

JOANNA GLIWICZ¹, Z. MACIEJ GLIWICZ²

¹*Muzeum i Instytut Zoologii PAN
Wilcza 64, 00-679 Warszawa*

²*Zakład Hydrobiologii UW
Banacha 2, 02-097 Warszawa*

*E-mail: gliwicz@miiz.waw.pl
gliwicz@hydro.biol.uw.edu.pl*

KONKURENCJA O ZASOBY I DRAPIEŻNICTWO JAKO CZYNNIKI DOBORU

WSTĘP

Tytuł i podtytuły tego artykułu abstrahują, celowo, od analogicznych relacji, jakie z roślinożercą i swymi zasobami ma roślina i inne autotrofy. Choć analogiczne, to jednak relacje te mają z kilku powodów cechy odmienne od tych, jakie przedstawiamy w tym artykule dla relacji pomiędzy zwierzętami. Odmienne są przede wszystkim strategie obronne. Różnią się też relacje z zasobami. Po pierwsze, zasobami roślin nie są przecież organizmy zawierające wszystkie elementy niezbędne dla zaspokojenia potrzeb pokarmowych i

energetycznych, lecz energia promieniowania słonecznego, po którą sięgać należy ku górze (w lesie ponad korony konkurentów, a w słupie wody ku warstwie eufotycznej), oraz zasoby soli mineralnych, po które sięgać należy w dół (w głąb gleby poprzez nakłady na morfologię korzeni, lub w głąb wody, tracąc dostęp do światła). Po drugie, zasoby nie uciekają, ani w behawioralnym ani ewolucyjnym znaczeniu tego słowa: raz zdobyte adaptacje podnoszące efektywność ich pozyskiwania pozostają aktualne.

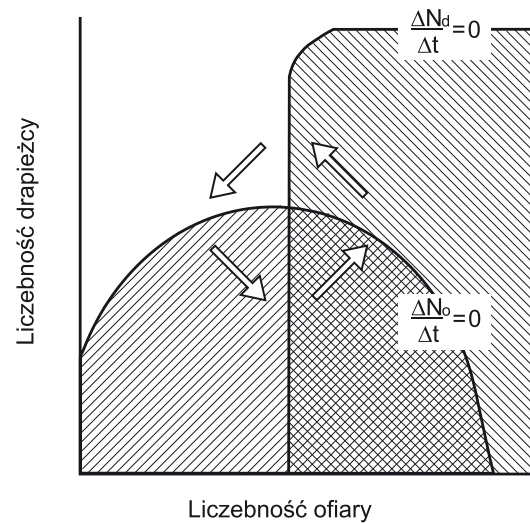
EWOLUCJA RELACJI DRAPIEŻCA-OFIARA

Dostosowanie osobnika wynika z jego umiejętności najbardziej optymalnego pogodzenia ze sobą dwóch kolidujących ze sobą konieczności. Po pierwsze, konieczności uniknięcia niebezpieczeństwa śmierci, przynajmniej do chwili wydania na świat swego potomstwa. Po drugie, konieczności maksymalizacji ilości zdobytych zasobów pokarmowych dla zwiększenia tempa wzrostu oraz liczby i kondycji potomstwa. Za każdą z tych dwóch konieczności kryje się oczywisty czynnik darwinowskiego doboru osobniczego. Że było to oczywiste dla Karola Darwina, wynika z jego ulubionego przykładu mechanizmu działania doboru, w którym główną siłą sprawczą (czynnikiem doboru) staje się konieczność doskonalenia umiejętności ło-

wieckich u wilka oraz konieczność doskonalenia obrony przed tym drapieżcą u jelenia (DARWIN 1859/2009, Rozdział IV). Wiadomo, że umiejętności te demonstrowane są niekiedy przed wybranym do rozrodu partnerem, czego przykładem mogą być prezentowane w czasie godów długie ogony, które na co dzień utrudniają ucieczkę przed drapieżcą (hipoteza handicapu) oraz zjawisko „ślubnych podarunków pokarmowych” przy kopulacji (zjawisko nuptial feeding). Konkurencja o zasoby pokarmu oraz drapieżnictwo wydają się zatem nie tylko głównymi czynnikami doboru indywidualnego, ale również modyfikatorami działania doboru płciowego (patrz artykuł RADWAŃA *Dobór płciowy* w tym zeszycie KOSMOSU).

Dostosowanie osobnika, mierzone jako jego współczynnik reprodukcji netto R , jest w rzeczywistości iloczynem tempa jego reprodukcji B i prawdopodobieństwem jego przeżycia P (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* i KOZŁOWSKIEGO *Ewolucja strategii życiowych* w tym zeszycie KOSMOSU). Jest zatem iloczynem wartości determinowanej poprzez umiejętność zdobywania zasobów pokarmowych, niezbędnych dla wzrostu i produkcji potomstwa (B), i wartości zależnej od umiejętności unikania niebezpieczeństwa przedwczesnej śmierci (P). O ile w aspekcie populacyjnym wartości te stają się dla populacji o zagęszczeniu N w pełni porównywalne, jako tempo wzrostu zagęszczenia ($rN = bN - dN$), tempo rozrodu (ang. birth rate, bN) i tempo umierania (ang. death rate dN), i mogą być mierzone w tych samych jednostkach (osobnikach rekrutowanych lub eliminowanych w jednostce czasu), a wobec tego odejmowane od siebie jako liczby całkowite ($rN = bN - dN$), o tyle w odniesieniu do osobnika wymagają posłużenia się prawdopodobieństwem, jako swego rodzaju „walutą umowną” (WERNER i GILLIAM 1984). Nie zacierają to jednak ewidentnej różnicy utrudniającej kalkulację kosztów ponoszonych na obronę przed drapieżcą. Po stronie rozrodczości koszty te ocenić można jako zmniejszoną o 0–100% rację pokarmową i zredukowane tempo wzrostu osobnika, po stronie śmiertelności jednak osobnik jest niepodzielny i zysk wyliczyć można jedynie jako zmniejszone o pewien procent (0–100%) prawdopodobieństwo jego śmierci.

