

Józef Mitka
Ogród Botaniczny UJ
31-501 Kraków, ul. Kopernika 27
mitka@ib.uj.edu.pl

Received: 8.06.2004
Reviewed: 22.07.2004

ZNACZENIE TEORII METAPOULACJI W OCHRONIE GATUNKOWEJ

The role of metapopulation theory in species conservation

Abstract: The metapopulation theory incorporates into one dynamic system the colonization and extinction of the local populations. In that way it may be an efficient tool in species conservation. The paper reviews some practical considerations of the theory. Presently, it has mainly heuristic role. It turns attention to patch sites distribution and the genetic effects of a population division. In the light of theory the main unit of species conservation is a metapopulation linking local populations each other by the immigration processes, including diaspores and pollen. Thus, the seeking for suitable habitat patches and introduction to them the endangered species seems the rational way of their conservation.

Wstęp

Rosnąca świadomość zagrożenia przyrody czyni jej ochronę pilnym zadaniem. Duże nadzieje w tym względzie pokładane są w ekologii. U podstaw tych, słuszych skądinąd oczekiwań, leży założenie, że zrozumienie mechanizmów jej „działania” pozwoli na skuteczną ochronę najważniejszych z punktu widzenia ochrony przyrody poziomów organizacji: populacji, zbiorowisk, krajobrazów. Propozycji rozwiązania tych problemów dostarczają *conservation biology* i *restoration ecology* - dyscypliny, które opracowują specyficzne narzędzia dla zachowania lub odtworzenia biotycznych i abiotycznych jej elementów. Ekologia posiada wyjątkową cechę odróżniającą ją od większości dyscyplin przyrodniczych: stara się ukazywać mechanizmy funkcjonowania poziomów organizacji przyrodniczej w ich wzajemnym powiązaniu.

Termin metapopulacja oznacza „populację populacji” i został wprowadzony do literatury ekologicznej w latach 70. dwudziestego wieku przez Richarda Levinsa (Hanski, Gilpin 1991). Początkowo badacz ten zajmował się m.in. zagadnieniem kontroli szkodnika występującego na dużym obszarze, którego populacje asynchronicznie fluktuowały. Nowością tego ujęcia było odróżnienie zmian dotyczących pojedynczej populacji od dynamiki zbioru lokalnych populacji (czyli metapopulacji). Ten ostatni tworzy poziom regionalny.

To, co różni teorię metapopulacji od pozostałych ujęć, to jej regionalny charakter. Wychodzi ona z założenia, że badanie wyłącznie klasycznej, lokalnej dynamiki populacji jest niewystarczające dla określenia jej dynamiki regionalnej. Czynniki które wiążą lokalne populacje, występujące w dyskretnych płatach siedlisk, w jeden system jest losowe rozprzestrzenianie się (dyspersja) osobników i lokalne wymieranie populacji (ekstynkcja). Rozprzestrzenianie obejmuje dwa procesy. Pierwszy z nich to kolonizacja, czyli zasiedlenie płatu dotychczas niezasiedlonego lub rekolonizacja, czyli powtórne zasiedlenie płatu, w którym populacja uprzednio wymarła. Drugi to migracja, czyli wymiana osobników pomiędzy istniejącymi populacjami. Obecnie modele są uzupełniane o zjawiska demograficzne lokalnych populacji, nie uwzględnione w modelu klasycznym Levinsa, jak śmiertelność, przeżywalność, płodność, tempo wzrostu i ich przestrzenna struktura (np. Hastings, Wolin 1989; Nee, May 1992; Tilman i in. 1994; Hanski i in. 2000). Istnieje jednak olbrzymia przepaść pomiędzy rozwojem modeli teoretycznych, a ich praktycznym zastosowaniem.

Jednym z najważniejszych aspektów teorii metapopulacji jest, iż oddziela występowanie danego gatunku od odpowiadającego mu siedliska (Łomnicki 2003). Zatem występowanie gatunku świadczy o tym, że siedlisko jest dla niego odpowiednie, natomiast brak występowania nie oznacza jego nieprzydatności. Przykładem są udane aklimatyzacje. Może mieć to praktyczne znaczenie przy wyszukiwaniu siedlisk zastępczych dla gatunków zagrożonych lub rzadkich. Rozumowanie to można rozszerzyć np. na zagadnienie geograficznego zasięgu danego gatunku. Wnioski z teorii metapopulacji wskazują bowiem, że czynnikiem ograniczającym występowanie danego gatunku może nie być klimat, lecz raczej brak odpowiednich siedlisk (Prince, Carter 1985).

