

ZWIĄZEK CYKLI ŻYCIOWYCH Z HETEROGENNOŚCIĄ ŚRODOWISKA I KRAJOBRAZU

THE RELATIONSHIP BETWEEN LIFE CYCLES AND HETEROGENITY OF ENVIRONMENT AND LANDSCAPE

Synopsis. The relationship between life cycles and discontinuity of environment against the landscape has been studied. Spatial discontinuity of environment, influence of isolation of the particular components have been analysed. The influence of ecological areas in the landscape has been determined. Against the heterogeneity of landscape there have been determined strategy of species and the effect of discontinuity of landscape on the occurrence of particular species.

Key words: landscape, ecological areas, species strategy.

WSTĘP

W świecie organizmów żywych obserwujemy dużą różnorodność i wielość cykli życiowych. Zauważa się także, że cykle wielu gatunków uzależnione są od warunków środowiskowych i mogą odmiennie (wariantywnie) przebiegać w różnych sytuacjach środowiskowych. Tak więc cykle życiowe można rozpatrywać jako jeden z aspektów przystosowania do środowiska.

Celem niniejszej pracy jest wykazanie związku cykli życiowych z nieciągłością środowiska, głównie w skali krajobrazu.

SKALA NIECIĄGŁOŚCI

Środowisko, w którym od początku swojego istnienia rozwijają się organizmy żywe, ze swej natury jest niejednorodne, heterogenne. Tą niejednorodność, nieciągłość objawia się zarówno w aspekcie przestrzennym (heterogenność *sensu stricto*), jak również czasowym (heterochronia, heteroscedascity). Przestrzennie nieciągłe jest środowisko wodne (morza, jeziora, stawy, rzeki), lądowe (izolowane wyspy i kontynenty), nieciągłe jest środowisko w skali krajobrazu, biocenozy, siedliska, mikrosiedliska itp. Nieciągłość oraz silniej lub słabiej zaznaczająca się izolacja poszczególnych komponentów jest zazwyczaj podstawą wyróżniania jednostek strukturalnych różnych układów przyrodniczych, w tym także krajobrazu (Czachorowski 1993b). Warunki środowiska nie są stałe i jednolite w czasie: zmieniają się w cyklu dobowym, sezonowym, rocznym, wieloletnim, a także w cyklach kilku-

setletnich czy obejmujących wiele tysięcy lat (Lockwood 1984; Maruszczak 1988; Laskar 1994). Jednym z czynników decydujących o istnieniu nieciągłości są różnego rodzaju zaburzenia, katastrofy, stresy (pożary, powodzie, susze, wpływ drapieżnictwa itp.). Nieciągłość środowiska ma charakter hierarchiczny i obejmuje wiele różnych poziomów (Shugart 1984; Allen, Hoekstra 1992; Gosz 1993).

O stopniu nieciągłości decyduje także siła lokalnych zaburzeń oraz stopień izolacji danego fragmentu środowiska. Wygodnym sposobem opisu tak rozumianej niejednorodności jest model wyspy zaproponowany przez MacArthura (MacArthur, Wilson 1967; MacArthur 1972) najpierw w odniesieniu do wysp oceanicznych, a potem zaadaptowany do innych układów ekologicznych, między innymi do drobnych zbiorników wodnych (Williams 1987; Czachorowski, Szczepański, 1991; Lenz 1991), kamieni w strumieniu (Minshall, Petersen 1985), siedlisk jeziornych (Czachorowski, Kornijów 1993) itp.

Dla funkcjonowania wyspy ekologicznej, rozumianej jako wyodrębniający się fragment środowiska na konkretnym poziomie wielkości (poziom hierarchiczny) w niejednorodnym środowisku, istotne znaczenie ma stopień wyodrębnienia (izolacji), siła i częstość zaburzeń warunków środowiskowych oraz strategie życia gatunków występujących i kolonizujących daną wyspę (Bruton 1989; Williams 1987; Czachorowski 1993a). Stopień wyodrębnienia objawia się także stopniem izolacji oraz odmiennością warunków występujących na wyspie oraz w jej bezpośrednim otoczeniu. Izolacja (wyodrębnienie) może być bardzo duża, tak jak w przypadku układu środowisko wodne-lądowe (wyspy na oceanie, zbiorniki wodne na lądzie). Stopień wyodrębnienia może być jednakże znacznie mniejszy, tak jak w przypadku różnych płatów roślinności (łąka-las, agrocenoza-las, luka leśna). Podkreślmy jeszcze raz hierarchiczność nieciągłości i związanej z tym hierarchiczności wysp



