

KAZIMIERZ TARDWID  
Zakład Biocenologii  
Instytutu Ekologii PAN  
Dziekanów Leśny k. Warszawy

Przejawy „oporności” populacji owadów na drapieżce jako czynnik inhibujący walkę biologiczną ze szkodnikami

Occurrence of “resistance” to predators in insect populations as a factor inhibiting biological control of pests

Literatura zagadnień wiążących się z efektywnością presji drapieżców (i tzw. pasożytniczych owadów) na szkodniki owadzie koncentruje się głównie na zagadnieniach obecności odpowiednich gatunków niszczyteli, ich liczebności i aktywności (por. Trojan 1975). Zagadnienia „oporności” populacji samych szkodników na oddziaływania drapieżców (i pasożytów) są mało znane, a i wśród tych zjawisk zainteresowania badaczy koncentrują się głównie na sprawach biologii osobniczej, przede wszystkim typu fizjologicznego.

Chciałbym zwrócić uwagę na aspekt tej sprawy polegający na ekologicznym uwarunkowaniu zjawisk „oporności” populacji ofiar na presję ich niszczyteli. Informacje, które mam zamiar dalej przedstawić będą opierać przede wszystkim na materiale z badań eksperymentalnych i obserwacji w terenie — własnych i częściowo niektórych współpracowników. W większości nie były one jeszcze publikowane.

Rozpocznę od propozycji rozważenia konsekwencji rozczłonkowania czasowo-przestrzennego niszy ekologicznej populacji. Zjawisko niedoceniane, poznane przede wszystkim u stałocieplnych. Można uzasadniać tezę, że *mutatis mutandis* — winno być uogólnione na ogół uorganizowanych populacji ekologicznych. Konsekwencje tego zjawiska dla ekologii drapieżnictwa analizowałem na następującym materiale, przeważnie eksperymentalnym: żaby brunatne w terenie, ślimak *Succinea putris* w terenie, pająk *Tetragnatha montana* w terenie oraz w izolatorach (praca magisterska E. Krzyżanowskiej 1975), patyczak *Dixipus morosus* na grzędzie, *Saltatoria* (Orthoptera) w terenie i w izolatorach, mucha domowa w izolatorach, muszka „bagienna” *Tricholauxania preusta* w terenie i w izolatorach, komary w terenie (praca magisterska E. Wegner 1975) i w izolatorze (Dąbrowska - Prot 1970).



Dane te dają się uogólnić za pomocą schematu (fig. 1). Godne uwagi są niektóre liczby ilustrujące wydolność takiego układu. W jednym z eksperymentów w terenie eksploatowano izolowaną populację ślimaka