O ile królik w ucieczce przed lisem biegnie po swoje życie, lis goni jedynie swoją kolację. Ten aforyzm DAWKINSA i KREBSA (1979) nie tylko tę asymetrię podkreśla, ale wskazuje również na różnice pomiędzy twardością doboru, gdy jego siłą sprawczą (czynnikiem doboru) jest zagrożenie ze strony drapieżcy (i perspektywa śmierci), i kiedy jest nią niedobór zasobów (i perspektywa niedożywienia, spowolnionego wzrostu oraz zredukowanej reprodukcji). Konsekwencją przegranej wyścigu jest w każdym przypadku zredukowane dostosowanie. Jednak, gdy u królika jest to redukcja ostateczna, stuprocentowa, do zera, to u lisa jest to redukcja częściowa, zapewne nie większa od kilku procent, i do tego z możliwością kompensacji dzisiejszego niepowodzenia łowieckiego zwiększoną obfitością jutrzejszej kolacji. Nawet kilkudniowe niepowodzenia myśliwskie nie zamykają możliwości sukcesów łowieckich w przyszło-



Ryc. 1. Oscylacje zagęszczenia populacji drapieżcy i populacji jego ofiary, którym towarzyszą zmiany natężenia siły selekcyjnej konkurencji o zasoby i siły selekcyjnej drapieżnictwa, według równań Lotki i Volterry i modelu ROSENZWEIGA i MACARTHURA (1963).

Izoklina zerowego tempa wzrostu zagęszczenia populacji ofiary ($\Delta N_p/\Delta t = 0$) i populacji drapieżcy ($\Delta N_d/\Delta t = 0$) dzieli dla każdej populacji pole na obszar wzrostu ($\Delta N/\Delta t > 0$) i obszar spadku ($\Delta N/\Delta t < 0$) zagęszczenia. W teoretycznym stanie równowagi zagęszczenie obu gatunków (pokazane na osi poziomej dla ofiary i pionowej dla drapieżcy) znajduje się w punkcie wyznaczonym przez przecięcie się obu izoklin. Stan ten jest jednak stale zaburzany, albo poprzez doskonalenie się mechanizmów obrony w populacji ofiary, co powoduje przesuwanie izokliny drapieżcy w prawo (drapieżca może się nasycić przy coraz wyższym zagęszczeniu ofiary), albo poprzez doskonalenie się sprawności łowieckiej w populacji drapieżcy, co powoduje przesuwanie izokliny drapieżcy w lewo (drapieżca może zaspokoić swój głód przy coraz niższym poziomie zagęszczenia ofiary). Zmiana zagęszczenia każdego z gatunków jest oczywiście odpowiedzią numeryczną wynikająca ze zmieniającej się rozrodczości i śmiertelności w każdej z populacji, co interesujące jest raczej dla ekologów. Zmianie tej towarzyszy jednak zmiana natężenia sił selekcji, co wskazuje na silną zagęszczeniową zależność każdego z obu analizowanych czynników doboru: konkurencji o zasoby i drapieżnictwa.

ści, szczególnie wtedy, gdy istnieje szansa na poprawę warunków pokarmowych wraz ze wzrostem zasobów w środowisku (wzrost liczebności królików wskutek zwiększającej

się skuteczności ich ucieczki przed drapieżcą przynajmniej do czasu, gdy poprawi się szybkość u lisa). Tak więc, choć strata może być rekompensowana w przyszłości, to jednak powtarzające się niepowodzenia łowieckie mogą przyczynić się do obniżenia sukcesu reprodukcyjnego poprzez spadek atrakcyjności w rywalizacji o partnera, lub wskutek zmniejszenia dostosowania niedożywionego potomstwa, jeśli takowe już czeka na powrót rodziców z wyprawy łowieckiej.

Interakcje pomiędzy drapieżcą i ofiarą oraz wzajemne współzależności pomiędzy liczebnością populacji ofiary i liczebnością populacji drapieżcy stały się dzięki modelom graficznym dobrą ilustracją nieustającej gry ewolucyjnej, w której zmienna siła konku-

rencji o zasoby pokarmowe i zmienna presja drapieżcy stają się czynnikami doboru doskonałymi cechy drapieżcy, gdy spada liczebność ofiary, i cechy ofiary, gdy zwiększa się liczebność drapieżcy (Ryc. 1). Wynikające z tego, przesunięte w czasie względem siebie fluktuacje liczebności obu populacji, są przede wszystkim ekologicznym dopełnieniem, ale też i warunkiem koniecznym do tego, by kontynuowała się okresowa zmiana średniego fenotypu w każdej z obu populacji. Zmiana ta może być oczywiście ograniczona do zmian normy reakcji w obrębie plastycznego genotypu, ale przynajmniej częściowo wynika zapewne ze zmiany frekwencji różnych genotypów w populacji drapieżcy i w populacji ofiary.

KONKURENCJA I DRAPIEŻNICTWO A INNE CZYNNIKI DOBORU

Role czynnika doboru indywidualnego może pełnić jedynie ten czynnik, który selektywnie wpływa na prawdopodobieństwo śmierci lub sukces reprodukcyjny osobnika. Najsilniej wobec tego selektywnie działać mogą konkurencja o zasoby pokarmu, której wynik decyduje o tempie wzrostu i reprodukcji, oraz drapieżnictwo, którego wynik zadecyduje o tym, jakie osobniki pozostaną przy życiu. Wydaje się, że wszystkie inne czynniki biotyczne, takie jak pasożytnictwo i zależności mutualistyczne, działają słabiej. Są też niewątpliwie mniej uniwersalne niż drapieżnictwo i konkurencja o zasoby. Pasożytnictwo jest ponadto czynnikiem, który na dostosowanie osobnika działa często pośrednio, albo poprzez obniżenie jego sprawności konkurencyjnej i obniżenie potencjału reprodukcyjnego, albo też poprzez zmuszanie do podejmowania większego ryzyka przy zdobywaniu zasobów, gdy ostateczną przyczyną śmierci staje się drapieżca. Wynika to przede wszystkim z konieczności inwestowania w walkę immunologiczną z pasożytem, tym bardziej kosztowną im bardziej pasożyt jest dla żywiciela wirulentny (patrz artykuł RADWANA *Dobór płciowy* w tym zeszycie KOSMOSU).

Czynniki abiotyczne działają na osobniki najczęściej nieselektywnie, losowo, choć mogą być istotne jako modyfikatory siły nacisku biotycznych czynników doboru. Bezpośrednią przyczyną śmierci zamarzającej sarny może stać się złamana w głębokim śniegu noga, zjawisko czysto losowe (jeśli przyjąć, że jej nogi nie były szczególnie łamliwe), ale ultymatywnej przyczyny tej śmierci poszuki-

wać należy raczej w konieczności bezzwłocznego zaspokojenia głodu. Konieczność taka może być zróżnicowana w stadzie saren w zależności od wieku i wielkości osobnika oraz jego kondycji wynikającej z indywidualnej zdolności do zdobywania pokarmu przed nadejściem mroźnej i śnieżnej zimy.