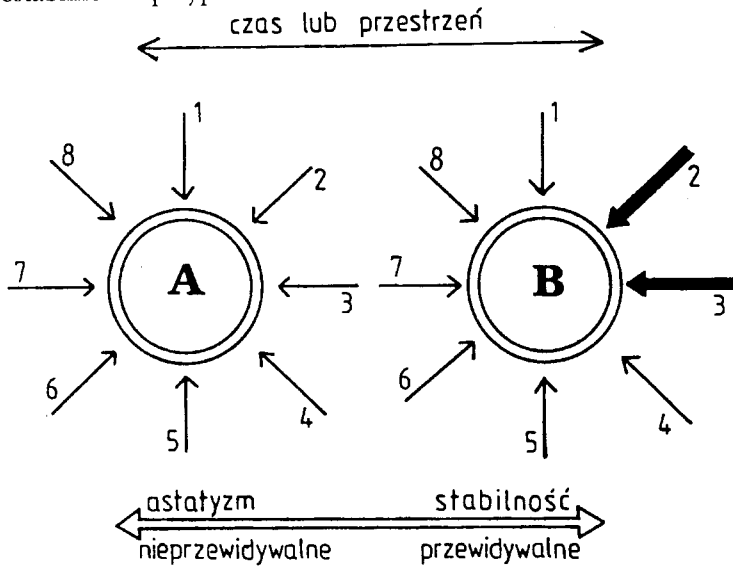
Ryc. 1. Schemat hierarchii nieciągłości (heterogenności)
A scheme of the hierarchy of discontinuity (heterogeneity)

(ryc. 1). Dla potrzeb niniejszej pracy szczególną uwagę zwrócimy na niejednorodność – mozaikowatość w skali krajobrazu.

Ze względu na różną przestrzenną skalę nieciągłości oraz zróżnicowanie wielkości organizmów żywych, biologicznej aktywności, ruchliwości oraz zdolności do dyspersji, oczywiste jest, że dana nieciągłość może być istotną barierą dla jednych gatunków, a nieistotną dla innych. Konkretna nieciągłość może być w różnym stopniu „przepuszczalna” dla różnych gatunków. Na przykład dla owadów fitofagicznych istotną barierą jest odległość między roślinami żywicielskimi, a dla dużych ssaków żyjących w tym samym środowisku takie odległości nie są istotne i nie wpływają na zdolność do przeżycia i reprodukcji.

Wydaje się oczywiste, że korzystne są odmienne strategie życia wewnątrz „wyspy”, a więc w środowisku ciągłym, oraz przy przekraczaniu nieciągłości, bariery. Ta zmiana strategii może objawiać się tylko w behawiorze lub mogą występować różne modyfikacje morfologiczne, zauważalne w cyklu życiowym.

Poza aspektem przestrzennym (wielkość oraz stopień wyodrębnienia z heterogenicznego środowiska) ważna jest także nieciągłość w aspekcie czasowym. Obok naturalnych i powtarzalnych cykli zmienności środowiska w różnej skali istotne znaczenie mają zmiany przypadkowe o charakterze stresów, katastrof czy zaburzeń. W konsekwencji pewne wyspy będą charakteryzowały się relatywnie stałymi (stabilnymi) warunkami środowiskowymi, inne zaś będą relatywnie bardziej astatyczne, niestabilne. W przypadku zmienności warunków ważne jest to, czy są one



Ryc. 2. Schemat ilustrujący stabilność i przewidywalność warunków środowiskowych w dowolnym komponencie krajobrazowym; 1–8 – czynniki środowiskowe, A – jednakowa siła wszystkich czynników środowiskowych lub prawdopodobieństwo występowania zaburzeń, B – tylko dwa czynniki (2 i 3) działają silniej lub częściej

A scheme illustrating the stability and possibility of anticipating environment conditions in any landscape component

powtarzalne (przewidywalne), czy też przypadkowe (nieprzewidywalne). Im większa przewidywalność (cykliczność), tym większy stopień „stałości” warunków (ryc. 2). Najbardziej niestabilnymi, niestałymi wyspami będą te, w których warunki środowiskowe są najmniej przewidywalne, zazwyczaj pod dużym wpływem różnych katastrof i zaburzeń.

