

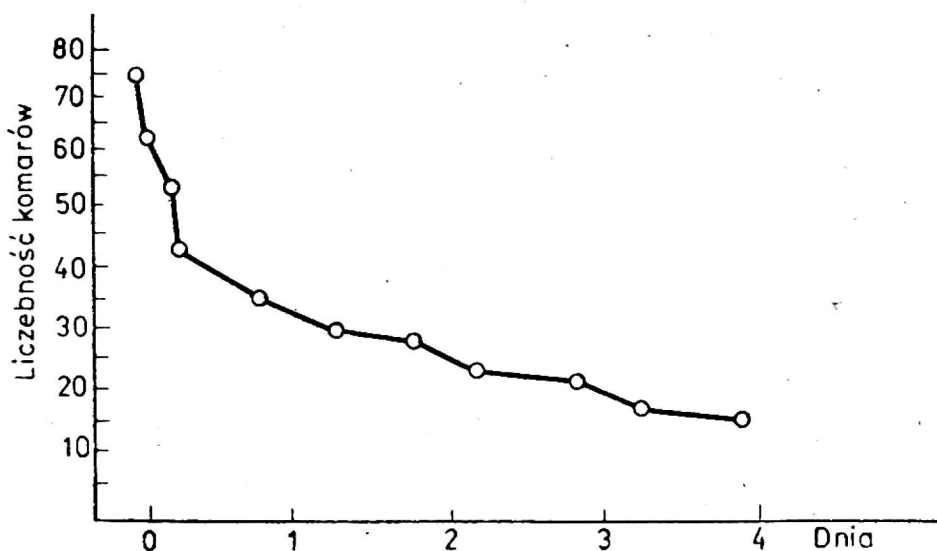
TEORETYCZNA INTERPRETACJA GWAŁTOWNYCH REDUKCJI POPULACJI OWADÓW ZE SZCZEGÓLNYM UWZGLĘDNIENIEM DRAPIEŻNICTWA

Kazimierz Tarwid

Instytut Ekologii PAN w Dziekanowie Leśnym

Przypadki gwałtownych redukcji populacji różnych gatunków owadów obserwuje się w przyrodzie dość często. Są one na tyle znane, że można nawet nie cytować literatury. Obiegowa interpretacja przyczyn zjawiska idzie w zasadzie w dwóch kierunkach. Jako pierwszą — wymienimy różnorakie skutki przeciążenia środowiska przez nadmierne wystąpienie owadów (np. podczas gradacji lub masowych nalotów), a także skutki reakcji samej populacji danego gatunku na zagęszczenie. Jako drugą grupę przyczyn ostrych redukcji liczebności można podać działanie czynników o charakterze „klęsk żywiołowych” — oczywiście klęsk w odczuciu danego gatunku owada a nie człowieka (wśród nich również: okresy przedłużającej się ostrej niepogody). Istnieje tendencja, by tym przyczynom podporządkowywać wszystkie zdarzenia obserwowane w przyrodzie. Po tej drodze idą również liczne znane, syntetyzujące ujęcia o podejściu matematyczno-modelowym [3, 6] oraz o podejściu czysto biologicznym [6] — jako najlepszym chyba tego typu uogólnieniem sprawy. Nie ma powodu, by kwestionować prawidłowość tych interpretacji w stosunku do wielu przypadków w przyrodzie. Należy jednak krytycznie podejść do ich stosowania do niektórych mechanizmów działania zjawisk drapieżnictwa, szczególnie wobec bardzo rozpowszechnionego poglądu o „niewydolności” drapieżcy jako regulatora liczebności naturalnych populacji — poglądu popartego licznymi obserwacjami z przyrody. Rozbieżność tych obserwacji i wniosków o skuteczności niszczącego działania drapieżców na populacje ofiar jest zastanawiająca. Znane są przypadki skutecznej likwidacji nawet masowych pojawów, ale również i przypadki — zupełnego braku wpływu drapieżców na regulację liczebności ofiar. Punktem wyjścia do rozważań nad przyczyną tak dużych rozbieżności mogą być niektóre wyniki badań ekspe-

