principles of animal ecology — Philadelphia.
4. Cole, L. C. 1946 — Study of the *Cryptozoa* of an Illinois Woodland — Ecol. Monogr. 16.
5. Darling, F. 1939 — Bird flocks and the breeding cycle: A contribution to the study of avian sociality — Cambridge.

6. Degeener, P. 1918 — Die Formen der Vergesellschaftung in Tierreich. Ein systematisch-soziologischer Versuch — Leipzig.
7. Glasgow, J. P. 1939 — A population study of subterranean soil *Collembola* — J. an. Ecol. 8.
8. Grassé, P. P. et al. 1952 — Structure et physiologie des sociétés animales — Paris.
9. Kaczmarek, W. 1955 — Z badań nad naturalną redukcją populacji *Leptinotarsa decemlineata* Say w warunkach polowych — Ekol. Pol. A, 3.
10. Kühnelt, W. 1950 — Bodenbiologie — Wien.
11. Paclt, J. 1956 — Biologie der primär flügellosen Insekten — Jena.
12. Wardziński, K. 1938 — Der Einfluss der Einzelhaft sowie der schwachen Vergesellschaftung auf die Entwicklung und des Wachstum der Raupen von *Pieris brassicae* — Z. angew. Ent. 25.

RESEARCH ON THE SPACE PATTERN OF THE POPULATION OF SEVERAL CHOSEN SPECIES OF COLLEMBOLA

Summary

The chief aim of the research work, some of the results of which are to be found here, is to demonstrate the part played by structural changes in population in the adaptability of the species.

Four species of *Collembola* were used for this purpose: *Isotoma notabilis* Schäf., *Isotomiella minor* (Schäf.), *Anurophorus laricis* Nicol., *Folsomia quadrioculata* Tullb. All of them were obtained by quantitative sampling of litter mesofauna on the ground of a planted pine wood in Northern Małopolska (Central Poland). Sampling was carried out from May till December in five study areas each consisting of several hectares. These areas were marked with letters A to E, passing from the moistest to the driest one.

Data were obtained by cutting samples of the litter from each standardized area, and exploring them by means of a simplified Berlese-Tullgren apparatus. The samples were collected at random every few metres, without taking into account the conditions in the given places. 2200 samples were collected; 50 in each sampling. The particulars of the basic data are to be found in Table I.

The degree of aggregation was defined by the percentage of the samples in which the number individuals was less than the mean. Thus for the mean „1”, accepted distribution rate equalled the percentage of „0” samples; for the mean „2” it equalled the percentage of „0” samples and samples with one individual; for the mean

„3” — the percentage of „0” samples, samples with one and two individuals etc. As a basis of distribution was the following coefficient adopted:

$$K = \frac{I_p}{I_t},$$

where I_p — the rate of observed distribution, I_t — the rate of expected distribution for the mean according to Poisson's distribution. Thus for $K = 1$ — random distribution; for $K > 1$ — contagious distribution; for $K < 1$ — more uniform distribution than random.

Change in distribution with an increase in density of population were analysed on the basis of the figures obtained. When comparing different means, the coefficient of proportionality was used

$$\frac{(K_n - 1)(G_m - 1)}{G_n - 1} + 1,$$

where K_n — value of the coefficient calculated from the data for the mean n , G_n — border value of the coefficient for the mean n , G_m — border value of the coefficient for the mean compared m .

In order to obtain a sufficient quantity of data on different population densities, the same method was used of grouping the samples from each capture as that used when calculating the variable mean (p. 53) which corresponds to the space division of the whole environment within which the sampling was made into corresponding elementary sectors: I, II, III etc. The data on the distribution of *Collembola* within each group of samples (I, II, III, ...), and thus within any elementary spot of the environment, were compared according to the increase of their corresponding population densities. In this way the corresponding curve of the distribution coefficient variation was obtained, for each sample, at different points of the experimental plots. Only the data of sampling, having a range of spot density not less than 6—20 individuals in 100 sq. cm., were taken for calculating the curves of distribution. These data were distinguished by thick print in Table I.

Comparison of different curves made it possible to estimate the influence of the surroundings on the spot distribution of individuals. Distribution of population was therefore compared in different spots of environment with the same density found on different stations and different dates of sampling.

The results of these comparisons are illustrated by diagrams (Fig. 1—6) and the Table II. They prove the existence of a specific correlation between density of individuals and their space distribution.

The possibility of a full explanation of that correlation by distribution of environment is limited by:

Firstly, distinct influence of settlement in neighbouring areas on the pattern of population (Fig. 6). That influence is direct evidence of the part played by inter-population relations in the formation a defined pattern of population.

Secondly, the formation in many cases with great density of population of distribution more uniform than random (Fig. 1, 2, 4). Such distribution cannot be imposed by the structure of the environment.

Thirdly, the connection between the advancement of contagious distribution and the type of the changes in the distribution of individuals together with increase in the density of population to 20 individual in 100 sq. cm. (Table II). This connection gives grounds for assuming that the diminution of aggregations, together with the increase of density, for small size population is related to some extent, with the advancement of the social tendencies of the species. This suggestion seems to be proved by the simple model of the changes in distribution in the case of the constant mosaic of the environment. In this case, if we assume the decisive significance of the mosaic of the environment, new individuals, together with the increase of the numbers of the species, ought to gather constantly in the same, especially attractive points of the environment until these are completely dominated. Until that moment the contagious distribution of the species ought to increase. Both the above mentioned premises incline the author to believe that the mosaic of environment is not the only source of contagious distribution, at least for the three species examined, which were characterised by the dispersion of individuals together with the increase in the population density. This agrees with the widely spread opinions on the universality of the social instincts of *Collembola* (Glasgow 1939, Kunnelt 1950, Paclt 1956). The special properties of the data mentioned here are justification for assuming the populations of the species of *Collembola* examined actively modify the distribution of individuals imposed by the mosaic of environment, adapting it

immediately to the changes in the actual density of population and the changes in the environment conditions associated with it. Moreover, it is worthy of mention, that the process observed of the formation of population patterns in the species examined does not take place separately in different sectors of environment, but affects the whole population inhabiting the environment, as is clearly shown by the comparison in Fig. 6.

In this way the results obtained, confirming our assumptions as to the immediate adaptative character of the changes in the space pattern of population, may contribute to the still open problem of ecological population limits.