Czynniki abiotyczne mogą być nie tylko modyfikatorami siły nacisku biotycznych czynników doboru, ale również ważnymi czynnikami bezpośrednimi (ang. proximate), które sterują zmianami morfologii, historii życia i zachowań w taki sposób, by zmiany te były adaptatywne, tzn. by zapewniły największe szanse przeżycia oraz najszybszy wzrost i najwyższą reprodukcję (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Poziomu doboru, adaptacje* w tym zeszycie KOSMOSU). U gęsi kanadyjskiej czynnikiem bezpośrednio sterującym rozpoczęciem rozrodu może być długość dnia, gdy ultymatywnym jest obrona przed drapieżcą poprzez optymalizację czasu złożenia jaj. Trzeba to zrobić wtedy, gdy robią to inni, co zapewnia zmniejszenie niebezpieczeństwa ze strony drapieżców gniazdowych.

U *Daphnia* czynnikiem proksymalnym może być obniżające się wraz z głębokością natężenie światła, podczas gdy czynnikiem ultymatywnym jest obrona przed niebezpieczeństwem ze strony posługujących się wzrokiem ryb planktonożernych. Dobbowe migracje tych planktonowych roślinożerców, pomiędzy ciemnym głębinowym refugium a zasobnymi w pokarm ciepłymi warstwami pod powierzchnią wody, umożliwiają obronę przed drapieżnikami poprzez unikanie wyso-

kiego natężenia światła oraz maksymalizację racji pokarmowej, podczas żerowania w bogatych w pokarm warstwach powierzchniowych nocą.

Niekiedy wydaje się nam, że jednak niektóre czynniki abiotyczne działają nie mniej selektywnie niż czynniki biotyczne. Takim czynnikiem jest temperatura, a jej znaczenie dla dostosowania osobnika wydaje się niewątpliwe, szczególnie u organizmów zmienneocieplnych, które w wyższej temperaturze rosną i rozradzają się przecież szybciej niż w niższej. Zwierzęta planktonowe, takie jak *Daphnia*, powracają pod osłoną ciemności nocy do góry ku powierzchniowym warstwom wody nie tylko po to by żerować w wyższej koncentracji zasobów, ale również po to, by w tym czasie urosnąć szybciej niż ich siostry pozostające w tym czasie w chłodniejszych o 10°C głębinach (DE MEESTER i współaut. 1999). Temperatura działa tu jednak nie jako czynnik doboru, którym jest z jednej strony drapieżnictwo zredukowane przez ciemności (ryby planktonożerne posługują się wzrokiem), a z drugiej, konkurencja o zasoby pokarmu bogatsze bliżej powierzchni. Temperatura działa tu jedynie jako czynnik dodatkowo zwiększający tempo wzrostu ciała wskutek przyspieszenia procesów asymilacji pokarmu w wyższej temperaturze wody.

Temperatura i inne abiotyczne czynniki środowiska, takie jak odczyn wody, zasolenie, wilgotność, czy grubość pokrywy śnieżnej, nie są więc ani obojętne ani nieważne dla procesów doboru, ale ich oddziaływanie na proces doboru realizują się ostatecznie poprzez zmianę konkurencyjnych zdolności osobnika do zdobywania zasobów pokarmu i unikania niebezpieczeństwa ze strony selektywnej i zagęszczeniowej presji ze strony drapieżców. W nowych, zasobnych w pokarm środowiskach, o niskim odczynie wód

glebowych, największe szanse budowania licznych populacji będą miały genotypy o wysokiej tolerancji na niskie pH nie dlatego, że „lubią” gleby kwaśne, ale dlatego, że potrafią zdobyć w tych warunkach więcej zasobów niż inne, lub lepiej chronić się w tych warunkach przed niebezpieczeństwem. Nie pH środowiska, lecz konkurencja o zasoby lub/i umiejętność unikania niebezpieczeństwa działać będzie tam jako rzeczywisty czynnik doboru indywidualnego, choć oczywiście doprowadzi to do powstania lub zwiększenia częstości genotypów o wysokiej tolerancji na zakwaszenie.

Podobne rozumowanie przeprowadzić można w stosunku do innych niż pokarm zasobów środowiska, takich jak przestrzeń niezbędna do życia, w tym również odpowiednie miejsce do rozrodu i wyprowadzenia potomstwa. Jednak w rzeczywistości są to tylko rekwizyty umożliwiające zdobywanie zasobów pokarmowych i zwiększające bezpieczeństwo wobec drapieżcy. Ani larwa słodkowodnej racicznicy, ani młodociane stadia morskich pąkli nie będą w stanie zdobyć pożywienia i zbudować potężnej muszli czy pancerza zapewniającego względne bezpieczeństwo dopóki nie znajdą miejsca na twardym podłożu. Roślinożercy środowisk lądowych rzadko monopolizują przestrzeń zawierającą zasoby pokarmowe, bo przez większość czasu żyją w nadmiarze pokarmu, a lokalizację i wielkość arealu bardziej uzależniają od obecności kryjówek oraz miejsc do hibernacji i reprodukcji, czyli wszystkiego, co zapewnia im i ich rodzinom ochronę przed drapieżcą. Natomiast drapieżniki (w tym większość ptaków karmiących pisklęta pokarmem zwierzęcym) aktywnie konkurują o rewiry łowieckie i terytoria gniazdowe, ale *de facto* jest to konkurencja o zasoby pokarmowe i bezpieczeństwo młodych.

KONKURENCJA O ZASOBY POKARMOWE

Sprawność i siła konkurencyjna każdego osobnika w populacji zależy zazwyczaj od jego wieku. Osobniki młodsze są nie tylko mniej doświadczone, ale również mechanicznie mniej sprawne w zdobywaniu zasobów, ze względu na nie w pełni jeszcze ukształtowane struktury narządów służących do odnajdywania i chwytania lub odławiania pokarmu, na przykład aparatu gębowego, kosa filtracyjnego, czy pajęczyny, i dopiero po długotrwałych procesach uczenia się będą

w stanie skutecznie konkurować o zasoby ze starszymi. Na tę zmienność wynikającą z różnorodności wieku nakłada się oczywiście szeroka norma reakcji (zmienność fenotypowa) i zmienność genotypu. Ta druga jest materiałem wyjściowym dla działania typowego doboru cech ilościowych (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU). Podlegają mu oczywiście wszystkie struktury morfologiczne zaangażowane w proces zdobywania zasobów i ich asymilacji,

zarówno grubość dzioba zięby Darwina, masa mięśnia obsługującego żuchwę rysia zaciskającą się na gardle sarny, czy długość trąbki-ssawki motyla, jak też szerokość szczelin pomiędzy szczecinkami aparatu filtracyjnego *Daphnia*, które determinują dolną granicę wielkości odfiltrowywanych z wody cząstek zawiesiny pokarmowej. Takiemu doborowi cech ilościowych podlega też wielkość ciała, na przykład wielkość wykluwającej się z jaja *Daphnia*, czy też wielkość tej samej *Daphnia* o kilka dni później, w chwili składania do komory lęgowej pierwszej kładki jaj. To od tej wielkości zależy zarówno wydajność filtracji i siła konkurencyjna osobnika, jak też podatność osobnika na wysoce selektywną presję drapieżnictwa ryb planktonożernych.

