

pisany sposób nie można ustalić wartości odpowiednich prawdopodobieństw, nie podano ich przy strzałkach łączących grupy o różnej liczbie przyrostów.

PROPONOWANE ĆWICZENIA

1. Sporządzenie schematu cyklu życiowego rośliny nie rozmnażającej się wegetatywnie

Jedną z rzadszych roślin zasiedlających miejsca okresowo wilgotne jest babka wielonasienna *Plantago uliginosa*. Ta niewielka roślina występuje często w małych, izolowanych populacjach. Rezultaty dwuletnich obserwacji populacji znaczonych osobników, rosnących na powierzchni 1 m², zawiera tabela 2.8.3. Żadna z obserwowanych roślin nie przetrwała zimy. Migracja nasion poza obserwowaną powierzchnię była znikoma, gdyż w jej otoczeniu nie zaobserwowano ani jednej

Tabela 2.8.3.

Dane dla populacji babki wielonasiennej *Plantago uliginosa*. Liczby dotyczą powierzchni badawczej o rozmiarach 1 m².

Pierwszy rok			Drugi rok		
Liczba owocujących osobników	Liczba wytworzonych nasion	Liczba nasion zdolnych do kiełkowania	Liczba siewek	Liczba rozwinętych roślin	Liczba owocujących osobników
43	10222	10017	77	61	48

siewki. Biorąc za wzór schemat przedstawiony na ryc. 2.8.2. przedstaw cykl życiowy babki wielonasiennej. Na podstawie liczebności kolejnych etapów podanych w tabeli 2.8.3 wylicz odpowiednie prawdopodobieństwa.

2. Sporządzanie schematu cyklu życiowego rośliny rozmnażającej się wegetatywnie.

Określ liczbę przyrostów rocznych oraz liczbę dużych i małych pączków u osobników kopytnika, wyprzeżonych jesienią z gleby. Dla sporządzenia schematu cyklu życiowego wystarczy wykopać rośliny z powierzchni 1 m² lub niewiele większej. Można wykorzystać również okazy zasuszone. Wyniki wpisz do tabeli sporządzonej na wzór tabeli 2.8.2. Wpisz również podane dane o produkcji nasion oraz liczbie generatywnych i płonnych pędów. W przypadku braku takich danych przyjmij, że stosunek liczby pędów generatywnych do płonnych oraz liczba nasion przypadające na jeden pęd są takie jak w tabeli 2.8.2. Wykorzystując tak zestawione dane, wylicz odpowiednie prawdopodobieństwa i narysuj schemat cyklu życiowego obejmujący tylko dynamikę części nadziemnych analogiczny do ryc. 2.8.4. Przyjmij, że skończone tempo wzrostu populacji (patrz rozdz. 2.6) wynosi 1, czyli populacja nie zmienia liczebności.

W podobny sposób można sporządzić schemat cyklu życiowego również innej byliny leśnej, na przykład miodunki (*Pulmonaria obscura*).

Odpowiedz na pytania: (1) Jakie korzyści zapewnia przewaga danego sposobu rozmnażania w środowisku, w którym żyje badana populacja? Weź pod uwagę istnienie genet i ramet. (2) Jakie znaczenie praktyczne może mieć znajomość cykli życiowych i dynamiki populacji roślin chronionych oraz gatunków wykorzystywanych przez człowieka, na przykład roślin leczniczych?

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Begon M., Mortimer M., 1981: Population ecology. Sinauer Publishers, Sunderland, Massachusetts.
2. Czarnowski M.S., 1978: Zarys ekologii roślin lądowych. PWN, Warszawa.
3. Łukasiewicz A., 1976: Wyróżnianie rocznych przyrostów w nadziemnych i podziemnych częściach bylin. Badania Fizjograf. nad Polską Zachodnią, 29, B: 147—178.
4. Newell S.J., Tramer E.J., 1978: Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. Ecology 59: 228—234.
5. Sagar G.R., Mortimer A.M., 1976: An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds. Applied Biology 1: 1—47.
6. Solbrig O.T., 1980: Demography and natural selection. W: Demography and evolution in plant populations. Solbrig O.T., red. Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.