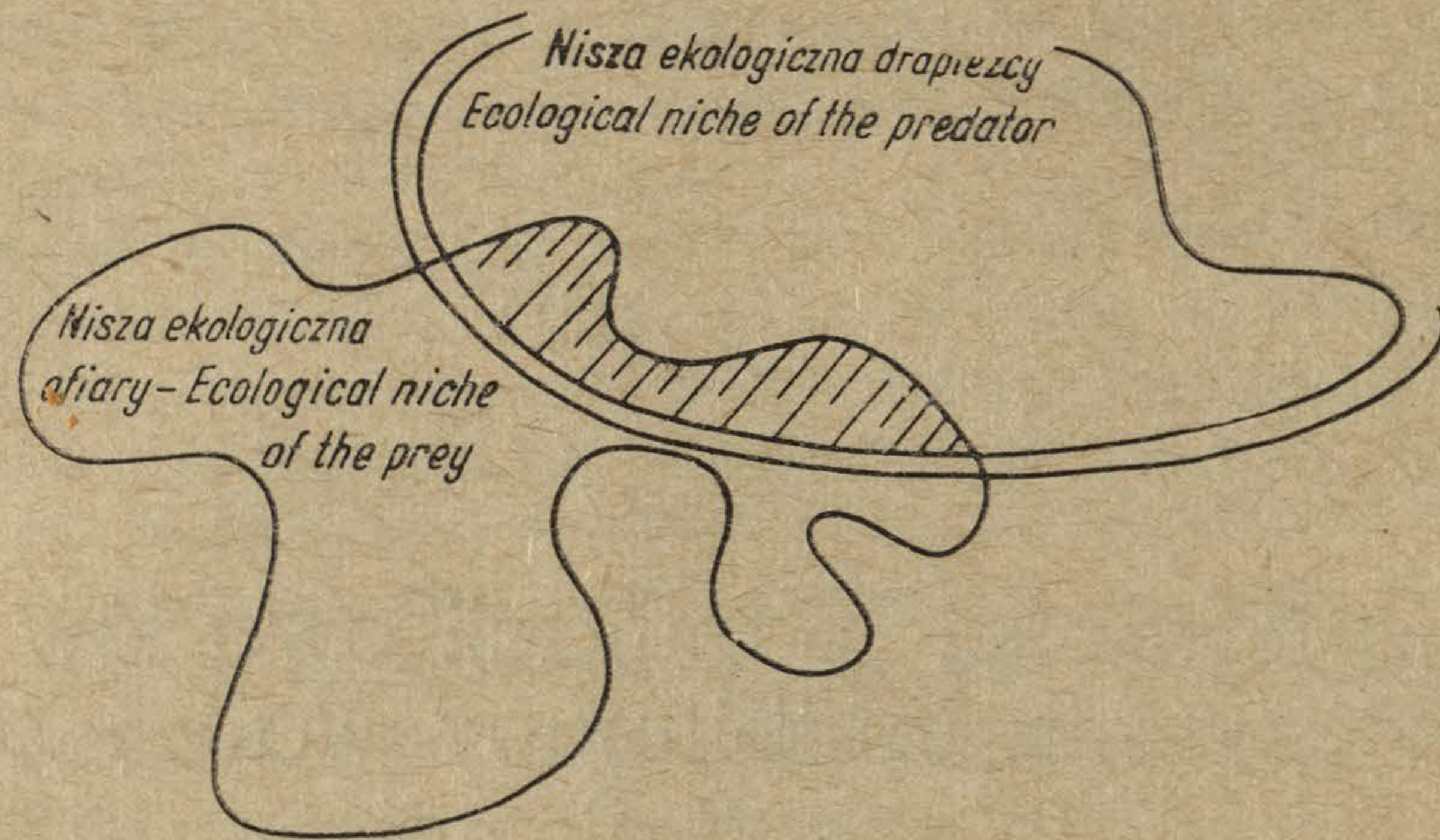


Fig. 1. Schemat stosunku rozczłonkowania niszy ekologicznej ofiary i drapieżcy  
Zakreskowano uchyłek niszy ekologicznej, gdzie ofiara jest dostępna dla drapieżcy

Diagram of the repartition of ecological niches between prey and predator  
The part of the ecological niche in which the prey is accessible to the predator is shaded

ka lądowego *Succinea putris*. Populacja składała się ze 130—170 osobników, z których około 16—20 było dostępnych dla zabiegów (były widoczne na roślinach — reszta była ukryta). Przy każdym przeglądzie zabierano 50% widzianych osobników. Trzeba było aż 15 powtórzeń (2 tygodnie) ciągłych zabiegów, by uzyskać wyraźne obniżenie liczby ślimaków na roślinach. W innym przypadku hodowano patyczaki na grzędzie (0,5 m × 12 m) trzykrotki. Przy obserwacji widziano 5%—20% rzeczywistego stanu liczbowego. Po wejściu na grzędę 2 dorosłych osobników żaby *Hyla arborea*, widoczność patyczaków spadła 6 razy i utrzymywała się na stałym poziomie. Przez 5 miesięcy żerowania żab nie zmieniła się ani liczba widocznych osobników ani ich skład wiekowy. Przy tym zasilanie populacji było bardzo słabe (1/10 stanu najmłodszych osobników raz w miesiącu).