Sprawniejszymi konkurentami o zasoby pokarmu bywają zazwyczaj osobniki o większych wymiarach ciała, które są w stanie zdobyć dość pożywienia na pokrycie swych potrzeb energetycznych, przy niższej zasobności pokarmowej środowiska, niż osobniki o mniejszych wymiarach. Są one w stanie rosnąć i przystępować do rozrodu, gdy zasobność pokarmowa choć trochę przewyższa wartość progową, przy której tempo asymilacji pokarmu staje się równe tempu respiracji. Gdy staje się jeszcze wyższe, nadwyżka może być wykorzystywana na wzrost osobnika i reprodukcję, gdy u innych, mniejszych osobników wartość różnicy pozostaje nadal ujemna lub zerowa. Taka zależność znana jest najlepiej właśnie u *Daphnia* i innych wioślarek planktonowych (LAMPERT i SOMMER 2007) jako „size-efficiency hypothesis” (BROOKS i DODSON 1965), ale intuicyjnie przyjmowana jest zazwyczaj za słuszną dla innych zwierząt (PETERS 1983), również ptaków (konkurencja pomiędzy pisklętami) i ssaków, szczególnie drapieżnych (pierwszeństwo przy żerowaniu na upolowanej zwierzynie), a także niezłe koresponduje z hipotezą ŁOMNICKIEGO (1988) o nierównościach pomiędzy osobnikami wynikających z rozkładów losowych i wieku osobnika. Zdarza się jednak, że to mniejsze rozmiary ciała zapewniają łatwiejsze zaspokojenie potrzeb pokarmowych i zwiększają dostosowanie osobnika w okresach niedoboru pokarmu. Znane jest to u małych gryzoni i jeszcze mniejszych ryjówek, które lepiej przeżywają zimę przy mniejszych wymiarach ciała, a redukcja rozmiarów ciała lub hamowanie wzrostu przed zimą jest adaptacją do jej przetrwania (PUCEK 1965, MERRITT 1984).

Zależność od zagęszczenia hamującego wpływu konkurencji pokarmowej na wzrost

i sukces reprodukcyjny osobników populacji dobrze uzmysławia rozpowszechniony w podręcznikach ekologii model logistycznego wzrostu zagęszczenia populacji Verhulsta. W miarę wzrostu zagęszczenia, tempo wzrostu populacji staje się coraz powolniejsze w wyniku spadku poziomu pokarmu, wynikającego z jego eksploatacji przez coraz większą liczbę osobników, i spada do zera przy liczebności równej poziomowi pojemności środowiska, czyli takiej liczebności populacji, przy jakiej produkcja zasobów pokarmowych wystarcza zaledwie na podtrzymywanie minimalnego natężenia procesów życiowych wszystkich osobników populacji. Ten stan równowagi może nastąpić przy progowym poziomie zasobów pokarmowych, gdy każdy z osobników zaledwie równoważy swoje zapotrzebowanie energetyczne. Teoretycznie, stan taki może stać się permanentny przy nieco wyższej koncentracji pokarmu (progowej dla populacji) umożliwiającej minimalny rozród, który równoważy śmiertelność w populacji. Ta graniczna koncentracja pokarmu jest specyficzna nie tylko dla gatunku, ale również dla grupy wiekowej populacji jednego gatunku. Dlatego struktura wiekowa populacji niekontrolowanej przez drapieżnika zostaje zazwyczaj zdominowana przez osobniki stare, odwołujące rozród w oczekiwaniu na moment poprawy warunków pokarmowych. Prowadzi to nieuchronnie do długowieczności i populacji o pokoleniach nieciągłych.

Konkurencja o zasoby pokarmu rośnie wraz ze wzrostem zagęszczenia populacji wszystkich gatunków korzystających w tym samym miejscu z tej samej bazy pokarmowej. Choć zgodnie z zasadą HARDINA (1960) prowadzi to może do wykluczenia gatunków konkurencyjnie słabszych, w wielu przypadkach doprowadziło jednak do specjalizacji pokarmowej, a w konsekwencji do ewolucyjnego podziału zasobów pomiędzy współwystępujące ze sobą gatunki, którego najwspanialszymi przykładami pozostają do dziś „zięby Darwina” (LACK 1947, SCHLUTER 2000) i ryby pielęgnicowate Wielkich Jezior Afryki Wschodniej (FRYER 1959, KORNFELD i SMITH 2000).

Procesu konkurencyjnego wykluczania gatunków konkurencyjnie słabszych, znanego z teoretycznych modeli Lotki i Volterry oraz eksperymentów laboratoryjnych GAUSE'GO (1934), nie możemy oglądać w warunkach naturalnych, ponieważ współcześnie istnieją jedynie jego konsekwencje w postaci zespołów gatunków trwale współwystępujących

ze sobą dzięki skutecznemu podziałowi zasobów, lub pojedynczych populacji monopolizujących zasoby po wyparciu gatunków słabszych konkurencyjnie. Oczywiście, w przyrodzie nie poddawanej antropopresji, częściej spotykamy zespoły wielogatunkowe niż jednogatunkowe monokultury. Wydaje się, że zawdzięczamy to między innymi wszechobecności drapieżnictwa, które zgodnie z sugestiami FRYERA (1959) i PAINA (1966, 1994) zapobiega procesowi konkurencyjnego wykluczania kolejnych gatunków (odpowiednio słodkowodnych ryb pielęgnicowatych i morskich skorupiaków naskalnych) przez gatunek konkurencyjnie najsilniejszy. Poprzez utrzymywanie zagęszczenia populacji najlicniejszego gatunku swej potencjalnej ofiary na dość niskim poziomie, drapieżca nie dopuszcza by gatunek ten zmonopolizował zasoby pokarmowe poprzez konkurencyjne wykluczenie wszystkich innych gatunków o mniejszej sile konkurencyjnej, na przykład o

wyższej granicznej koncentracji pokarmu niezbędnej dla zrównoważenia swych potrzeb energetycznych na oddychanie i minimalny przyrost ciała. Takie właśnie mechanizmy obserwuje się w zespołach zwierząt planktonowych, u których monopolizacja zasobów przez pojedynczy gatunek skorupiaaka o dużych wymiarach ciała realizuje się jedynie w środowiskach bezrybnych (GLIWICZ i WRZOSEK 2008).