Ze względu na stopień wyizolowania oraz przewidywalności warunków środowiskowych (umownie nazwijmy to stabilnością) można zauważyć, że w „wyspach” o różnym stopniu stabilności występują gatunki o różnych strategiach (Williams 1987; Czachorowski 1993a). Do siedlisk (wysp) bardziej niestabilnych lepiej przystosowane są gatunki oportunistyczne, zaś do stabilnych – specjaliści. Pierwsza wymieniona strategia cechuje się dużą walencją ekologiczną oraz dużą zdolnością dyspersji, natomiast druga wąskimi walencjami ekologicznymi oraz dużą konkurencyjnością (Holm 1985; Bruton 1989; Williamson 1987; Brzeziecki 1990; Czachorowski 1993a).

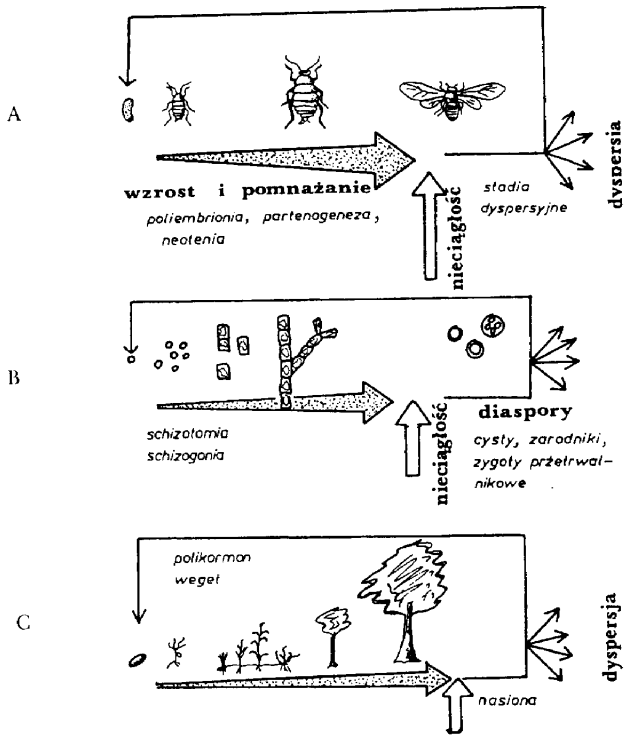
ZMIANA STRATEGII W ONTOGENEZIE

Na sukcesję ekologiczną coraz częściej zwraca się uwagę w kontekście różnych strategii i wyodrębniających się płatów przestrzeni czy zasobów (np. Shugart 1984; Brzeziecki 1990). W takim podejściu w trakcie zmian środowiskowych wraz ze stopniową zmianą warunków środowiskowych lub następujących zaburzeniach dochodzi do wymiany gatunków reprezentujących różne strategie, strategie korzystniejsze w warunkach „niestabilnych” bądź „stabilnych”.

Istnieją więc gatunki o określonych strategiach. W tym momencie nasuwa się pytanie: czy każdy gatunek realizuje jedną strategię przez całą ontogenezę, czy też w różnych fazach ontogenetycznych mogą występować różne stadia o różnych strategiach (w opozycji oportunisty–specjalista)?

Gdyby cała ontogeneza przebiegała w jednorodnym środowisku, wtedy należałoby spodziewać się tylko jednej strategii. Takich przykładów możemy szukać wśród organizmów jednokomórkowych. U większych organizmów, ze względu na duże różnice wielkości między najwcześniejszym stadium rozwojowym a osobnikami dojrzałymi mimo przebywania w tym samym środowisku mogą istnieć różnice, wynikające z innej wielkości, niejednorodności środowiska (hierarchicznie różne poziomy). Osobniki młodociane żyją w nieco innej niszy, a niektóre nieciągłości środowiska są dla nich istotne, w odróżnieniu od form dorosłych. Dla podkreślenia tych ontogenetycznych różnic w realizowanej niszy proponuje się nawet wprowadzenie pojęcia „ekon” (Heatwole 1989). Jednakże wiele gatunków unika takiej osłonek jajowych lub wewnątrz organizmu rodzicielskiego, niejako izolując się od środowiska zewnętrznego. W takich przypadkach można traktować dany gatunek jako „jednoniszowy”, monoekonalny.