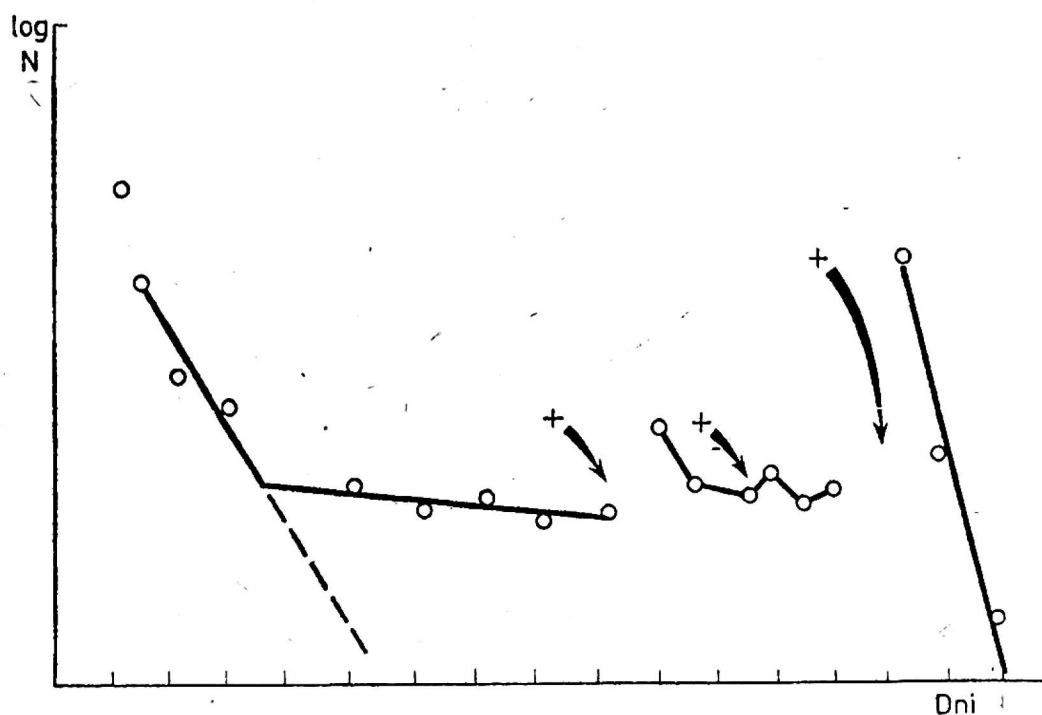
rymentalnych, których celem jest porównanie z przebiegiem zjawisk występujących w przyrodzie. I tak np., jeśli doświadczenia są prowadzone w pomieszczeniach wystarczająco dużych by utrzymać prawidłowy stosunek populacyjny drapieżców i ich ofiar, to można zaobserwować kilka przejawów istotnych w tych rozważaniach. Przytoczyć tu można kilkuletnie eksperymenty z pajakami i kilkoma gatunkami muchówek opisane przez Dąbrowską-Prot, Łuczakową i Tarwida [1]. Tempo redukcji liczebności zbiorowiska ofiar, wpuszczonego do izolatora, nie ustala się od razu. Ulega ono różnym zmianom w trakcie trwania eksperymentu. W ciągu pierwszych paru godzin po wpuszczeniu ofiar do izolatora redukcja zachodzi szczególnie ostro, później ustala się na pewnym poziomie wskaźnika redukcji populacji i mierzona jest w dłuższych, dobowych jednostkach czasu (rys. 1). Podkreślić należy tendencję do wy-



Rys. 1. Zmiany tempa redukcji komarów przez pajaka *Tetragnatha montana* po okresie wzmożonej redukcji

datnego tempa wyławiania ofiar zaraz po ich wypuszczeniu. Osłabienie tego tempa w dalszym toku zdarzeń może przybrać obraz znacznej, a w niektórych przypadkach nawet pełnej oporności na działanie drapieżcy. Szczególnie ostro ujawniło się to w doświadczeniach z muchówką *Tricholauxania praeusta* i pajakiem *Tetragnatha montana*. Obserwowano tu często oporność muchówki na wyławianie przez pajaka. Początkowo przypisywano to jej właściwościom gatunkowym. Okazało się jednak, że oporność taką wykazywały na ogół grupy potencjalnych ofiar tego gatunku, które przetrwały ponad trzy dni w izolatorze, przy tym oporność ta nie była trwała. Sprawdzone, że w przypadkach omawianych muchówek nie była ona wynikiem „uczenia się” przez nie sposobu unikania sieci pajęczych. Wystarczyło wpuścić do populacji muchówek większą liczbę nowych przedstawicieli tego gatunku (np. w przypadku