Celem niniejszej pracy jest odpowiedź na pytanie, na ile teoria ta wpływa na praktykę ochrony gatunkowej, przede wszystkim roślin. Wiadomo, że teoria ta znalazła większe zastosowanie w badaniach nad populacjami zwierzęcymi niż roślinnymi. Wynika to z cech organizmów roślinnych, które utrudniają analizę ich metapopulacji: trwałości występowania i długowieczności połączonych z niskim prawdopodobieństwem lokalnej ekstynkcji, sporadycznego pojawiania się siewek i obecności banku nasion (Harrison 1991; Eriksson 1996).

Dobór przykładów został ograniczony do prac, z których wnioski mogą być przydatne w praktyce ochrony gatunkowej; nie wyczerpuje zagadnienia lecz jest raczej jego ilustracją. Niemniej jednak liczba opracowań bezpośrednio wykorzystujących teorię metapopulacji w ochronie gatunkowej roślin jest znikoma (Menges 2000). Zapewne wysokie wymagania, jakie stawia teoria w stosunku do jakości danych, są czynnikiem ograniczającym wykorzystanie tej teorii w praktyce. Wśród 44 prac, których celem było określenie dynamiki metapopulacji, jedynie pięć spełniło wymagane przez teorię kryteria (Freckleton, Watkinson 2002).

Przegląd uzupełniono o próbę waloryzacji najrzadszych i najbardziej zagrożonych gatunków roślin naczyniowych Bieszczadów Zachodnich (por. Mitka 1994; Mitka, Zemanek 1996) z punktu widzenia dynamiki metapopulacji.

Zarys teorii metapopulacji

Oczywiste jest, że liczebność populacji regionalnej będzie zależała od liczby dostępnych siedlisk, która wyznacza górną jego wartość. Bliskie jest także naszej intuicji, że liczba skolonizowanych płatów siedliska będzie zależała od „potencjału kolonizacyjnego” organizmu. Zależy on od liczby emigrantów opuszczających w jednostce czasu lokalną populację, a ta wynika z wielkości lokalnego siedliska populacji oraz zdolności reprodukcyjnych i dyspersyjnych jej osobników (Łomnicki 2003). Zatem można realistycznie założyć, że udział skolonizowanych płatów siedlisk p będzie tym większy, im większy jest potencjał kolonizacyjny. Wynika z tego, że istnieje pewna część płatów pustych $1 - p$, „czekających” na kolonizację. Najczęściej przyjmuje się uproszczone założenie, że zależność pomiędzy liczbą imigrantów a prawdopodobieństwem kolonizacji jest liniowa (Łomnicki 2003). Oprócz tego, tempo kolonizacji jest proporcjonalne do p . Jest to wynik zwiększonego zasobu potencjalnych kolonizatorów. Oczywiście, populacja wcześniej zajmująca dany płat może także wyginać. Każda lokalna populacja ma takie same szanse (prawdopodobieństwo) losowej ekstynkcji (Hanski 1991).

Zatem na danym obszarze mamy do czynienia z dwoma procesami: (re)kolonizacją i wymieraniem (ekstynkcją) organizmów w płatach siedlisk. Dynamika liczebności metapopulacji na tym obszarze jest wypadkową tych dwóch procesów. Jeśli za e przyjmiemy tempo wymierania lokalnej populacji, za m tempo (re)kolonizacji pustego płatów siedliska i p jako udział skolonizowanych płatów siedliska, wówczas ich zmianę w czasie ciągłym t opisuje klasyczne równanie Levinsa (1969):

$$dp/dt = mp(1 - p) - ep \quad (1)$$

Formalizm matematycznego modelu metapopulacji Levinsa (1) można wyrazić w sposób następujący: (I) tempo (re)kolonizacji niezasiedlonych płatów środowiska zależy od frakcji płatów zasiedlonych (p) i płatów pustych ($1-p$); (II) tempo ekstynkcji e wzrasta wraz ze wzrostem frakcji liczby płatów zasiedlonych p . Z przedstawionego równania wynika wniosek, że metapopulacja osiąga stan równowagi stabilnej p^* . Można go zdefiniować następująco. Jeśli znormalizujemy całkowitą liczbę dostępnych płatów do 1 spośród N wszystkich płatów, tj. zdefiniujemy p jako frakcję skolonizowanych płatów w przedziale $0 < p < h$, tak że