Największe różnice w zakresie różnych strategii realizowanych przez kolejne stadia ontogenetyczne jednego gatunku obserwowane są wtedy, gdy gatunek żyje



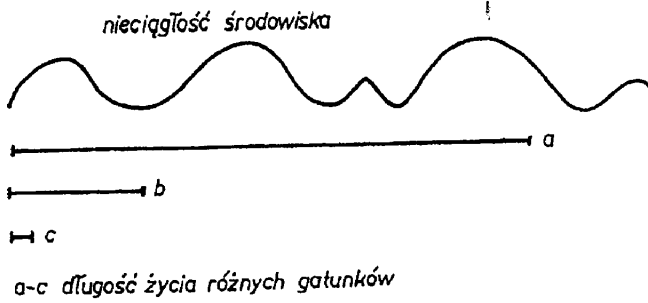
Ryc. 3. Schemat przemiany dwu strategii i związanych z nimi faz: wzrostowej i dyspersyjnej, nieciągłość w aspekcie czasowym i przestrzennym wyznaczają zmiany tych dwu alternatywnych strategii; A – rozwój owadów z przeobrażeniem: tylko wzrost osobników, w przypadku poliembriologii, partenogenezy i neotenu występuwać będzie także pomnożenie liczby osobników; B – wzrost biomasy poprzez zwiększenie liczby komórek w pleśniu oraz pomnożenie liczby pojedynczych komórek i plech u grzybów, stadiami dyspersyjnymi są spory, cysty itp.; C – rośliny naczyniowe, wzrost wegetatywny (zwiększenie biomasy lub liczby osobników, kormionów w polikormonie itd.), fazą dyspersyjną są nasiona i wegetatywnie tworzone propagule (według Czachorowskiego 1994, zmieniłem)

A scheme of transformation of two life-history styles and phases connected with them: developmental and dispersal; discontinuity in temporal and spatial aspect is determined by changes in these two alternative life-history styles

w środowisku niejednorodnym. Wyraźnie widoczne jest to przy porównaniu owadów bez przeobrażenia lub z przeobrażeniem niezupełnym z owadami z przeobrażeniem. Niektóre stadia możemy określić jako wzrostowe, inne jako dyspersyjno-migracyjne.

Analizując związek nieciągłości środowiska z cyklami życiowymi organizmów żywych nie należy zapominać o zależności stosunku długości czasu życia generacji od wielkości ciągłości i nieciągłości istotnej dla danego gatunku (ryc. 4).

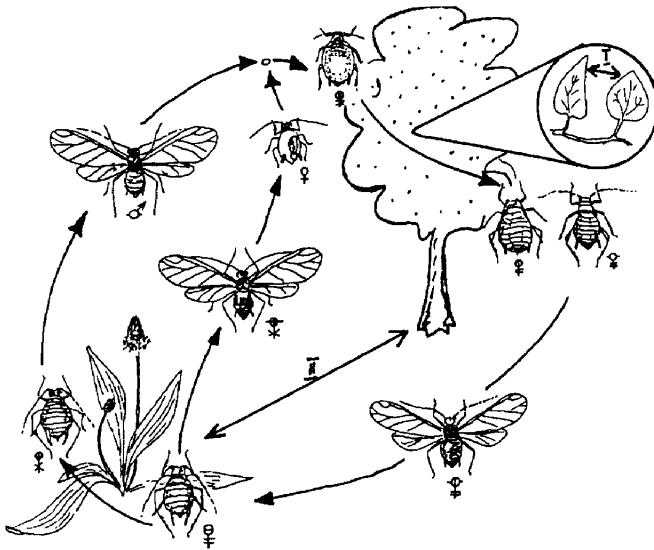
Wtedy gdy nieciągłość–ciągłość środowiska jest dużo mniejsza od długości życia pokolenia, to muszą istnieć adaptacje (jednakowe lub bardzo podobne) występujące we wszystkich stadiach ontogenetycznych, a całość warunków można rozpatrywać w uproszczeniu jako jednolite, ciągłe. Oczywiście pod warunkiem, że



Ryc. 4. Długość generacji i „długość” nieciągłości środowiska
 Generation lifetime and range of environment discontinuity

stopień nieciągłości jest tak samo istotny dla wszystkich faz ontogenetycznych. Ewentualne zmiany objawiać się mogą jedynie w behawiorze lub powtarzalnych cyklicznych zmianach, nie pociągających za sobą adaptacji różnicujących kolejne stadia rozwojowe.