2.9. WZAJEMNE ODDZIAŁYWANIE DRAPIEŻNIKA I OFIARY

Jan KOZŁOWSKI

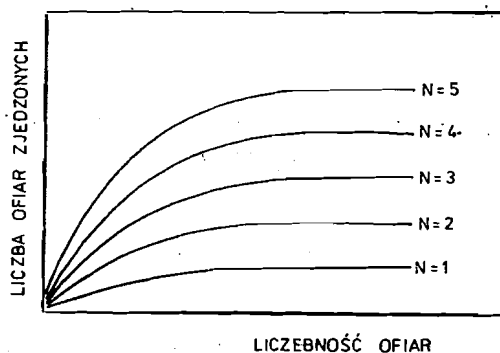
Populacje dwóch gatunków żyjących na tym samym terenie mogą na siebie wzajemnie oddziaływać w bardzo różny sposób. Wpływy te mogą być korzystne dla obu populacji (symbioza) lub niekorzystne dla obu (konkurencja), korzystne dla jednej z nich, niekorzystne dla drugiej (drapieżnictwo i pasożytnictwo).

Szeroko pojęta interakcja drapieżnik — ofiara, obejmująca również oddziaływanie roślina — roślinożerca, jest w przyrodzie niezwykle ważna. Powoduje ona przechodzenie energii i materii organicznej z niższych poziomów troficznych na wyższe. Duża część tej energii musi być przy tym rozproszona. Należy spodziewać się więc, że drapieżników będzie znacznie mniej niż ofiar, bądź też organizmy wyższego poziomu troficznego charakteryzować się będą mniejszymi rozmiarami ciała niż organizmy służące im jako pokarm (jest to reguła dla układu pasaż — ofiara, a występuje też często w układzie roślina — roślinożerca).

Drapieżniki wpływają na populację ofiar bezpośrednio, przez ich zjadanie. Intensywność wyjadania zależy od liczebności ofiar i drapieżników (ryc. 2.9.1). Jeśli ofiary wskutek niskiego zagęszczenia są silnie roz-

proszone, niektóre drapieżniki nie znajdują ich w określonej jednostce czasu. Ze wzrostem liczebności ofiar wzrasta prawdopodobieństwo spotkań osobników z obu populacji, a więc i liczba ofiar zjedzonych. Każdy drapieżnik może zjeść jednak ograniczoną liczbę zwierząt w jednostce czasu, co wyznacza górną granicę konsumpcji populacji drapieżników (ryc. 2.9.1). Liczba zjadanych przez drapieżnika ofiar wpływa na prawdopodobieństwo jego przeżycia oraz na liczbę produkowanego potomstwa.

Dynamika liczebności ofiar i drapieżników może być przedstawiona graficznie na dwa sposoby: (1) liczebność obu populacji jako funkcja czasu, (2) na płaszczyźnie fazowej jako linia łącząca punkty, w których znajdował się układ w kolejnych chwilach czasu: współrzędne tych punktów są wyznaczone przez liczebność drapieżników i ofiar w każdej chwili. Zależność obu sposobów przedstawiania zmian liczebności obrazuje rycina 2.9.2.



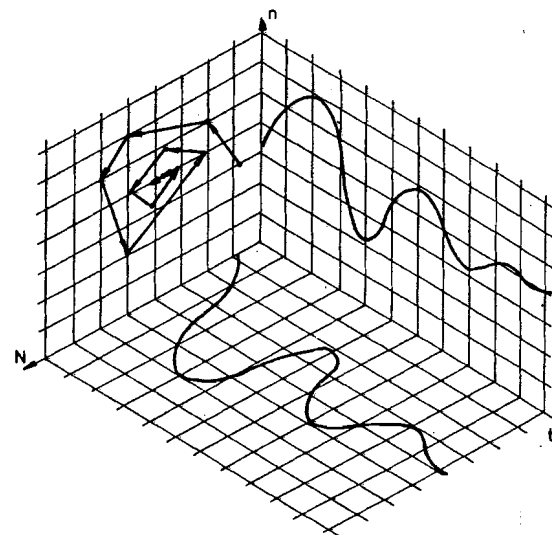
Ryc. 2.9.1. Zależność liczby ofiar zjadanych w jednostce czasu od zagęszczenia ofiar i drapieżników. Poszczególne krzywe odpowiadają również liczbie drapieżników (N).