W środowiskach niewystarczająco zróżnicowanych lub obcych gatunkowi nie występowało zjawisko utrzymywania mimo eksploatacji określonej puli widocznej części populacji, lub jeżeli ujawniało się, to w postaci szczątkowej. Dotyczyło to przykładowo następujących sytuacji: za małe izolatory, muchy domowe w eksperymentach w lesie, szarańczaki polne również w eksperymentach w lesie. Likwidująca lub intensywna redukcja liczebności ofiar może zachodzić tylko albo w braku zróżnicowania niszy ekologicznej, albo też przy niedostatecznym jej wykształceniu. Populacje ofiar reagowały zatem różnorodnymi formami zróżnicowania swych niszy ekologicznych (niekoniecznie w aspekcie przestrzennym) w sytuacjach eksperymentalnych. Do sytuacji prowokujących do reakcji tego rodzaju zaliczał się w eksperymentach również nacisk drapieżcy. Populacja muszki *Tricholauxania* w obecności populacji pająka sieciowego *Tetragnatha montana*, jeżeli nie została wytrzebiona w ciągu 2—3 dni, różnicowała się na grupę osobników skupionych na małej przestrzeni i mało ruchliwych oraz na grupę osobników rozproszonych, bardziej ruchliwych. Podobną reakcję moż-



na było uzyskać również w obecności pająka biegającego *Dolomedes fimbriatus*.

Populacja *Saltatoria* (*Orthoptera*) w obecności żab brunatnych w izolatorze różnicowała się na grupę osobników przebywających w trawie i grupę osobników na dachu izolatora (tu w badaniu nie została wykluczona ewentualność indywidualnego uczenia się i ucieczki). Grupa dużych pajaków biegających *Dolomedes fimbriatus* umieszczona w dużym izolatorze razem z grupą krzyżaków *Araneus*, jeżeli znajdzie się w sytuacji przewagi tych ostatnich, tworzy skupienie.

W modelach matematycznych działania drapieżcy przyjmuje się najczęściej zasadę losowych spotkań osobników ofiar i drapieżców jako podstawę dalszych rozważań. W rzeczywistości, nie zawsze jest to tak proste. Obok połowu ofiar — losowo, na zasadzie spotkań, drapieżca w odpowiednich warunkach działa likwidując „porcje” (np. spożywa porcję potrzebną do nasycenia), może działać również wyniszczająco (likwidując wszystkie dostępne w danych warunkach osobniki). Wbrew temu co się często sądzi, ta czy inna forma działania drapieżcy nie jest determinowana wyłącznie właściwościami gatunku drapieżcy. Istotny wpływ ma tu organizacja populacji ofiar. Znanym przykładem tego stanu rzeczy jest populacja narybku żyjącego w litoralu jezior. Ich drapieżcą, występującym w tym środowisku, jest szczupak. Narybek w tym okresie żyje stadnie. Szczupak wyłapuje rybki „porcjowo” odpowiednio do liczby przepływających przed nim stad (zatem nie według zasady nasycenia). Gdyby rybki pływały w rozproszeniu straty populacji kształtowałyby się na zasadach losowych i byłyby proporcjonalne do liczebności populacji (a nie liczby stad!). Straty byłyby duże. Stada większości gatunków rozpraszają się, gdy rybki przechodzą do innych środowisk. Straty „porcjowe” są niekorzystne z kolei dla populacji mniej licznych.

We wspomnianych już doświadczeniach z muszką *Tricholauxania*, drapieżca likwidował grupę rozproszoną na zasadzie  $\pm$  losowych spotkań. Losy grupy skupionej kształtowały się inaczej, w zasadzie korzystniej dla sprawy przetrwania. Ale jeżeli w środowisku były larwy drapieżnych pluskwiaków (*Nabidae*), to powstawała szansa sytuacji pułapkowej: dotarcia do skupienia ofiar drugiego drapieżcy i likwidacji grupy skupionej prawie w całości. Warto tu jeszcze przytoczyć bardzo instruktywny przykład działania populacji na krzywe wymierania jej przedstawicieli. Przykład dotyczy analizy dobrze kontrolowanej przez obserwatorów, izolowanej (wyspa!) wolno żyjącej populacji nornicy (*Clethrionomys* sp.). Przytaczam go mimo, że nie jest oparty o materiał owadów. Czynię to ze względu na dobrą technikę badawczą zastosowaną w tym przypadku. A chodzi o ilustrację ogólno-ekologiczną zjawiska. W udostępnionym mi przed laty przez dr. M. Mazurkiewicz (Instytut Ekologii PAN) materiale wyróżniono 6 grup młodzieży nornicy pojawiającej się kolejno w sezonie (6 tzw. „kohort”). Grupy wiosenne podlegają redukcji typu losowego. Pewna liczba młodych przeżywa do momentu dojrzałości i ma szansę założyć rodzinę. W połowie lata, po uzyskaniu pewnego poziomu zagęszczenia, redukcja następnych kohort staje się zagęszczeniозależna. Mówiąc obrazowo: populacja niejako wysyła na śmierć nadmiar młodzieży. Sytuacja zaostrza się w miarę wzrostu zagęszczenia.