$E = h - p$, gdzie E – frakcja płatów dostępnych, lecz nie zasiedlonych (pustych), h – frakcja płatów dostępnych, wówczas równanie (1) jest równoważne (Gyllenberg & Hanski 1997):

$$dp/dt = mp(h - p) - ep. \quad (2)$$

Wtedy krytyczna frakcja płatów może być określona jak następuje. Jeśli

$$h < e/m, \quad (3)$$

wtedy $p = 0$ jest jedynym punktem równowagi stabilnej p^* . Stan równowagi stabilnej p^* jest punktem w kierunku którego przyciągane jest p . Jego wartość wzrasta przy $p < p^*$, maleje zaś przy $p > p^*$ (Hanski, Gilpin 1991; Łomnicki 2003).

Jeśli

$$h > e/m, \quad (4)$$

lub, równoważnie,

$$(m/e) h > 1 \quad (5),$$

wówczas istnieje jeden, nietrywialny stan równowagi $p^* > 0$ i jest to stan równowagi globalnej. Jeśli równanie (5) jest równe 1, wtedy

$$p^* = h - e/m \quad (6)$$

Pomimo swej prostoty równanie (6) posiada fundamentalne znaczenie dla rozumienia dynamiki metapopulacji. Metapopulacja przetrwa wówczas, gdy przy danym stałym tempie losowych ekstynkcji i (re)kolonizacji lokalnych populacji, istnieje, minimalna, krytyczna frakcja siedlisk dostępnych (patrz poniżej). Z drugiej zaś strony, jeśli $h = 1$, wówczas przy danym tempie ekstynkcji musi istnieć równoważące go tempo (re)kolonizacji, które nie może być mniejsze od pewnej wartości progowej (Hanski 1991; Gyllenberg, Hanski 1997). Oznacza to, że koncentrując uwagę jedynie na poszczególnych, lokalnych populacjach, nie możemy wnioskować o dalszym trwaniu metapopulacji. Wiedzę tą zdobywamy wówczas, gdy znamy całościową dynamikę kolonizacji-ekstynkcji (*turnover*). Metapopulacja jako całość zmierza w sposób nieunikniony do wyginięcia gdy $e > m$.

Z równania (6) wynika równoważnie:

$$h - p^* = e/m \text{ lub } E^* = e/m \quad (7),$$

wtedy frakcja E^* pustych płatów w stanie równowagi jest stała dla wszystkich wartości h powyżej wartości krytycznej danej przez równanie (4), i dalej (równanie 7), równa wartości krytycznej. Jest to tzw. zasada Levinsa, którą można wyrazić następująco: krytyczna frakcja dostępnych płatów h , koniecznych dla przetrwania populacji, może być wprost oszacowana z liczby płatów pustych w stanie równowagi gdy $p > 0$ (równanie 4), bez wiedzy o szczegółach dynamiki metapopulacji (patrz Gyllenberg, Hanski 1997). Inaczej ujmując, dla p^* istnieje krytyczna frakcja dostępnych płatów h , dająca równowagową frakcję płatów pustych E^* , poniżej wartości której metapopulacja dąży do ekstynkcji ($p = 0$).

Oprócz tych teoretycznych rozważań¹, dane empiryczne zgodnie potwierdzają, że (I) tempo rekolonizacji obecnie pustych płatów siedlisk maleje wraz ze wzrostem ich wzajemnej odległości (stopnia izolacji), (II) frakcja płatów zajętych maleje wraz ze wzrostem stopnia ich izolacji, (III) małe płaty żywią niewielkie populacje, których prawdopodobieństwo ekstynkcji jest większe, w porównaniu z populacjami liczebnymi, stąd (iv) tempo ekstynkcji będzie malało wraz ze wzrostem powierzchni płatów siedliska (Hanski 1994).