W rozdziale 2.6. omówiono równania opisujące dynamikę liczebności pojedynczych populacji. Wyróżniono przy tym dwa najbardziej charakterystyczne typy krzywych wzrostu: wykładniczą i logistyczną. Dynamikę liczebności drapieżników i ofiar, przy założeniu bardzo wielu ograniczeń, opisać można za pomocą układu równań Lotki i Volterry

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= rn - anN \\ \frac{dN}{dt} &= -RN + bnN \end{aligned} \quad (1)$$

w których: n oznacza liczebność ofiar, N — liczebność drapieżników, r — tempo przyrostu naturalnego populacji ofiar nie narażonej na wpływ

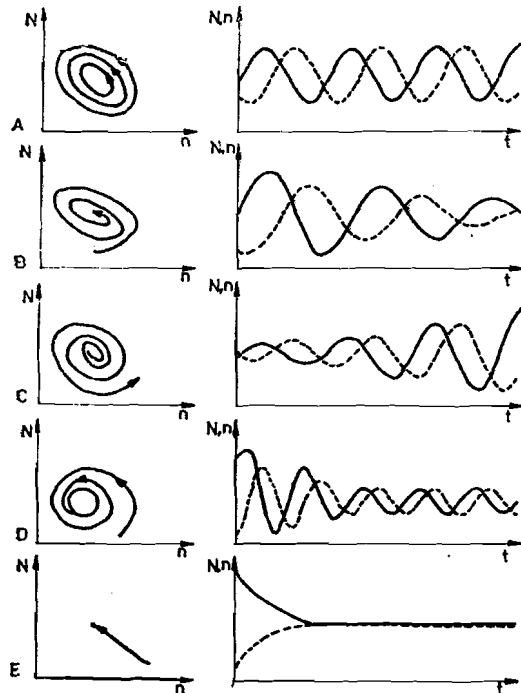
drapieżników, a — współczynnik zależny od wydajności drapieżnika w poszukiwaniu i chwytaniu ofiar, R — tempo spadku liczebności drapieżników przy braku ofiar, b — iloczyn parametru a i współczynnika mówiącego o wpływie liczby zjedzonych ofiar na tempo wzrostu populacji drapieżników. Składnik rn jest to tempo wzrostu populacji ofiar bez uwzględnienia wpływu drapieżnictwa, natomiast składnik anN odpowiada liczbie ofiar wyjadanych w jednostce czasu. W równaniu drugim ujemny składnik $-RN$ oznacza tempo spadku liczby drapieżników przy całkowitym braku ofiar, a składnik bnN — wpływ liczby zjedzonych ofiar na tempo wzrostu liczebności drapieżników. Równania te odpowiadają sytuacji, gdy: (1) populacja ofiar ma tendencję do wykładniczego



Ryc. 2.9.2. Porównanie dwóch sposobów przedstawiania dynamiki liczebności drapieżników i ofiar: 1 — przedstawianie zmian liczebności drapieżników (N) i ofiar (n) jako funkcji czasu (t), 2 — przedstawianie zmian położenia układu na płaszczyźnie fazowej — położenie układu wyznaczają liczebności obu populacji. Rzucając dla każdej chwili liczebności drapieżników i ofiar odpowiednio na oś N i oś n , otrzymamy kolejne współrzędne położenia układu (wg Hollinga, 1973).

wzrostu, gdy brak drapieżników, (2) zmiany liczebności drapieżników są zależne jedynie od liczby zjedzonych ofiar, (3) zarówno populacja ofiar jak i drapieżników składa się z jednorodnych osobników, (4) drapieżnik może zjeść nieograniczoną liczbę ofiar w jednostce czasu, (5) ignorowane są wszelkie opóźnienia czasowe we wpływie liczby zjedzonych ofiar na tempo wzrostu obu populacji, (6) zmiany liczebności są traktowane jako proces ciągły, (7) wszelkie procesy traktujemy jako zjawiska deterministyczne (pomijają się przypadkowe odchylenia).

Rozwiązanie układu równań (1) przedstawiono na rycinie 2.9.3A. Liczebność obu populacji wykazuje oscylacje o stałym okresie i stałej amplitudzie. Cykl drapieżników jest przesunięty w czasie, co jest zrozumiałe, gdyż wzrost ich liczebności może rozpocząć się dopiero przy większej ilości pokarmu, a spadek dopiero, gdy ilość pokarmu (a więc ofiar) znacznie spadnie. Okres oscylacji jest uzależniony od współczyn-



Ryc. 2.9.3. Przykłady różnych możliwych sposobów zachowania się układu drapieżnik — ofiara: A — występują oscylacje liczebności drapieżników i ofiar o stałej amplitudzie, B — układ zmierza do stanu równowagi stabilnej poprzez gasnące oscylacje, C — układ niestabilny, oscylacje o rosnącej amplitudzie, D — stabilny cykl graniczny, układ zmierza do cyklu o stałej amplitudzie, E — układ zmierza do stanu równowagi bez oscylacji.

ników a , b , r , R , w równaniach (1), a amplituda od stanu początkowego, czyli liczebności wyjściowych.