15 osobników w populacji wpuścić drugie 15), by drapieżca w pełni uzyskiwał swoją sprawność i likwidował w szybkim tempie całe zbiorowisko ofiar (nowo wpuszczone i poprzednie, odporne, rys. 2). Uzyskano w ten sposób ostrą redukcję pierwotnie odpornej populacji ofiar. Nie otrzymano jednak podobnych efektów w trzech przypadkach:



Rys. 2. Zmiany w charakterze redukcji liczebności muchówki *Tricholauxenia praeusta* przez pająka *Tetragnatha montana* po okresie wzmożonej redukcji. Strzałki oznaczają dodawanie nowych porcji muchówek

1. Gdy badano gatunki, które znalazły się w obcej ekologicznie sytuacji środowiskowej. Nie tworzyły one wówczas populacji odpornych, a jeśli nie obserwowano nawet łowienia przez drapieżcę ofiar, to ujawniało się to od razu bezpośrednio po wpuszczeniu. Wtedy przyczyną tego może być niejadalność w danych warunkach pokarmu (jak np. w niektórych eksperymentach z larwami stonki) lub też stan szoku populacji drapieżcy (obserwowany np. w niektórych próbach karmienia szarańczakami niezgranymi ze sobą grupy żaby moczarowej, dla której szarańczaki są dobrym pokarmem). Typowym przykładem działania obcego środowiska było zachowanie się muchy domowej w eksperymentach przeprowadzanych w lesie. Były one tam zupełnie bezbronne.

2. Gdy do populacji odpornej dodawano małe ilości nowych osobników ofiar, wówczas np. *Tricholauxenia praeusta* nadal utrzymywała swoją oporność na drapieżcę [4].

3. Gdy populację ofiar budowano powoli i ostrożnie, dodając tylko po kilka osobników na dobę, uzyskiwano wtedy oporność nawet u gatunków likwidowanych przez pająka tak energicznie, że w innych wa-

runkach nie zdążyły one tworzyć populacji opornych (materiały nieopublikowane). W ten sposób można było populacje potencjalnych ofiar doprowadzić do nieprawdopodobnych zagęszczeń w izolatorze i to w obecności dobrze uformowanej populacji energicznego drapieżcy, który nie reagował na wzrastające zagęszczenie ofiar.

Interpretację danych eksperymentalnych należy przeprowadzać również na podstawie analogicznych zjawisk zachodzących w wolnej przyrodzie. Autor dysponuje takimi obserwacjami z terenów leśnych i są one sprawdzone pod względem metodologicznym.

Potwierdza się również teza Kajakowej [2] o intensywnym łapaniu w sieci pajęczę gatunków świeżo wylęgłych w danym środowisku. Teza ta może dotyczyć również owadów nalatujących w nowe środowisko. Zaobserwowano to dokładniej i wszechstronnie na przykładzie komarów leśnych, nalatujących po nocy z otwartych przestrzeni do wilgotnych schronień dziennych.

Należy podkreślić ważną okoliczność, że poza pewnymi specjalnymi momentami u wielu gatunków występują długie (w skali życia tego owada) okresy, w których nie obserwuje się wydatniejszych zmian liczebności w populacjach potencjalnych ofiar drapieżnictwa. Szczególnie wyraźną formę przybiera to w fazie życia dorosłego owada. Jest to przejaw zbyt często niedoceniany.

Warto zwrócić uwagę na fakt, że w ekologii populacji badacze prowadzą często analizę materiałów, pomijając ewentualne oddziaływanie drapieżców. Stan ich materiałów dopuszcza tego rodzaju swobodę. Istotne jest rozpoznanie ekologicznego charakteru tego zjawiska, bowiem w przypadku eksperymentu nawet w dużych izolatorach można zastanawiać się nad zasadnością naszej hipotezy, iż rzecz polega na tworzeniu się układu ekologicznego populacji odpornej na drapieżcę. Mogłoby to wydawać się zbędne, gdyby założyć działanie zjawiska swoistego „uczenia się” przez ofiarę dróg unikania drapieżcy. Zastanawiając się nad tym, można przypuszczać, że populacja oporna — po zamieszczeniu wywołanym przez wprowadzenie dużej liczby nowych osobników — mogła być w całości zlikwidowana przez drapieżcę. Osobniki składające się poprzednio na oporną populację ginęły również. Brakowało więc w tym momencie grupy „wyuczonej”, takiej, która różniłaby je od osobników nowo wprowadzonych do eksperymentu. Przy zakładaniu doświadczenia wpuszczone do izolatora muchówki *Tricholauxania praeusta* (30 do 50 osobników) w obecności drapieżcy dzieliły się na dwie grupy:

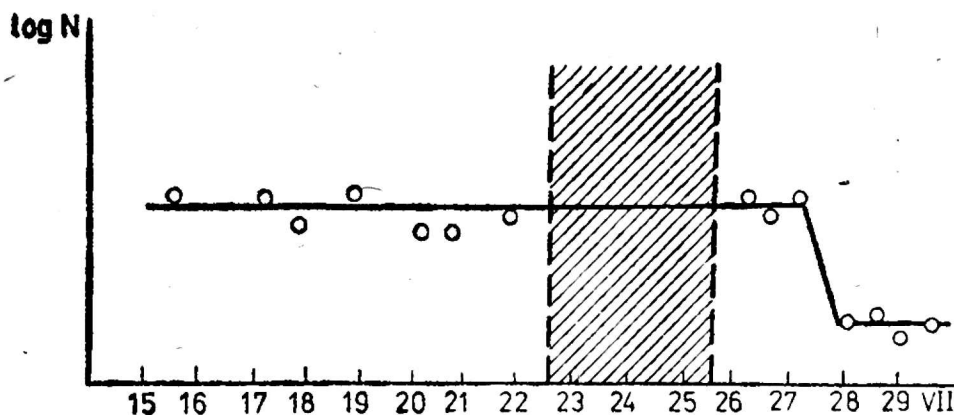
- 1) osobniki tworzące mało ruchliwe skupisko i
- 2) osobniki nadal pojedynczo latające w pomieszczeniu.

Te drugie były szybko likwidowane. Pozostawało mało ruchliwe skupisko potencjalnych ofiar i nie kontaktujący się z nimi zestaw czyha-

jących na sieciach drapieżców. Po wpuszczeniu w tak uporządkowane stosunki nowej grupy pajaków — te ostatnie nie włączały się w istniejące układy pajaków, mimo że należały do tego samego gatunku. Obserwowano natomiast gromadzenie się ich w okolicy skupiska muchówek i nadal muchówki w bezpośredniej bliskości pajaków były przez nie wyłapywane pojedynczo i tylko sporadycznie, mimo częstego ich wkraczania na sieci w pobliżu pajaków lub temu podobnych, bliskich kontaktów. Likwidacja skupiska następowała zaskakująco wolno.

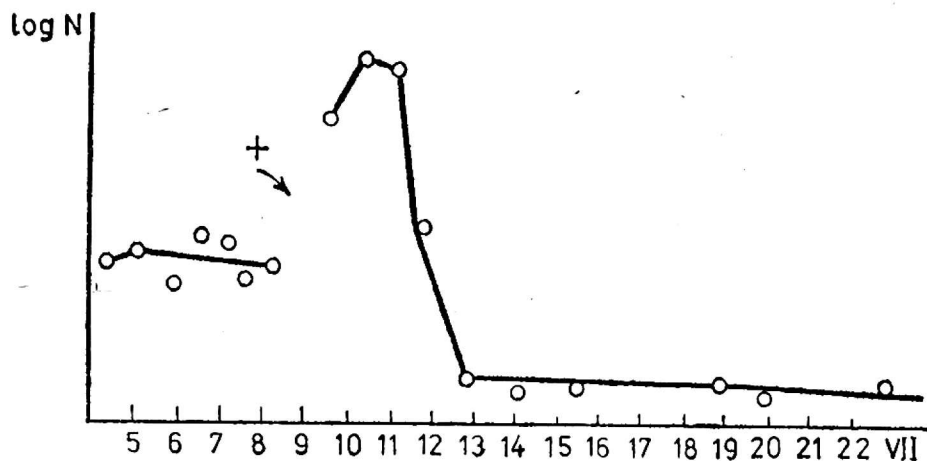
W drugiej połowie lata obserwowano nie zmieniającą się liczebność muchówek na krzakach poszycia lasu intensywnie zasiedlonego przez kilka gatunków pajaków sieciowych.