Przykłady badań nad regionalnymi populacjami

Motyle często są wykorzystywane w badaniach nad dynamiką metapopulacji. Jest to spowodowane możliwością stosunkowo łatwego znakowania osobników i śledzenia ich dróg migracji. W wyniku fragmentacji siedlisk ich populacje ograniczane są w swoim występowaniu do niewielkich, izolowanych płatów siedlisk. W konsekwencji wiele z nich jest zagrożonych. Jednym z nich jest *Proclostiana eunomia*, w Europie zachodniej gatunek występujący na nienawożonych łąkach wilgotnych. Jego larwy i postać dorosła żerują na rdeście *Polygonum bistorta*. Ponieważ wiele tego typu siedlisk zostało przekształconych w pastwiska lub plantacje świerka, a część porzuconych zarasta, jego populacja jest wysoce rozczłonkowana. Autorzy (Schtickzelle, Le Boulengé, Baguette 2002) przez 9 lat (1992–2000) badali parametry demograficzne motyla w 12 płatach siedliska rozrzuconych na przestrzeni ok. 10 km w belgijskich Ardenach.

Boloria aquinalis jest arktyczno-alpejskim reliktem. W Ardenach występuje w wysoce rozczłonkowanych populacjach na torfowiskach wysokich, gdzie żeruje na żurawinie *Vaccinium oxycoccos*. Badany był tu na 14 stanowiskach w latach 1995–1997 (Baguette, Schtickzelle 2003).

Celem prac było uzyskanie, obok danych dotyczących struktury przestrzennej populacji i migracji, również danych demograficznych. Uzyskane parametry

¹ Więcej teoretycznych rozważań na temat teorii metapopulacji zainteresowany Czytelnik znajdzie w obszernym przeglądzie Łomnickiego (2003).

dotyczące migracji osobników zostały poddane statystycznym obliczeniom z wykorzystaniem uwarunkowanych liniowych modeli (CLM), specjalnego typu analizy regresji. Ich celem było oszacowanie przeżywalności i naboru, dziennej i całkowitej wielkości populacji oraz jej struktury płciowej.

Stwierdzono znaczne, około trzykrotne (ok. 300-1000 osobników) wahania całkowitej liczebności populacji *P. eunomia* w poszczególnych latach. Zmieniał się także co roku stosunek płci w wyniku zmian pogodowych (np. spadek liczebności samic związany z losowym ochłodzeniem). Również liczebność poszczególnych populacji *B. aquilonaris* podlegała znacznym wahaniom pomiędzy poszczególnymi latami. Jednak zmiany te były asynchroniczne, co zmniejsza ryzyko wymarcia. Czynnikiemami zwiększającymi to ryzyko u *B. aquilonaris* jest oszacowane ujemne tempo wzrostu u populacji nielicznych oraz duża zmienność tempa wzrostu populacji w poszczególnych latach u dużych populacji. Nie daje to pewnej gwarancji jej trwania w przyszłości zważywszy na prawdopodobne niekorzystne długoterminowe zmiany siedliska związane z globalnym ociepleniem. Określono inne, ważne demograficzne parametry populacji, jak np. przeżywalność samic i samców, oczekiwaną ich długość życia i nabór nowych osobników. Na podstawie zależności pomiędzy tempem wzrostu populacji R i liczebnością populacji obliczono pojemność środowiska populacji (tj. liczebność przy $R = 1$), wynoszącą ok. 200 osobników/ha w przypadku *P. eunomia* i ok. 700 osobników/ha w przypadku *B. aquilonaris*.

Innego przykładu dostarczają badania na dynamiką metapopulacji gatunku motyla *Melitaea cinxia* na Wyspach Öland w południowozachodniej Finlandii (Saccheri i in. 1998). Metapopulacja ta składa się z licznych lokalnych, niewielkich populacji motyla występujących na suchych łąkach, gdzie żeruje na babce *Plantago lanceolata* i ożance *Veronica chamaedrys*. Na Wyspach Öland stwierdzono ok. 1600 odpowiednich dla gatunku płatów łąk, z których w latach 1993–1996 skolonizowane były 320–524 płaty (średnio 407, tj. 25%). Średnie roczne tempo wymiany populacji było wysokie i wynosiło 200 ekstynkcji i 114 kolonizacji. W rezultacie liczba lokalnych populacji spadła w okresie badań, prawdopodobnie w wyniku sekwencji niekorzystnych miesięcy letnich. Czterdzieści dwie populacje w 1993–1995 poddano badaniom genetycznym. Metodą elektroforezy określono polimorfizm wybranych białek i obliczono stopień heterozygotyczności populacji. Stwierdzono wzrost udziału homozygot u populacji małolicznych, będący wynikiem chowu wsobnego. Chów wsobny zmniejsza tempo składania jaj, przeżywalność larw i wydłuża okres ich dojrzewania, co naraża je na infekcje pasożytów. Dla określenia czynników ryzyka wymarcia metapopulacji zastosowano statystyczne modele regresji logistycznej. W modelu uwzględniono, obok czynnika genetycznego (stopień heterozygotyczności), również czynniki ekologiczne: areał populacji, dostępność pożywienia, zagęszczenie populacji w roku poprzednim,