W nieobecności drapieżcy faworyzowane będą osobniki (i gatunki ofiar) o takich cechach morfologicznych i fizjologicznych oraz o takich historiach życia i takich zachowaniach, które albo (i) zapewnią skuteczną obronę zasobów przed konkurentami poprzez magazynowanie pożywienia lub monopolizowanie bogatych w zasoby rewirów, albo też (ii) są w stanie się najadać przy tak niskim poziomie zasobów, przy którym inni głodują.

DRAPIEŻNICTWO

Różnice w strukturze przestrzennej środowisk wodnych i lądowych sprawiają, że selektywne działanie drapieżnictwa jest w tych środowiskach odmienne. W rzeczywistości granica wyznaczająca podstawowe różnice przebiega nie pomiędzy wodą i lądem, ale między otwartymi wodami pelagialu morskiego i jeziornego a strefą litoralu, w której podobnie jak na lądzie – powierzchnia gleby czy dna skolonizowana jest przez roślinność tworzącą mniej lub bardziej bogatą strukturę przestrzenną oferującą nie tylko zróżnicowane zasoby pokarmowe, ale również różnorodne kryjówki umożliwiające różne formy biernej obrony przed drapieżcą. Widoczne jest to nie tylko w lesie, ale również w wśród oczeretów jeziornych, w namorzynach czy na rafie koralowej, gdzie strukturę roślinności zastępuje nie mniej różnorodna struktura „zwierzęcości” – koralowców żyjących w ścisłej symbiozie z zielenicami.

Odmienność działania drapieżnictwa polega głównie na tym, że o ile w środowiskach brzegowych i lądowych dominują drapieżcy-myśliwi, to w wodach otwartych najpowszechniejsi są drapieżnicy-zbieracze (ang. predators-hunters i predators-harvesters). Wynika to z mikroskopijnych wymiarów producentów (glonów i cyanobakterii planktonowych), którymi odżywiać się mogą niewielkie zwierzęta (zooplankton). Wśród zooplankto-

nu jest wiele gatunków drapieżnych, pełniących rolę drapieżców-myśliwych, jednak od czasów plejstocenu ich rola została poważnie ograniczone przez ryby kostnoszkieletowe. Ich ruchliwość i rozwinięte zmysły uczyniły z nich główne zagrożenie w oceanie światowym i środowiskach wód śródlądowych. Są wśród nich oczywiście ryby rybożerne, pełniące rolę drapieżców-myśliwych. Jednak dominują ryby planktonożerne, typowi drapieżcy-zbieracze, z których każdy potrzebuje tysiący ofiar dla zaspokojenia głodu (KERFOT i SIH 1987).

Rozmaitość i skuteczność obronnych struktur, strategii życiowych i zachowań powstających w ewolucji u ofiar zależała od technik łowieckich najczęściej polujących na nie drapieżników i od siły sumarycznego nacisku drapieżnictwa na ofiary. Jeśli drapieżca znacznie przewyższa wielkością swe ofiary (ryby – skorupiaki planktonowe lub sikory – drobne liściożerne gąsienice), to wybiera zazwyczaj ofiary największe, jako najlepiej widoczne i najbardziej opłacalne energetycznie, co prowadzi do powstawania adaptacji strukturalnych czyniących ofiary mniej widocznymi (przezroczystość, barwy ochronne) i strategicznych prowadzących do zmian w przebiegu rozwoju i rozrodu. Natomiast drapieżniki polujące zazwyczaj na ofiary o porównywalnej do nich samych wielkości

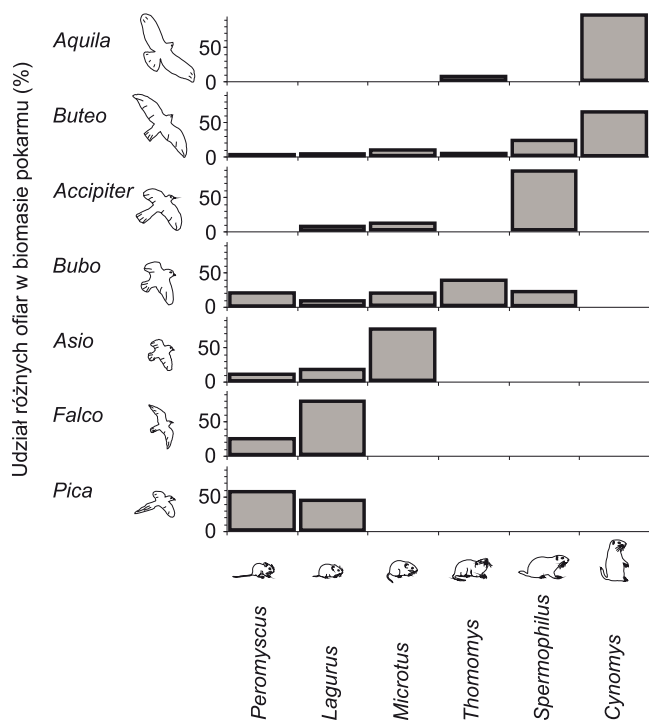
(ryś – sarna lub orzeł – zając) częściej łowią osobniki mniejsze/młodsze lub słabsze/starze, jako łatwiejsze do upolowania, bowiem osobniki w sile wieku sprawniej unikają presji drapieżcy. Takie drapieżnictwo stymuluje szybki wzrost ofiar, ponieważ większe wymiary i zwiększona szybkość ucieczki skutecznie uwalniają je spod presji drapieżcy.