W doświadczeniu populacja potencjalnych ofiar drapieżnictwa traciła swą oporność po silnym bodźcu zaburzającym jej strukturę. Bodźcem takim było np. wkroczenie nowej porcji osobników własnego gatunku, a nie pojawianie się w bezpośredniej bliskości grupy nowych drapieżców. Rozpoznanie specyficznych bodźców naruszających stan populacji wolno żyjącej w terenie nie jest łatwe do udowodnienia. Wymaga to opracowania pewnych nowych metod obserwacji i analizy. Można jednak

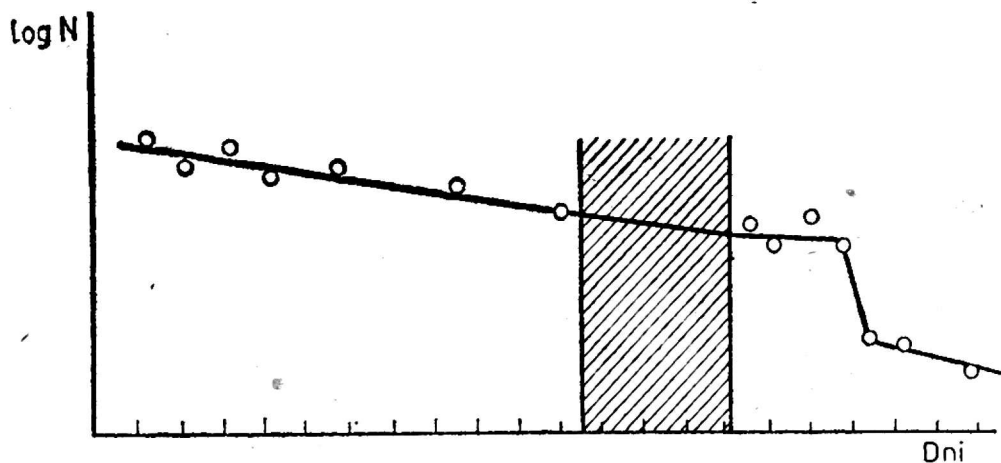


Rys. 3. Liczebność bielinków (*Pieris* sp.) obserwowanych na skraju łąki przy lesie. Pole zakreskowane — okres złej pogody

przyjąć, że jeżeli po okresie niepogody znajdowano nie zmienioną liczbę osobników, a po kilku dniach następował jednorazowy ostry spadek, to mógł być on spowodowany rozbiciem populacji w czasie niepogody i w konsekwencji intensywnej redukcji w kilka dni później — po zorganizowaniu się już populacji drapieżcy, a jeszcze niezorganizowaniu ofiar. Takie przypadki u owadów i pajaków obserwowano często (rys. 3-5). Obserwowano np. w drugiej połowie lata wyrównany poziom liczebności muchówki *Tricholauzania praeusta*. Utrzymywał się on przez kilka tygodni sierpnia. Środowisko gęstego podszytu olchowego lasu, w którym prowadzono obserwację, było przepełnione bardzo licznymi sieciami pajaków (głównie *Meta segmentata* i *Linyphia triangularis*). Nieruchliwe,



Rys. 4. Spadek liczebności komarów (*Culicidae* sp.) w bagnistym lesie olchowym zachodził w okresie 5-8 VII i 12-22 VII stopniowo i w sposób wyrównany. Bardzo ostra redukcja miała miejsce po masowym wylęgu nowego w zespole gatunku w okresie 8-9 VII (oznaczono znakiem + i strzałką). Redukcji uległ cały zespół komarów nie tylko gatunek wylęgający się (materiały E. Wegner)



Rys. 5. Obserwacje nad spadkiem liczebności pająka *Tetragnatha montana* w lesie olchowym. Wśród okresów stopniowego, wyrównanego spadku liczebności miała miejsce ostra jednodniowa redukcja w 2 dni po minięciu gwałtownej niepogody (oznaczenia jak na rys. 3)

siedzące pod liśćmi muchówki przez tygodnie utrzymywały wysoki poziom liczebności. Podczas szeregu kolejnych zimnych nocy końca lata zdarzyła się jedna, w której zimne powietrze utrzymywało się tylko w zastoiskowych partiach lasu. Tylko tam znaleziono następnego dnia mało naruszoną populację muchówki. W innych miejscach wystąpiła już wieczorem wzmożona ruchliwość owadów i prawie całkowity ich wylów przez pająki w ciągu nocy.

Obserwowano podobnie przypadki minimalnego naruszania skupień żerujących larw boreczników na sosnach intensywnie opanowanych przez mrówkę rudą. Mrówki zaczęły bardzo intensywnie znosić do mrowiska te larwy, gdy skupienia uległy rozbiciu i larwy wędrowały do miejsc przepoczwarzania się.