zagęszczenie populacji sąsiednich i w całym regionie. Stwierdzono istotnie statystyczny wpływ spadku heterozygotyczności na dalsze trwanie metapopulacji; ogólnie chów wsobny wyjaśnia 26% zmienności tempa ekstynkcji w populacjach motyla.

Praca zwraca uwagę na czynniki genetyczne wpływające na ryzyko wymarcia lokalnych populacji, i w konsekwencji, metapopulacji. Ponieważ działalność człowieka powoduje rosnące rozczłonkowanie i spadek liczebności lokalnych populacji, wynik ten wskazuje na istotne znaczenie obciążenia genetycznego. Jest on rezultatem nagromadzenia szkodliwych alleli w wyniku dryftu genetycznego i/lub przepływu genów pomiędzy sąsiadującymi, małymi lokalnymi populacjami. Dryft genetyczny, czyli deficyt heterozygot, jest wynikiem losowego utrwalenia się alleli w nielicznej populacji (efekt Wahlunda).

Przykładu badań wykorzystujących w rozważaniach nad dynamiką metapopulacji również zagadnienia populacyjno-genetyczne dostarczają Giles & Goudet (1997), którzy analizowali populacje *Silene dioica* na archipelagu Skeppsvik w Zatoce Botniańskiej w Szwecji. Autorzy przetestowali hipotezę, że struktura wiekowa metapopulacji wpływa na podział jej zmienności genetycznej. W tym celu każdą z 52 populacji zasiedlających poszczególne wyspy archipelagu przydzielono do jednej z trzech kategorii wiekowych: młodych (< 30 lat), średnich (30–280 lat) i starych (> 280 lat). Zgodnie z przedstawionym powyżej modelem należy się spodziewać, iż populacje młode posiadają większą wartość zróżnicowania międzypopulacyjnego F_{st} w porównaniu z populacjami o wieku pośrednim. Wynika to z faktu, iż lokalne populacje wraz z upływem czasu podlegają procesowi wtórnych kolonizacji, które wzbogacają pulę genową o dodatkowe allele i powodują jej dążenie do stanu równowagi genetycznej Hardy-Weinberga. Równocześnie metapopulacja jako całość podlega homogenizacji genetycznej (czyli wartość F_{st} zmierza do zera).

Wiek populacji *S. dioica* kolonizujących poszczególne wyspy archipelagu, jak i wiek samych wysp, był łatwy do ustalenia. Wyspy w tym obszarze powstały w wyniku osadzania skał przez lodowce i pozostawały pod powierzchnią wody do końca ostatniego zlodowacenia. Po jego ustąpieniu teren ten podnosi się w ostatnich 7 tys. lat w tempie 0,9 cm/rok. W rezultacie ciągle pojawia się nowy obszar dla kolonizacji przez rośliny. Sprzyjają temu procesowi silnie wiejące wiatry i towarzyszące im sztormy, a także podnoszący się stan wody każdej jesieni. Migrujące nasiona *S. dioica* nie mogą utworzyć populacji dopóki nie wytworzy się warstwa gleby, co trwa 70–150 lat. Najlepsze warunki kolonizacji stwarzają wyspy 120–250-letnie. Po tym okresie sukcesja roślinności krzewiastej i drzew (jarzębina *Sorbus aucuparia* i brzoza *Betula pendula*, a później świerk *Picea abies*) powoduje ograniczenie występowania *S. dioica* do niezalesionych brzegów.

Badania genetyczne potwierdziły hipotezę o wysokim zróżnicowaniu między populacyjnym populacji młodych, w porównaniu z wiekiem pośrednim (tab. 1). Równocześnie stwierdzono, że późnosukcesyjne, najstarsze populacje były istotnie statystycznie bardziej zróżnicowane w porównaniu do populacji o wieku pośrednim. Oznacza to powtórne zaburzenie genetycznej struktury metapopulacji i jej odbiegnięcie od stanu równowagi. Zatem zarówno faza kolonizacji, jak i rozpadu populacji związana jest z wysokimi wartościami F_{st} . Równocześnie znalazła potwierdzenie hipoteza o spadku jej wartości w populacjach o wieku pośrednim w wyniku dopływu nowych genów pod wpływem migracji.