Dowodem silnej selekcyjnej presji drapieżnictwa jest wielka różnorodność wyrafinowanych sposobów obrony obserwowanych w morfologii, historiach życia i zachowaniu zwierząt. Kształtowane one były zazwyczaj przez konieczność zmniejszenia zagrożenia ze strony różnych drapieżców stosujących odmienne techniki łowieckie. Przykładem działania takiego doboru może być optymalizacja wielkości ciała przy pierwszej reprodukcji, przy równoległym nacisku niewiele tylko większych od swych ofiar drapieżców-myśliwych z jednej strony oraz znacznie większych od swych ofiar drapieżców zbieraczy z drugiej strony. Taki stabilizujący dobór znany jest u *Daphnia* jako wynik równoległego działania drapieżców bezkręgowych i ryb.

Ewolucja mechanizmów obronnych w populacji ofiary następuje zwykle pod selekcyjną presją całego lokalnego zgrupowania drapieżników, na które składają się drapieżcy o odmiennych technikach łowieckich i różnych wymiarach ciała. Większe drapieżniki nie rezygnują zazwyczaj z ofiar o małych wymiarach ciała, co prowadzi do nakładania się

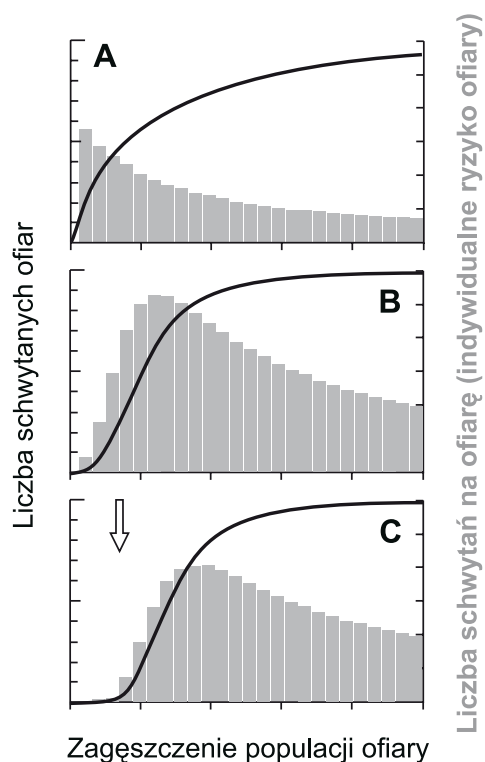
nisz pokarmowych drapieżników w dolnym spektrum wielkości ofiar. W Puszczy Białowieskiej, w dokładnie zbadanej diecie 28 gatunków drapieżnych ssaków i ptaków o różnej wielkości ciała (od wilka po sóweczkę), aż u 25 stwierdzono w pokarmie drobne gryzonie (w tym u 10 stanowiły one ponad 50% zjadanej biomasy), u 18 – zające, a jedynie u dwóch, wilka i rysia – kopytne (upolowane, a nie znalezione w postaci padliny) (JĘDRZEJEWSKA, JĘDRZEJEWSKI 1998). Podobną sytuację stwierdzono w zespole drapieżnych ptaków oraz gryzoni stanowiących ich pokarm na północnoamerykańskiej prerii bylicowej (GLIWICZ 2008). Zarówno drapieżniki, jak też ich ofiary charakteryzowały się silnym zróżnicowaniem wielkości ciała (od pustulki po orła i od dwudziesto-gramowego myszaka do ponad kilogramowego pieska periwowego), ale najmniejsze gryzonie stwierdzono w diecie aż sześciu, z siedmiu badanych drapieżników, a największe (pieski periwowe), tylko u dwóch (orła i myszołowa). Oznacza to, że małe gatunki, jako „ofiary uniwersalne”, by przetrwać, muszą rozwinąć skuteczne przystosowania obronne przeciwko znacznie bardziej różnorodnym technikom łowieckim niż gatunki o większych wymiarach, które muszą bronić się skutecznie jedynie przed jednym lub dwoma drapieżnikami (Ryc. 2).

Obok różnorodności wrogów wpływającej na różnorodność adaptacji obronnych, wpływ na siłę selekcyjnego oddziaływania



Ryc. 2. Ofiary o mniejszych wymiarach ciała znajdują się zazwyczaj pod presją bardziej zróżnicowanego drapieżnictwa niż ofiary o większych wymiarach ciała, co oznacza, że muszą one rozwijać skuteczne mechanizmy obronne przeciwko wielu różnym technikom łowieckim.

Pokazuje to procentowy udział różnych gatunków gryzoni w biomacie diety u siedmiu gatunków ptaków drapieżnych zamieszkujących prerię bylicową w Utah (USA): *Aquila chrysaetos*, *Buteo jamaicensis*, *Accipiter cooperi*, *Bubo virginianus*, *Asio flammeus*, *Falco sparverius*, *Pica pica*. Gatunki drapieżników uporządkowane zostały według malejącej średniej wielkości ich ofiar skorelowanej istotnie z wielkością ciała drapieżnika. Gatunki ofiar (*Peromyscus maniculatus*, *Lagurus curtatus*, *Microtus pennsylvanicus*, *Thomomys talpoides*, *Spermophilus armatus*, *Cynomys leucurus*) uporządkowane zostały według wielkości ciała (wg GLIWICZ 2008, zmodyfikowane i wykorzystane za zgodą redakcji).



Ryc. 3. Zależność pomiędzy racją pokarmową drapieżnika (linie) oraz wielkością indywidualnego zagrożenia ofiary (wyrażoną ilorazem y/x , czyli liczbą schwytań przypadających na jedną ofiarę, słupki) od zagęszczenia populacji ofiary według II (A) i według III (B) typu odpowiedzi funkcjonalnej Hollinga (1959) oraz według odpowiedzi III typu z rozszerzonym refugium niskiego zagęszczenia (C) rozpoczynającym się od takiego progowego zagęszczenia ofiary (pokazanego strzałką), poniżej którego wszystkie osobniki mają zapewnione kryjówki (ROSENZWEIG i MACARTHUR 1963), lub dana kategoria ofiary zostaje wykluczona z diety drapieżnika, który zmuszony jest przestawić się na inną kategorię ofiary lub zmienić miejsce żerowania na obfitsze w zasoby pokarmu (GLIWICZ i WRZOSEK 2008).