Opisane zjawiska są jedynym z licznych form drapieżnictwa. Przegląd aktualnej literatury przedmiotu dowodzi, że istnieją w przyrodzie różne sposoby realizacji tego zjawiska. W jakim stopniu są rozpowszechnione opisane wyżej przypadki, pokażą dalsze badania. Warto jednak podkreślić ich bezsporną zależność od sytuacji ekologicznych, a zatem i od odpowiednich poczynań człowieka w przyrodzie. Wynika z tego kilka reguł. Mianowicie — potencjalnie duża sprawność drapieżcy niecałkowicie realizuje się w przypadkach odpowiednio zorganizowanych populacji ofiar. Dochodzi natomiast do głosu pełna realizacja efektywności wyłowu ofiar po rozbiciu organizacji ich populacji na skutek odpowiednio silnych bodźców. Wzmogoną efektywność drapieżcy wywołuje nie tyle obfitość pokarmu, ile naruszenie stanu organizacji populacji łowionych ofiar.

LITERATURA

1. Dąbrowska-Prot E., Łuczak J., Tarwid K.: Prey and predator density and their reactions in the process of mosquito reduction by spiders in field experiments Ekol. pol. A, 16, 1968, 773-819.
2. Kajak A.: An analysis of food relations between the spiders *Araneus cornutus* Clerck and *Araneus quadratus* Clerck and their prey in meadow. Ekol. pol. A 13, 1965, 717-764.
3. Lotka A.: Elements of mathematical biology. Dover Public., 30, 1956, 465.
4. Tarwid K.: Przejawy „oporności” populacji owadów na drapieżce jako czynnik inhibitujący walkę biologiczną ze szkodnikami. Wiad. ekol. 22, 1976, 243-248.
5. Viktorov G. A.: Biocenozy i voprosy czislennosti nasekomych. Žurn. obszcz. biologii 21, 6, 1960.
6. Volterra V.: Leçons sur la théorie mathématiques de la lutte pour la vie. Gauthier — Villars, Paris 1931.

K. Tarwid

ТЕОРЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ РЕЗКИХ УМЕНЬШЕНИЙ ПОПУЛЯЦИИ НАСЕКОМЫХ С ОСОБЫМ УЧЕТОМ ХИЩНИЧЕСТВА

Резюме

Описано несколько примеров скачкообразных изменений количества насекомых в естественных условиях и в опытах.

1. В опытах с хищным пауком *Tetragnatha montana* и комарами как жертвами прямо после впускания паука количество комаров резко снижается. После около 1/2 дня наблюдаются другие формы изменений (рис. 1).

2. В подобных опытах с дигтерой *Tricholauxania praeusta* наступает резкое снижение

количества насекомых во время 3 дней. По истечении этого срока редукция изменяется, а даже совершенно исчезает (рис. 2).

3. В естественных условиях и опытах наблюдалось подобные признаки после естественных или искусственных нарушениях среды (рис. 3, 4, 5). Отличены уменьшения вызываемые атмосферическими условиями или другими причинами (хищничество).

Описанные симптомы были интерпретированы способностью популяций жертв к принятию структуры защищающей их перед агрессией хищников. Этого свойства не наблюдается в скоплениях насекомых с нарушенной системой защиты и во вступительной стадии строения системы. На восстановление этой системы требуется некоторое время.

K. Tarwid

THEORETICAL INTERPRETATION OF HEAVY REDUCTION OF INSECT POPULATIONS, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE ROLE OF PREDATORS

Summary

Violent changes in numbers of insects were observed both in free nature and in field experiments.

1. In the experiments carried out in large isolators with the spider *Tetragnatha montana* as a predator and mosquitoes as a prey, the mosquitoes were sharply reduced immediately after being released into the isolator. About half a day later the rate of reduction dropped (fig. 1).

2. In analogical experiments with the fly *Tricholauxania praeusta*, these insects were heavily reduced during the first three days after this time, the index of reduction was different or the flies were not reduced at all (Fig. 2).

3. Both in free nature and in experiments similar processes were observed after natural or artificial disturbances in the environment (fig. 3, 4, 5). When the disturbing factor was adverse weather, the physiological mortality in response to this factor was distinguished from the mortality caused by other factor, as predation. In the environment deviating from the natural (one for the prey) only heavy reduction was observed, which was not followed by a reduction of another type.

It is suggested that the described processes are due to the fact that prey populations have ability to form structures protecting them against heavy predation. This is not the case of insect communities with disturbed protective structures, being in the phase of restoration. This process needs some time.