Pozostaje do omówienia jeszcze jedna szczególna postać „oporności” populacji ofiar na drapieżce. Populacja potencjalnych ofiar w



obecności populacji drapieżcy może przestawić się na układ lepiej zabezpieczony przed skutkami jego presji. Znajduje to swój wyraz w zmianach albo rozmieszczenia, albo zachowania się. Przyczyną podstawową jest obecność populacji drapieżców. Przyczyna bezpośrednia zmian może mieć dwa różne źródła: może to być tylko reakcja osobnicza — uczenie się rozpoznawania obecności drapieżcy, albo może to być przebudowa ekologicznego układu populacyjnego; przebudowa ta również, ale już wtórnie, spowoduje zmiany zachowania się (jak w opisanych skupieniach *Tricholauxania*). Różnica między reakcją osobniczą a reakcją poprzez układ populacyjny jest dla nas istotna. Układ ekologiczny jest bardziej labilny i można szukać sposobów praktycznego oddziaływania nań. Zasadniczy model, który tu zaprezentuję, opiera się na eksperymentach przeprowadzonych z parokrotnie już wspomnianą muszką *Tricholauxania* i dwoma gatunkami pajaków: sieciowym — *Tetragnatha montana* i biegającym — *Dolomedes fimbriatus*. Typowy przebieg eksperymentu był następujący: Do dużego izolatora zasiedlonego przez grupę pajaków *Tetragnatha montana* wprowadzono partię much *Tricholauxania*. Efekt był różny. Albo obserwowano szybką redukcję liczby much do zera, albo też redukcja w jakimś momencie uległa zatrzymaniu i dalsze straty wśród *Tricholauxania* stały się nikłe. Wtedy populacja much w izolatorze trwała już bardzo długo, niekiedy do jesieni. Schemat przebiegu zjawiska ilustruje figura 2.