W przypadku, gdy populacja ofiar nie będąca pod wpływem dra-

pieżników ma tendencję do wzrostu logistycznego (rozdz. 2.6, równanie 4) równania 1 przyjmą postać:

$$\begin{aligned} \frac{dn}{dt} &= r(1 - n/K)n - anN \\ \frac{dN}{dt} &= -RN + bnN \end{aligned} \quad (2)$$

gdzie K : oznacza górną asymptotę wzrostu liczebności ofiar, reszta symboli ma znacznie takie samo jak poprzednio. Rozwiązania układu opisanego równaniami 2 mają postać gasnących oscylacji (rys. 2.9.3B). Układ zbliża się do stanu równowagi, czyli takiego punktu, w którym liczebności obu populacji nie będą się już zmieniały ($dn/dt=0$ i $dN/dt=0$).

Układy drapieżnik-ofiara o innych właściwościach mogą dawać jakościowo inne rozwiązania. Jeśli tempo wzrostu populacji ofiar przy braku drapieżników posiada maksimum dla umiarkowanej liczebności (n_{opt}) a jest niższe przy zagęszczeniu zarówno małym jak i dużym (zasada Allego), to amplituda oscylacji może bądź maleć (rys. 2.9.3B) bądź rosnąć (rys. 2.9.3C). Jeśli drapieżniki są tak wydajne, że mogą rosnąć w liczbę przy zagęszczeniu ofiar poniżej n_{opt} , amplituda oscylacji będzie rosnąć, co musi prowadzić do wyniszczenia ofiar. Taki układ jest zatem niestabilny. Jeśli natomiast wzrost liczebności drapieżników może wystąpić jedynie przy zagęszczeniu ofiar przekraczającym n_{opt} , oscylacje będą gasnące, czyli układ będzie stabilny.

Rycina 2.9.3D przedstawia tzw. cykl graniczny: układ zmierza do oscylacji o stałej amplitudzie poprzez oscylacje gasnące lub rosnące, zależnie od warunków początkowych; granicą jest więc nie punkt równowagi, lecz cykl oscylacji. Cykl graniczny może być rozwiązaniem układów równań opisujących bardziej skomplikowane sytuacje ekologiczne, np. gdy istnieje pewna liczba kryjówek, w których ofiary są niedostępne dla drapieżnika.

Sposób zachowania się układu drapieżnik — ofiara jest istotny z ekologicznego punktu widzenia. Układy niestabilne nie mogą oczywiście utrzymać się w przyrodzie. Występują one często w doświadczeniach laboratoryjnych, a także przy pierwszym zetknięciu się obu populacji w wyniku introdukowania jednego z gatunków (przykłady tego zjawiska obserwowano np. w Australii). Proces ewolucyjny prowadzi prawdopodobnie do złagodzenia interakcji i stopniowej stabilizacji układu, jednak mechanizmy zachodzenia tych zmian nie są jeszcze w pełni poznane.

Oscylacje o stałej lub zmniejszającej się amplitudzie mogą również przyczynić się do wyginięcia jednej lub obu populacji. Zagęszczenie każdej z nich jest niskie w pewnych fazach cyklu; przy niskiej liczebności prawdopodobieństwo przypadkowego wyginięcia populacji jest szczególnie duże.

Rzeczywiste populacje żyją w zmieniającym się środowisku, przy czym wiele z tych zmian ma charakter losowy. Jeśli układ znajduje się nawet w stanie równowagi, zawsze będzie prędzej lub później z niego

wytracony. Będzie jednak do niego wracał w przypadkach przedstawionych na rycinie 2.9.3B i E. Ponowne osiągnięcie położenia równowagi nastąpi najszybciej, gdy oscylacje nie występują (ryc. 2.9.3E).