Tabela 1. Statystyka podziału genetycznej zmienności międzypopulacyjnej F_{st} i liczba alleli A stwierdzona we wszystkich loci (maksimum 20) w trzech grupach wiekowych *Silene dioica* na 52 wyspach Archipelagu Skeppvisk (za Giles & Goudet 1977, zmienione).

Table 1. Statistics of the among-populational genetic diversity index F_{st} and number of alleles A found across all loci (maximum 20) at three age-groups of *Silene dioica* on the 52 islands in the Skeppvisk Archipelago (after Giles & Goudet 1977, modified).

Wiek populacji <i>Age of population</i>	N	F_{st}	A
młoda – <i>young</i>	13	0,057 (0,028)	14,33 (3,39)
pośrednia – <i>intermediate</i>	30	0,030 (0,006)	18,56 (0,73)
stara – <i>old</i>	9	0,066 (0,009)	15,25 (2,05)

Badania te są rzadkim przykładem pogodzenia ujęcia demograficznego i genetycznego, inspirowanych teorią metapopulacji. Równocześnie wskazują na niezgodność pewnych założeń teoretycznych modelu w konfrontacji z rzeczywistością. W tym przypadku dotyczy to założenia o losowej ekstynkcji populacji. W rzeczywistości wymieranie *S. dioica* na wyspach archipelagu jest deterministyczne i zależne od wieku populacji, co jest niezgodne z wyjściowymi założeniami teorii metapopulacji. Natomiast zgodna z założeniem jest losowa kolonizacja. W konsekwencji genetyczne zróżnicowanie pomiędzy poszczególnymi wyspowymi populacjami może być zwiększone przez stały dopływ nowych płatów siedliska i ich losowej kolonizacji w sposób zbliżony do przewidzianego przez teorię metapopulacji.

Interesującego podejścia metapopulacyjnego dostarczają badania Ouborga (1993) nad zróżnicowaniem florystycznym suchych, piaszczystych łąk *Mesobromion* i *Arrhenatereterion* występujących wzdłuż rzek Ijssel i Ren w Holandii na transekcie ok. 100 km. Na łąkach tych, które tworzą wyspy siedliskowe w krajobrazie doliny rzecznej, wykonano w 1956 r. zdjęcia fitosocjologiczne w 143 stanowiskach oraz, dodatkowo, spis roślin stwierdzonych w całym płacie łąki. Badania powtórzono w 1988 r. Na podstawie uzyskanych danych wybrano 15 gatunków roślin naczyniowych, które wykazały strukturę metapopulacji, tj. dynamikę

ekstynkcji-kolonizacji. Liczba ekstynkcji przewyższała liczbę kolonizacji, co odzwierciedla ogólną tendencję spadku liczby gatunków w badanym okresie: 115 płatów straciło jeden lub więcej gatunków, 9 nie uległo zmianie, w 19 wzrosła. Stwierdzono ujemną korelację pomiędzy tempem ekstynkcji i kolonizacji. Oznacza to, że gatunki o niskim tempie ekstynkcji posiadały wysokie tempo kolonizacji. Niskie tempo ekstynkcji może być wyjaśnione przez częste rekolonizacje, czyli „efekt ocalenia”. Wymarłe subpopulacje gatunków w większości należały do populacji małych i daleko od siebie odległych. Wyróżniono trzy typy gatunków ze względu na reakcję na wielkość populacji i stopień izolacji przestrzennej. Typ I (*Eryngium campestre*), w którym większe populacje znajdujące się bliżej siebie miały większą szansę utrzymania się, typ II (*Trisetum flavescens*), w którym większe populacje przeżywały bez względu na ich izolację i typ III (*Plantago media*), w którym wielkość populacji, a nie stopień izolacji przyczyniała się do ich przetrwania. Rośliny typu II posiadają wydajne mechanizmy rozprzestrzeniania się, ograniczoną wydajność reprodukcyjną i krótkotrwały bank nasion. Rośliny typu III posiadają cechy przeciwne: brak możliwości rozprzestrzeniania się i wysoką wydajność reprodukcyjną, połączone z trwałym bankiem nasion.