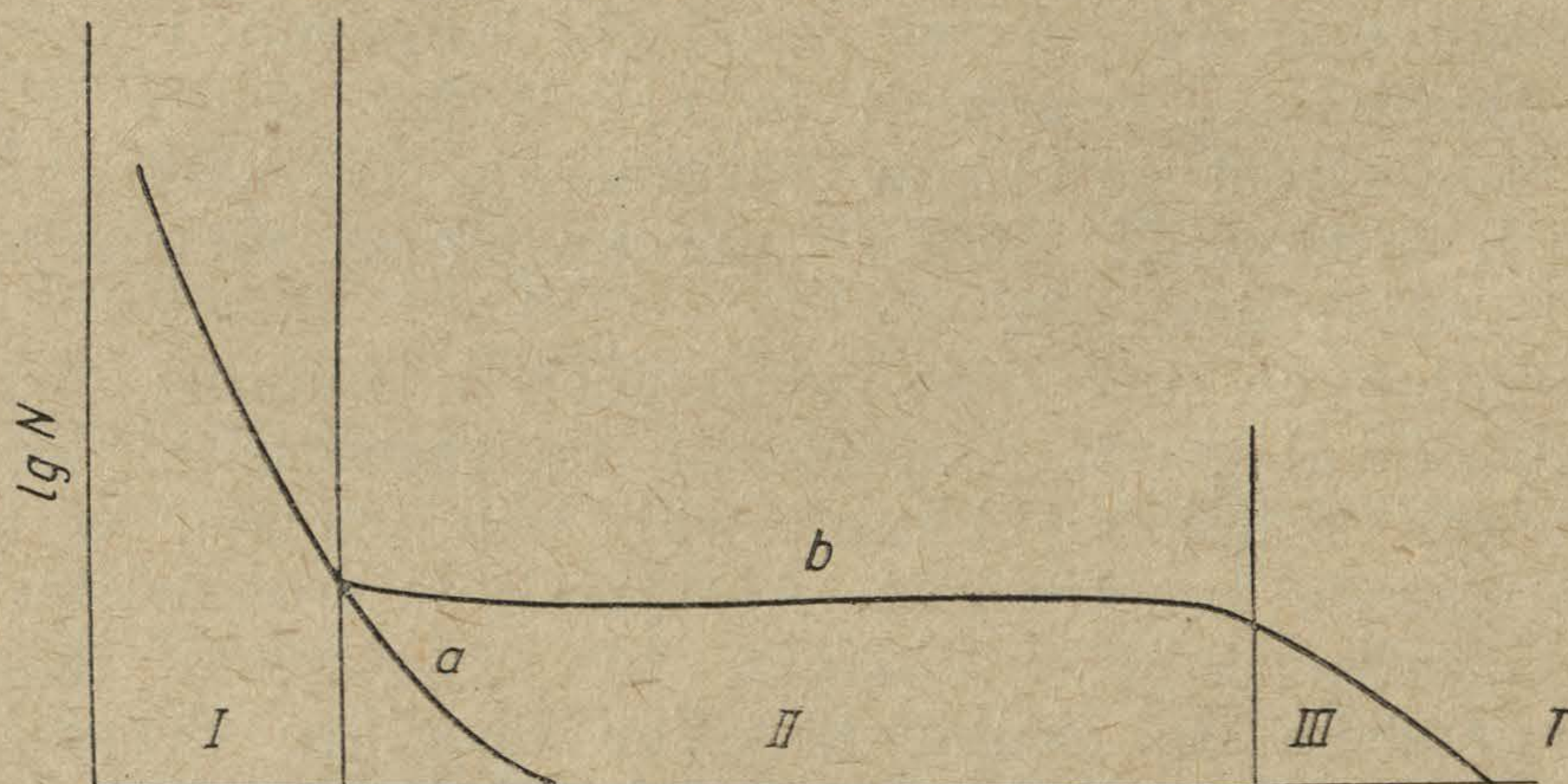


Fig. 2. Schemat przebiegu zjawiska oporności *Tricholauxania preusta* Meig. na drapieżnictwo *Tetragnatha montana* Say

*a* — redukcja losowa, *b* — wstrzymanie redukcji; I — okres redukcji ofiar, II — okres alternatywnej reakcji układu według krzywej *a* lub krzywej *b*, III — okres wymierania ofiar z przyczyn demograficznych; *N* — liczba osobników w izolatorze, *T* — czas życia pokolenia

Diagram of the path of resistance of *Tricholauxania preusta* Meig. to the predatory activities of *Tetragnatha montana* Say

*a* — random reduction, *b* — stopped reduction; I — period of reduction of prey, II — period of alternative response of the system according to curve *a* or curve *b*, III — period during which prey die from demographic causes; *N* — number of individuals in an isolator, *T* — lifetime of one generation

Okres zaznaczony na wykresie jako II jest w pewnym sensie zagadkowy. Następuje zróżnicowanie populacji na grupę skupionych i grupę wolno latających much. Przeważnie następuje bardzo szybko likwidacja tych ostatnich. Gdy część skupienia realizuje zachowanie ilustrowane krzywą typu *b*, bezpośrednia obserwacja informuje często o swobodnym lataniu muszek dookoła sieci. Eksperymenty przeprowadzone na materiale z okresu ilustrowanego krzywą typu *b* wskazują, że nie



jest to proste „uczenie się” osobników ofiar o lokalizacji sieci lub indywidualne nabywanie umiejętności omijania sieci. Bowiern wpuszczenie nowej, dużej porcji much do izolatora burzy cały porządek. Następuje szybka likwidacja obu grup muszek w izolatorze — i dawnych mieszkank, i nowo wpuszczonych. Inaczej rzecz się ma przy wpuszczeniu małych ilości much, poniżej 50% much „współżyjących” z pajakami, na przykład dodanie 7 much do układu 16 osobników. Występuje wtedy krótkotrwały okres redukcji, mniej więcej wyrównującej się do poprzedniej liczebności (T a r w i d 1976b).