drapieżnictwa na cechy ofiar mają wzajemne i uzależnione od siebie zmiany zagęszczenia pojedynczego gatunku drapieżcy i jego podstawowej ofiary, wynikające z odpowiedzi numerycznej wpisanej w przywoływany już model ROSENZWEIGA i MACARTHURA (1963, Ryc. 1). Selekcyjna presja drapieżcy wywołuje tym większe zmiany fenotypu ofiary, im większa jest liczebność populacji drapieżcy i tym samym silniejszy i twardszy selekcyjny nacisk na ofiarę, w populacji, w której pozostają przy życiu jedynie osobniki o genoty-

pach zapewniających najbardziej skuteczną obronę przed drapieżcą. Zagęszczeniowalność selekcyjnego oddziaływania presji drapieżcy wynika również z odpowiedzi funkcjonalnej HOLLINGA (1959), raczej III niż II typu tej odpowiedzi, w której racja pokarmowa drapieżcy rośnie początkowo wraz ze wzrostem zagęszczenia ofiary wykładniczo, ulegając coraz większemu hamowaniu, by dojść do asymptoty maksymalnej racji pokarmowej z chwilą nasycenia drapieżnika (Ryc. 3). Iloraz pokazywanej przez krzywą racji pokarmowej drapieżnika (czyli liczby schwytych ofiar) i zagęszczenia ofiary z osi poziomej (czyli liczby schwytych ofiar na ofiarę) potraktowany być może jako stopień zagrożenia ofiary. Wielkość ta, z początku niewielka i wynikająca z małego zainteresowania drapieżcy nieliczną populacją ofiary (refugium niskiego zagęszczenia), dość gwałtownie wzrasta wraz z dalszym wzrostem zagęszczenia ofiary aż do zagęszczenia, przy którym racja pokarmowa osiąga połowę swego maksimum (ang. half-saturation), a następnie maleje. Oznacza to, że powyżej tego zagęszczenia, stopień zagrożenia ofiary maleje wskutek stopniowego wysycenia apetytu drapieżcy. Każda ofiara może czuć się bardziej bezpieczna również dlatego, że towarzyszy temu efekt rozcieńczenia ryzyka („bezpieczeństwa w tłumie”) i konfuzji drapieżcy (HAMILTON 1971), który trwać będzie aż do chwili zwiększenia zagęszczenia drapieżcy w wyniku odpowiedzi numerycznej na zwiększone zagęszczenie ofiary.

Bardziej jednak zaskakujące jest to, że stopień zagrożenia ofiary maleje w niskich zagęszczeniach ofiary. Spadek ten może być bardziej gwałtowny, gdy założymy, że wzrost racji pokarmowej drapieżcy nie rozpoczyna się przy zerowej wartości zagęszczenia ofiary, lecz przy pewnej wartości krytycznej, odpowiadającej liczbie ofiar, które przebywać mogą jednocześnie w kryjówkach (Ryc. 3C). Ta koncepcja pogłębienia refugium niskiego zagęszczenia jest również oryginalnym pomysłem ROSENZWEIGA i MACARTHURA (1963). Jej alternatywą jest koncepcja progowego zagęszczenia ofiary, przy którym ofiara przestaje być eksploatowana przez drapieżcę, który przestawia się na inną ofiarę, lub – w jej braku – porzuca miejsce dotychczasowe żerowania by poszukiwać innego o większym zagęszczeniu tej samej ofiary (GLIWICZ i WRZOSEK 2008). Każda z tych koncepcji zakłada, że w niskich zagęszczeniach populacji zwierzę może zrezygnować ze stosowania kosztownych mechanizmów obronnych,

ale że rezygnacja jest czysto fenotypowa, a możliwość przywrócenia tych mechanizmów pozostaje obecna w genotypie osobnika, by mogła zostać w razie potrzeby ponownie uruchomiona jako obrona indukowana. Koncepcja anty-drapieżniczego refugium niskiego zagęszczenia dobrze koresponduje z przekonaniem, że dobór faworyzuje niekiedy genotypy rzadsze, co podtrzymuje polimorfizm w populacji (patrz też artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU). Czynnikiem doboru jest tu oczywiście drapieżca, który nie interesuje się tą kategorią ofiary, którą w środowisku spotyka nazbyt rzadko by mogła stać się ona istotnym składnikiem jego diety.

Skuteczne adaptacje ofiar pozwalające uniknąć bezpotomnej śmierci w pysku drapieżcy są zawsze kosztowne energetycznie i dlatego często porzucane, gdy presja drapieżcy male-

je. Świadczyć o tym może szybkość i różnorodność zmian, jakie możemy obserwować w morfologii, strategiach życiowych i behawiorze ofiar w wyniku złagodzonego nacisku selekcyjnego wtedy, gdy ofiara choćby częściowo wyrwie się spod presji drapieżcy (patrz artykuł przeglądowy LAHTI i współaut. 2009). Ta szybkość świadczy o tym, że nie mogą one wynikać jedynie z zaniku selekcji na te cechy, jako chwilowo nieprzydatne, ale muszą być również wynikiem aktywnego doboru na inne cechy, na które dotychczas brakowało zasobów. Szybkość ta bywa oczywiście o wiele większa, gdy mechanizm obronny jest wynikiem uruchomienia obrony indukowanej, możliwej dzięki szerokiej normie reakcji genotypu. Ten temat stał się ostatnio nadzwyczaj popularny i w znacznym stopniu został omówiony w świetnej monografii pod redakcją TOLLRIANA i HARVELLA 1999).

PODSUMOWANIE

O sile drapieżnictwa i konkurencji o zasoby jako czynnikach selekcyjnych doboru indywidualnego świadczy wielka liczba adaptacji morfologicznych i behawioralnych oraz ogromna różnorodność historii życia zwierząt generowanych przez konkurencję i w relacjach drapieżca-ofiara. Na ofiary relacje te wpływają poprzez śmiertelność (bieg zająca po życie), natomiast na drapieżnika przez obfitość ofiar oraz skuteczność ich obrony (bieg lisa po obiad, który ucieka nazbyt szybko), co bardziej wpływa na sukces rozrodczy niż na bezpośrednie zagrożenie życia (dorosłego) osobnika. Tak więc w przypadku ofiar dobór jest twardszy, a selekcja szybsza i bardziej radykalna (przeegrany ginie bezpotomnie), a jej skutki bardziej spektakularne i stąd także łatwiejsze do dostrzeżenia.

Relacje te doprowadziły do pojawienia się takich adaptacji morfologicznych ofiar jak: ubarwienie ochronne, kolce i pancerze, toksyczność i niesmaczność, ubarwienie aposomatyczne i różne formy mimikry. Doprowadziły też do równie istotnych cech behawioralnych, takich, jak migracje pionowe w środowiskach wodnych, zmiany aktywności dobowej, stadność, kolonijność, czy współpraca wyselekcjonowana przez dobór krewniaczy.

Adaptacje historii życia u ofiar idą m.in. w kierunku przyspieszenia rozrodu, kiedy ryzyko śmierci przed wydaniem potomstwa jest nazbyt duże, lub przedłużenia trwania stadiów rozwojowych mniej narażonych na drapieżnictwo.