Znane są czteroletnie cykle zmian liczebności wilków, 9—11-letnie cykle zajęcy i rysy w tundrze Arktyki. Liczebność jastrzębi, sów śnieżnych i sów z gatunku *Bubo virginianus* jest silnie związana z liczebnością lemingów. Układ drapieżnik — ofiara badał eksperymentalnie Gause. Hodował on razem dwa gatunki orzęsków: *Didinium* (drapieżnik) i *Paramecium* (ofiara). Otrzymywał on oscylacje, które były jednak niestabilne, prawdopodobnie z powodu zbyt uproszczonego schematu eksperymentalnego i zbyt małej przestrzeni. Huffaker badał układ złożony z owoców pomarańczy, roztoczy zjadających pomarańcze i roztoczy drapieżnych. Układ ten był niestabilny; uzyskał on stabilność dopiero po takim skomplikowaniu przestrzeni, które wydłużyło odległości pomiędzy pomarańczami.

Przedstawione przykłady nie wyczerpują zagadnienia, inne można znaleźć w wielu podręcznikach ekologii.

PROPONOWANE ĆWICZENIA

Symulacja układu drapieżnik — ofiara

Symulację przeprowadzamy w pudełku, na którego dnie znajduje się pewna liczba równomiernie rozmieszczonych zagłębień (np. 112), ryc. 2.6.3. Linie wyrysowane na dnie pudełka łączą zagłębienia w pary. Białe kulki szklane symbolizują ofiary, kulki innego koloru, na przykład zielone — drapieżniki.

Na początku wrzucamy na przykład 60 kulek białych (ofiary) i na przykład 30 kulek zielonych (drapieżników) i pozwalamy rozmieścić się im losowo w pudełku. Następnie rozpatrujemy pary pól symulując zjadanie ofiar, zdychanie drapieżników z głodu i rozmnażanie zwierząt z obu grup według następujących reguł:

dwie kulki białe	ofiary nie rozmnażają się wskutek przegęszczenia	nic nie zmieniamy
jedna kulka biała	ofiara się rozmnaża	dokładamy jedną białą kulkę
jedna lub dwie zielone kulki	drapieżniki nie znalazły ofiar i giną z głodu	zabieramy zielone kulki
jedna kulka biała druga zielona	drapieżnik znalazł ofiarę, zjada ją i rozmnaża się	usuwamy kulkę białą, dokładamy zieloną

Następnie kulki rozmieszczamy ponownie losowo w pudełku przez potrząsanie i powtarzamy symulację rozmnażania, zdychania i zjadania. Taką symulację powtarzamy co najmniej kilkanaście razy, notując każdorazowo liczbę ofiar i drapieżników.

Na końcu doświadczenia przedstawiamy wynik graficznie na dwa sposoby: (1) liczebność obu populacji jako funkcja czasu oraz (2) zmiana położenia układu na płaszczyźnie fazowej (wyrysowujemy punkty, w których znajdował się układ, oraz strzałki łączące kolejne punkty: strzałki te symbolizują przejście układu z jednego stanu do drugiego). Należy przy tym zwrócić uwagę na następujące zagadnienia: (1) Jaki był wynik symulacji? (koegzystencja, wyginął jeden gatunek, wyginęły oba) (2) Czy wystąpiły oscylacje?

Jeśli tak, to:

(i) Jakiego typu? (gasnące, rosnące, stałe), (ii) Jaki był okres oscylacji? (iii) Jaka była amplituda oscylacji? (iv) Jak duże było przesunięcie w czasie faz oscylacji między drapieżnikiem a ofiarą?

(3) Jakie upraszczające założenia wynikają z ustalonych reguł symulacji? (4) Czy symulowany proces był deterministyczny czy stochastyczny (tj. uwzględniający możliwość losowych odchyleń)?

Symulacja systemów jest powszechnie stosowaną metodą w bardzo wielu dziedzinach nauki i techniki. Jest ona również często używana w badaniach ekologicznych. Symulację przeprowadza się jednak z reguły nie za pomocą układów fizycznych, jak w opisanym ćwiczeniu, lecz za pomocą maszyn cyfrowych. Umożliwia to badanie nawet bardzo skomplikowanych systemów.

LITERATURA CYTOWANA I UZUPEŁNIAJĄCA

1. Holling C.S., 1973: Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 4: 1—23.
2. MacArthur R., Connell J., 1971: *Ekologia populacji*. PWRiL, Warszawa.

3. Ekologia fizjologiczna

3.1. KALORYMETRIA EKOLOGICZNA

Andrzej GÓRECKI

Kalorymetr jest od dawna pospolitym narzędziem w pracowni fizyka, chemika, a także dietetyka i paszoznawcy. Kalorymetry znalazły także zastosowanie w wielu pracowniach przyrodniczych, w tym i ekologicznych.