Interpretacja tych eksperymentów nie jest prosta. Można sformułować jedynie następującą opinię: W jakimś procencie przypadków proces pełnej redukcji ofiar ulega zahamowaniu i tworzy się mniej więcej ustabilizowany układ dwóch populacji — drapieżcy i potencjalnej ofiary żyjących obok siebie. Dane z tych eksperymentów uważam za ważne dla sprawy podjęcia poszukiwań badawczych nad tworzeniem się układów nie poddających się naciskom drapieżców na populacje owadów, zarówno w układach naturalnych jak i sztucznych. Należy to uzupełnić jeszcze dodatkowymi obserwacjami. Typowy efekt wyżej omówiony uzyskiwano w dużych izolatorach (3 m<sup>3</sup> i powyżej) z naturalnym leśnym podłożem. W małych izolatorach (75 cm<sup>3</sup>) uzyskanie odpowiedniego efektu udawało się tylko po odpowiednim skomplikowaniu wewnętrznej zabudowy (bukiety roślin). Nie uzyskiwano także pozytywnych wyników, gdy populacja ofiar była obca w danym terenie, np. mucha domowa w lesie, szarańczaki łąkowe w lesie. Zaburzenie struktury układu niweczyło całą „oporność” populacji. Podobnie u komarów obserwowano liczne chwytanie się ich w sieci wyspecjalizowanych pajaków wtedy, gdy w „bezlądzie” (na oko obserwatora) zajmowały wilgotne schronienia przy gwałtownym spadku wilgotności powietrza na otwartych przestrzeniach w pogodne ranki. Komary wpuszczone do izolatora początkowo licznie wpadają do sieci. Później wpadanie do sieci ustala się na niższym poziomie, odpowiednio do udziału grupy komarów osłabionych (chorych?) (T a r w i d 1976a). Obserwuje się intensywniejsze latanie zdrowych komarów (D a b r o w s k a - P r o t 1970). Być może wolno tu przyporządkować również informacje o licznych wpadaniu do pajęczych sieci owadów rojących się po wylęgach (por. np. K a j a k 1965). W terenie nastawionym na to obserwacje bezpośrednie wykrywają liczne przykłady trwania populacji przez czas jakiś bez widocznej redukcji, z gwałtowną, skokową redukcją w jakimś momencie. Część z tych obserwacji dostarczyła danych dopuszczających interpretację: po naruszeniu stanu populacji (jej organizacji) następowała wzmożona lub nawet gwałtowna redukcja liczebności: *Tricholauxania* w terenie, *Tetragnatha* w terenie (E. Krzyżanowska 1975 praca magisterska), komary (E. Wegner 1975 praca magisterska), a nawet bielinki. Szczególnie interesujące mogłyby być dane dotyczące braku larw borecznika w okresie przedgradacyjnym w pokarmie niesionym przez mrówki, *Formica rufa* L. (complex), mimo penetrowania przez nie drzew zasiedlonych przez „gniazda” tych larw. Były one natomiast licznie chwytane przez mrówki w czasie (indywidualnych?) wędrówek przy schodzeniu do przepoczwarzania się (dane zebrane przez obóz naukowy studentów UW 1972, jako materiały do oceny sytuacji ekologicznej remiz śródleśnych).



## Piśmiennictwo

- Dąbrowska-Prot E. 1970 — Influence of spiders on the behaviour of mosquito populations — *Ekol. pol.* 18: 531—537.
- 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.
- Tarwid K. 1976a — Dependence of predator activity on the status of the prey population on the example of mosquitoes and two spider species — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II* 24.
- Tarwid K. 1976b — Alternative resistance of the fly *Tricholauxania preusta* Meig. to predation by the spider *Tetragnatha montana* Say — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II* 24.
- Trojan P. 1975 — *Ekologia ogólna* — PWN Warszawa, 419pp.

## Summary

The author suggests that the possibility of the elimination of ecological processes and situations creating conditions for "resistance" of the pest population to the pressure of destructive factors should be taken into account in the studies on biological control of pests. Three kinds of processes controlled by the organization of the pest population are presented:

1. Change in the model of reduction of prey populations in the presence of predators. Such changes tend to reduce frequency of contacts between individuals of the prey and individuals of the predator.

2. Processes (little known at present) of the formation by the prey populations of system which limit to a considerable degree, or even block, the action of predators reducing such a population (Fig. 2). When the system is broken up, the process is stopped and the prey population is exposed to a situation in which its fate depends only on the random chances of encounter with the predator.

3. Partial overlapping of the ecological niches of pest and predator (parasite) (Fig. 1). Flexible response of prey population creating such situations in experiments provide an inducement to continue the studies on this phenomenon.