Jeżeli jednak kolejne stadia rozwojowe różnią się znacznie wielkością lub dana nieciągłość ma różną istotność dla kolejnych faz ontogenetycznych, wtedy kolejne stadia rozwojowe zazwyczaj różnią się strategiami. Najbardziej ogólnie można je podzielić na stadia wzrostowe i stadia migracyjne lub przetrwalnikowe (ryc. 3). Wtedy gdy ciągłość środowiska w jakimś aspekcie jest zbliżona do długości życia generacji (ryc. 4), to obserwujemy sytuację podobną do opisanej powyżej. Raczej zawsze



Ryc. 5. Przemiana pokoleń u mszycy *Dyusaphis plantaginea*, Aphidae (według Lampela za: Razowski 1987, zmienione); I – nieciągłość w skali drzewa, występują migrantki nieuskrzydłone, II – nieciągłość w skali krajobrazu, występują trzy różne formy migracyjne
 Metagenesis in aphids *Dyusaphis plantaginea*, Aphidae; I – discontinuity – tree, three non-winged migrants occur, II – discontinuity – landscape, three different migration forms occur

ędą występowały dwie fazy w rozwoju, jedną określić możemy jako wzrostową, drugą jako dyspersyjną (ryc. 3).

Gdy długość generacji jest mniejsza od danej ciągłości (istotnej dla danego gatunku), wtedy zmiany strategii odbywają się w następujących po sobie generacjach (ryc. 3, 5). Następujące po sobie pokolenia powstające na drodze wegetatywnego podziału, partenogenezy, poliembrionii, pedogenezy itp. można traktować jako powiększenie biomasy i za Bohrem (1984) proces takiego rozmnażania nazywać pomnażaniem. Istnieje także analogia pomiędzy wzrostem organizmów wielokomórkowych, kolonijnych a cykliczną partenogenezą i pomnażaniem (ryc. 6). Powstawanie cyklicznej partenogenezy wiąże się z heterogennym środowiskiem i stresem (Suomalainen i inni 1987).

Można zatem wyróżnić zarówno stadia wzrostowe (ekspansywne), jak i stadia dyspersyjne. W zależności od skali nieciągłości występującej w krajobrazie i istotnej dla danego gatunku, w cyklach życiowych zróżnicowanie na stadia o dwóch wymienionych alternatywnych strategiach może pokrywać się ze stadiami ontogenetycznymi lub też z następującymi po sobie pokoleniami. Istnienie tych dwu faz, strategii można powiązać z ciągłością i nieciągłością środowiska (ryc. 3). Ponieważ w ontogenezie mogą występować nieciągłości o różnej skali, to może przemienne występować kilka stadiów dyspersyjnych, dostosowanych do różnych nieciągłości. Przykładem mogą być mszyce (ryc. 5).

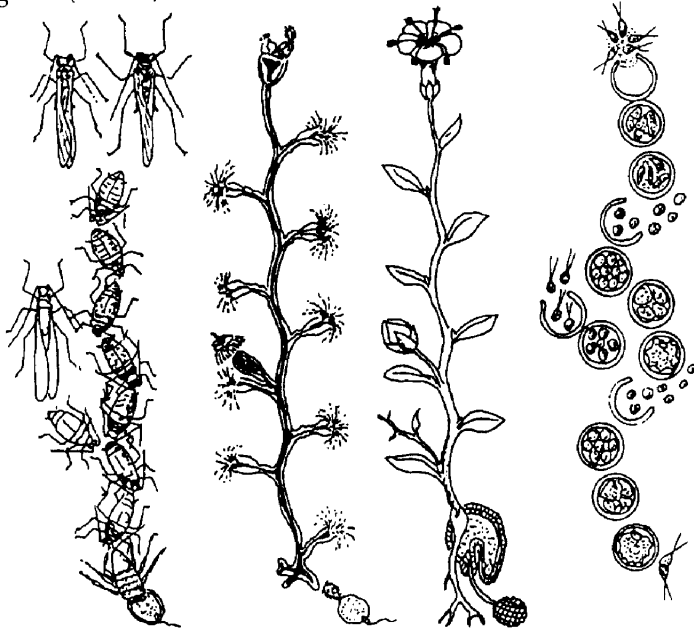
Na poziomie organizmów jednokomórkowych (fito- i zooplanktonu) obserwowane są zmiany strategii rozmnażania: przemienność pomnażania (rozmnażania wegetatywnego) i procesów encystacji, sporulacji i rozmnażania płciowego lub partenogenezy i rozrodu biseksualnego (ryc. 3B). Na poziomie roślin wyższych obserwowana jest zmiana intensywności rozrostu wegetatywnego (np. rozrost polikormonu) i rozmnażania płciowego oraz rozsiewania nasion w trakcie sukcesji i rozwoju ontogenetycznego (ryc. 3C).