Drapieżnik nie jest altruistą i, gdyby mógł, wybiłby swe ofiary do nogi, a w konsekwencji sam zginął. To, że tak się w praktyce nie dzieje (Ryc. 1), świadczy o przewadze ofiary nad drapieżcą w ich ewolucyjnym wyścigu zbrojeń. Przewagę tę zapewnia ofierze ostrzejsza selekcja przez drapieżcę niż selekcja związana z konkurencją o zasoby. Wielkość tej przewagi można mierzyć liczebnością ofiar, przy której drapieżnik przestaje na nie polować emigrując, przedstawiając się na ofiarę alternatywną (Ryc. 3) lub ginąc z głodu. Śmierć głodowa jest tym bardziej prawdopodobna, im dalsza od optimum jest temperatura lub im dalszy od swego specyficznego dla gatunku optimum jest którykolwiek inny czynnik abiotyczny. Ewolucyjna przewaga ofiary jest wynikiem jej przystosowań, które sprawiają, że staje się niezauważalna lub nieosiągalna dla drapieżnika korzystając z refugium, stając się niewidoczna przez zwiększoną przezroczystość ciała, mimikrę, rozproszenie lub ucieczkę w stadia przetrwalne, co sprawia, że dalsze polowanie na nią staje się energetycznie nieopłacalne. Z kolei zdolność drapieżnika do przeżycia przy bardzo niskim zagęszczeniu ofiary podstawowej jest probierzem jego doskonałości ewolucyjnej.

Panu Piotrowi Maszcykowi dziękujemy za przygotowanie rysunków.

RESOURCE COMPETITION AND PREDATION AS FORCES OF NATURAL SELECTION

Summary

Leaving aside autotrophic plants, algae and cyanobacteria, we discuss the relative significance of food limitation and predation as two major forces driving natural selection, both extremely selective and both density-dependent, each responsible for one of the two components of individual fitness: successful survival until first reproduction, and maximum growth and reproduction. First, we argue that other biotic factors such as parasitism and mutualism are perhaps less general and not as important in driving individual selection. Second, we argue that the importance of abiotic factors can be only in their ability to moderate the effects of resource competition and predation, since they are neither selective nor clearly density-dependent. Third, we discuss the general prey-predator models to show that the power of selection by both resource competition and predation is density-dependent. Fourth, we discuss different features of food limitation as the force

of selection in aquatic and terrestrial habitats, also in relation to body size. Fifth, we compare the role of predators-hunters and predator-harvesters, and look into the relative proportions of these two categories offshore and onshore. We also compare the prey of different sizes in regards to the number and variability of predators that exploit it. Sixth, using models of functional response, we examine the dependence of prey individual risk on density of its population. We conclude that it is reduced at high density level due to risk dilution and predator's confusion, as well as below the density level that is equal to the number of prey being able to find a refuge, or to the critical prey density level at which a given prey becomes included into the predator's diet. Seven, we conclude that predation is a stronger and more efficient force of individual selection than competition, assuring that the prey wins the arm race with its predator.

LITERATURA

- BROOKS J. L., DODSON S. I., 1965. *Predation, body size and composition of plankton*. Science 150, 28-35.
- DARWIN K. 1859/2009. *O powstawaniu gatunków drogą doboru naturalnego*. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- DAWKINS R., KREBS J. R., 1979. *Arms races within and between species*. Proc. R. Soc. Lond. B 205, 489-511.
- DE MEESTER L., DAWIDOWICZ P., VAN GOOL E., LOOSE C. J., 1999. *Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: depth selection behavior and diel vertical migration*. [W:] *The ecology and evolution of inducible defenses*. TOLLRIAN R. i HARVELL C. D. (red.). Princeton University Press, Princeton.
- FRYER G. 1959. *The trophic interrelationships and ecology of some littoral communities of Lake Nyasa and a discussion on the evolution of a group of rock-frequenting Cichlidae*. Proc. Zool. Soc. London 132, 153-281.
- GAUSE, G. J. 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- GLIWICZ J. 2008. *Body size relationships between avian predators and their rodent prey in a North-American sagebrush community*. Acta Ornith. 42, 151-158.
- GLIWICZ Z. M., WRZOSEK D., 2008. *Predation-mediated coexistence of large- and small-bodied Daphnia at different food levels*. Am. Nat. 172, 358-374.
- HAMILTON W. D., 1971. *Geometry for the selfish herd*. J. Theor. Biol. 31, 295-311.
- HARDIN G., 1960. *The competitive exclusion principle*. Science 131, 1292-1297.
- HOLLING C. S., 1959. *Some characteristics of simple types of predation and parasitism*. Can. Entomol. 91, 385-398.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI, W., 1998. *Predation in vertebrate communities*. Springer, Berlin.
- KERFOOT W. C., SIH A. (red.), 1987. *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities*. The University Press of New England, Hanover, N.H.
- KORNFELD I., SMITH P. F., 2000. *African cichlid fishes: model systems for evolutionary biology*. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 31, 163-196.
- LACK D. L., 1947. *Darwin's finches*. Cambridge, Cambridge University Press.
- LAHTI D. C., JOHNSON A. N., AJIE B. C., OTTO S. P., HENDRY A. P., BLUMSTEIN D. T., COSS R. G., DONOHUE K., FOSTER S. A., 2009. *Relaxed selection in the wild*. TREE 24, 487-496.
- LAMPERT W., SOMMER U., 2007. *Limnology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, Oxford and New York.
- ŁOMNICKI A., 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, N.Y.
- MERRITT J. F., 1984. *Winter ecology of small mammals*. Carnegie Museum of Natural History Special Publication 10.
- PAINE R. T., 1966. *Food web complexity and species diversity*. Am. Nat. 110, 65-75.
- PAINE R. T., 1994. *Marine rocky shores and community ecology: an experimentalist's perspective*. Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- PETERS R. H., 1983. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PUCEK Z., 1965. *Seasonal and age changes in the weight of internal organ of shrews*. Acta Theriologica 10, 369-438.
- ROSENZWEIG M. L., MACARTHUR R. H., 1963. *Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions*. Am. Nat. 47, 209-223.
- SCHLUTER D., 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- TOLLRIAN R., HARVELL, C. D. (red.), 1999. *The ecology and evolution of inducible defenses*. Princeton University Press, Princeton.
- WERNER E. E., GILLIAM J. F., 1984. *The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations*. Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 15, 393-425.