Warto jeszcze wspomnieć, że stadia dyspersyjne nie zawsze są związane z procesami płciowymi i rekombinacją genetyczną. Wzrost zmienności genetycznej poprzez wszelkiego rodzaju procesy płciowe jest jedną z form (ewolucyjnie progresywnych) dostosowania się do nieciągłości środowiska – bardziej zróżnicowane potomstwo ma większą szansę na znalezienie sprzyjających warunków. Dlatego też te procesy płciowe nie są związane ze zwiększeniem liczby osobników. Połączenie rekombinacji genetycznej z dyspersją jest stosunkowo nowym „wynalazkiem” ewolucyjnym i, jak się okazało, bardzo skutecznym. Z innych zjawisk stosunkowo często występujących u gatunków siedlisk relatywnie niestabilnych należy wymienić zjawisko hybrydyzacji oraz ruchome elementy genetyczne. Oba można uważać za alternatywne do tradycyjnych procesów płciowych i powiązań z nieciągłością (Giesel 1976; Jain 1976; Williamson 1992).

Jako potwierdzenie powyższych tez wiążących występowanie faz wzrostowych i dyspersyjnych z nieciągłością środowiska (zarówno w aspekcie przestrzennym, jak i czasowym) może służyć ewolucja lotu i powstanie skrzydeł owadów (Czachorowski 1993c), wtórna ewolucja bezskrzydłości owadów (Roff 1990) czy nawet brachypteria, np. u pluskwiaków (Kaitala 1989).

NIECIĄGŁOŚĆ KRAJOBRAZU

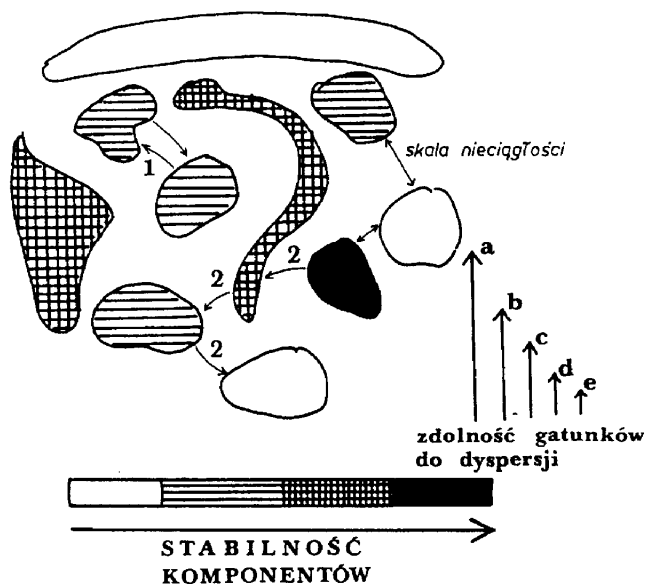
Biorąc pod uwagę powyższe rozważania dotyczące związku cykli życiowych z niejednorodnością środowiska można przypuszczać, że istniejące nieciągłości na poziomie krajobrazu wpływają na występowanie konkretnych gatunków. O ich ostatecznej obecności w danym krajobrazie czy też komponencie krajobrazu decyduje nie tylko występowanie odpowiednich siedlisk, lecz także stopień ciągłości tych siedlisk w skali krajobrazu i wzajemne sąsiedztwo siedlisk „stabilnych” i „niestabilnych” (ryc. 7). Istotne będą nie tylko zjawiska przestrzenne, których znaczenie zostało już dostrzeżone (np. Banach i inni 1992; Banaszak 1993). Istotna jest także obecność i wzajemne sąsiedztwo siedlisk o mniejszej i większej stabilności i przewidywalności warunków środowiskowych. To wzajemne sąsiedztwo umożliwia istnienie i funkcjonowanie w krajobrazie ekonów (gatunków lub stadiów rozwojowych) o różnych strategiach życiowych. Wzajemne sąsiedztwo siedlisk donorowych różnych ekonów, różnych strategii umożliwia życie w krajobrazie znacznie większej liczbie gatunków, wpływa na większe bogactwo gatunkowe i większe zróżnicowanie. I w konsekwencji umożliwia szybsze i efektywniejsze przekraczanie wszelkich nieciągłości (czasowych i przestrzennych). Te nieciągłości są szczególnie istot-



Ryc. 6. Analogia pomiędzy cykliczną partenogenezą mszyc, przemianą pokoleń glonów (*Cystococcus parmeliae*, *Chlorophyta*) i wegetatywnym wzrostem roślin oraz wzrostem kolonii jamochłonów (według Owena 1849 za: Suomalainen i in. 1987; Podbielkowski 1982, zmienione); obok dyspersji połączonej z procesami płciowymi występują także i „wegetatywne” stadia dyspersyjne: kłaczka i rozłogi u roślin, uskrzydłone migrantki u mszyc, autospory i zoospory u glonów itd.

Analogy between cyclical parthenogenesis of aphids, metagenesis of algae (*Cystococcus parmeliae*, *Chlorophyta*) and vegetative plants growth as well as the growth of the Coelenterates colony

HETEROGENNY KRAJOBRAZ



Ryc. 7. Schemat heterogenicznego krajobrazu, zaznaczone przestrzenne sąsiedztwo komponentów znajdujących się w różnym stadium sukcesji (od niestabilności do dużej stabilności) z uwzględnionymi możliwościami dyspersji różnych gatunków (a-e) pomiędzy podobnymi siedliskami (1) i zmieniającymi się siedliskami w trakcie sukcesji (2)

A scheme of heterogeneous landscape, marked spatial neighbourhood of components being at different stages of succession (from non-stability to big stability) with taken into consideration possibilities of dispersion of various species (a-e) between similar habitats (1) and the ones changing (2) during the succession

ne i wyraźne w krajobrazie antropogenicznym: agrocenozach i urbicenozach. Chodzi więc o to, żeby poprzez przestrzenne kształtowanie siedlisk na poziomie krajobrazu utrzymywać dużą pojemność biocenotyczną. Ważne jest istnienie nie tylko stędużej heterogeniczności (refugia, pasma itp.), lecz również pozostawianie i wpisanie w taki krajobraz układów o dużej stabilności (w sensie przewidywalności i powtarzalności warunków środowiskowych).

LITERATURA

- ALLEN T. F. H., HOEKSTRA T. W. 1992; Toward a Unified Ecology, Columbia Univ. Press, New York, 384 ss.
- BANACH A., DOBROWOLSKI K. A., KOZAKIEWICZ A., KOZAKIEWICZ M. 1992; Przestrzenne zróżnicowanie krajobrazu a funkcjonowanie zespołów i populacji zwierzęcych, [w:] Wybrane problemy ekologii krajobrazu, Ryszkowski L., Bałazy S. (red.), Poznań, 142-165.
- BANASZAK J. 1993; Ekologia pszczół, Wyd. Naukowe PWN, Warszawa-Poznań, 263 ss.
- BOHR R. 1984; Zarys filogenezy i taksonomii roślin plechowych, UMK, Toruń, 104 ss.

- BRUTON M. N. (red.) 1989; *Alternative Life-history Styles*, Kluwer Acad. Pub., Dordrecht-Boston-London, 616 ss.
- BRZEZIECKI B. 1990; Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu, *Wiad. Ekol.* 36, 3-19.
- CZACHOROWSKI S. 1993a; Rola siedlisk stabilnych i niestabilnych w krajobrazie ekologicznym, [w:] *Krajobraz ekologiczny*, Banaszak J. (red.), WSP Bydgoszcz, 67-80.
- CZACHOROWSKI S. 1993b; Krajobraz ekologiczny czy tylko hierarchia niejednorodności, [w:] *Krajobraz ekologiczny*, Banaszak J. (red.), WSP Bydgoszcz, 81-98.
- CZACHOROWSKI S. 1993c; Jak i z czego powstały skrzydła owadów, *Przeg. Zool.* 37, 207-218.
- CZACHOROWSKI S. 1994; The Role of Disturbances and Barriers in Working and Development of Biocenosis, [w:] *Landscape Research and Its Applications in Environmental Management*, UW, Warszawa, 49-54.
- CZACHOROWSKI S., SZCZEPAŃSKA W. 1991; Small astatic pools in the vicinity of Mikołajki and their caddis fly (*Trichoptera*) fauna, *Pol. Arch. Hydrobiol.* 38, 85-104.
- CZACHOROWSKI S., KORNIJÓW R. 1993; Analysis of the distribution of caddis larvae (*Trichoptera*) in the elodeid zone of two lakes of East Poland, based on the concept of habitatual islands, *Pol. Arch. Hydrobiol.* 40, 165-179.
- GIESEL J. T. 1976; Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 57-79.
- GOSZ J. R. 1993; Ecotone hierarchies, *Ecological Applications* 3(3), 369-376.
- HEATWOLE H. 1989; The concept of the econe, a fundamental ecological unit, *Tropical Ecol.* 30, 13-19.
- HOLM E. 1985; The evolution of generalist and specialist species, [w:] *Species and speciation*, Vrbe E. S. (red.), *Transvaal Mus. Mon.* 4, Pretoria, 87-93.
- JAIN S. K. 1976; The evolution of inbreeding in plants, *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7, 469-495.
- KAITALA A. 1989; Reproductive Behaviour of Long-winged Waterstriders (*Heteroptera, Gerridae*) in Relation to Food and Habitat Variation, Ph. D. Thesis, Helsinki.
- LASKAR J. 1994; Księżyc a powstanie życia na Ziemi, *Świat Nauki* 11(39), 52-56.
- LENZ N. 1991; The importance of abiotic and biotic factors for the structure of odonate communities of ponds (*Insecta: Odonata*), *Faun.-kol. Mitt.* 6, 175-189.
- LOCKWOOD J. G. 1984; *Procesy klimatotwórcze*, PWN, Warszawa, 251 ss.
- MACARTHUR R. H. 1972; *Geographical Ecology, Patterns in the Distribution of Species*, Harper E. Row Publ., New York, 269 ss.
- MACARTHUR R. H., WILSON E. O. 1967; *The Theory of Island Biogeography*, Princeton Univ. Press, Princeton, 203 ss.
- MARUSZCZAK H. 1988; Zmiany środowiska przyrodniczego kraju w czasach historycznych, [w:] *Przemiany środowiska geograficznego Polski*, Wszechnica PAN, Ossolineum Wrocław, 109-135.
- MINSHALL G. W., PETERSEN R. C. 1985; Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems, *Arch. Hydrobiol.* 104, 49-76.
- PODBIELKOWSKI Z. 1982; Rozmnażanie się roślin, WSiP, Warszawa, 312 ss.
- RAZOWSKI J. 1987; *Słownik entomologiczny*, PWN, Warszawa, 279 ss.
- ROFF D. A. 1990; The evolution of flightlessness in insects, *Ecol. Monogr.* 60(4), 389-421.
- SHUGART H. H. 1984; *A Theory of Forest Dynamics, The Ecological Implications of Forest Succession Model*, Springer-Verlag, New York, 278 ss.
- SUOMALAINEN E., SAURA A., LOKKI J. 1987; *Cytology and Evolution in Parthenogenesis*, CRC Press, Inc. Bona Raton, Florida.
- WILLIAMS D. D. 1987; *The Ecology of Temporary Waters*, Croom Helm, London-Sydney, 205 ss.
- WILLIAMSON D. L. 1992; *Larvae and Evolution, Towards a New Zoology*, Chapman and Hall, New York, 223 ss.

WYDAWNICTWO UNIWERSYTETU MARII CURIE-SKŁODOWSKIEJ
Zakład Ochrony Przyrody UMCS
Polskie Towarzystwo Ekologiczne

WSPÓŁCZESNE KIERUNKI EKOLOGII

Ekologia behawioralna

Pod redakcją
Tadeusza Puszkara,
Lucyny Puszkar

Lublin 1997