Wyniki badań nad roślinnością łąkową dowodzą, że część gatunków występująca w tym typie roślinności posiada strukturę metapopulacji. Jest to klasyczna metapopulacja, w której każda z subpopulacji jest zarówno dawcą, jak i biorcą osobników. Jest to model odmienny od opisanego dla roślin anemochorycznych gatunków drzew leśnych (Dzwonko, Loster 1992) i często spotykanego u zwierząt, gdzie często jedna wielka populacja służy jako źródło osobników dla wielu małych populacji (Harrison 1991).

Przestrzenny status rzadkich i zagrożonych gatunków Bieszczadów Zachodnich

Pytanie, czy wszystkie populacje roślin są metapopulacjami wywołało ożywioną dyskusję (Ehrlén, Eriksson 2003; Freckleton, Watkinson 2002, 2003; Pannel, Obbard 2003). Freckleton & Watkinson (2002) argumentują, że nie wszystkie populacje roślin tworzą metapopulacje. Autorzy zakładają, że muszą być spełnione przynajmniej dwa warunki aby dany zbiór lokalnych populacji mógł być rozpatrywany jako metapopulacja: (I) są narażone na lokalną ekstynkcję i (II) zasiedlają dyskretne i rozpoznawalne płaty siedliska. Do tego dochodzi problem pomiaru kolonizacji, ekstynkcji, rekolonizacji i dynamiki płatów siedliska. Okazuje się, że spośród 28 prac dotyczących zagadnienia, jedynie w pięciu przypadkach objęto metodyką badań wymienione aspekty.

Wykorzystując, w modyfikacji, podział zaproponowany przez Freckletona i Watkinsona (2002) przeanalizowano pod kątem kryteriów metapopulacyjnych populacje rzadkich i zagrożonych gatunków roślin naczyniowych Bieszczadów Zachodnich (tab. 2). Uzyskany wynik dobitnie wskazuje, iż u niewielu gatunków możemy spodziewać się dynamiki metapopulacji, nawet jeśli zasiedlają dobrze zdefiniowane, dyskretne płaty siedliska. Część z nich posiada charakter populacji reliktowych, część wyspowych. Czynnikiem decydującym o takiej przynależności jest przypuszczalny brak wymiany nasion pomiędzy izolowanymi, odległymi populacjami. Populacje reliktowe, do których zaliczono *Aconitum bucovinense*, *Carex rupestris* i *Delphinium elatum* charakteryzują się niewielką liczbą populacji (1-3) oraz przypuszczalnym brakiem migracji. Ostatni wniosek został wyciągnięty na podstawie historycznej znajomości rozmieszczenia przestrzennego tych gatunków, które co najmniej od 50 lat nie zwiększają liczby stanowisk, chociaż posiadają pewną liczbę dyskretnych, nie skolonizowanych siedlisk. Również dynamika ekstynkcji wydaje się u tych gatunków niewielka, chociaż nie można wykluczyć ich losowego wymarcia (por. Mitka, Zemanek 1996).

Populacje o charakterze wyspowym różnią się od reliktowych niewielką migracją. Do tej grupy zaliczono *Aconitum lasiocarpum* i *Carex pauciflora*. Obydwa zasiedlają dobrze zdefiniowane, dyskretne płaty siedlisk. O ile jednak *A. lasiocarpum* jest gatunkiem nie zagrożonym, to *C. pauciflora* w wyniku osuszenia torfowiska, w którym zapewne znajdowała się najliczniejsza jego populacja, wyginął. Obecnie obserwowany jest nielicznie w płatach wilgotnych młak, a jego dynamika nie jest znana.

Pozostałe gatunki nie posiadają wyraźnie zdefiniowanych płatów siedliska. Mogą w zamian oportunistycznie wykorzystywać pewien zakres dostępnych siedlisk, co w konsekwencji daje obraz nie tyle zbioru subpopulacji o wyraźnym rozmieszczeniu skupiskowym, co raczej ich „amorficznej chmury”. W kontekście analizowanych roślin Bieszczadów Zachodnich przyjęto (Freckleton, Watkinson 2002), że kategoria ta obejmuje gatunki posiadające populacje o słabo zdefiniowanym płacie siedliska i stosunkowo wysokim tempie wymierania i kolonizacji. Zaliczono tutaj dwa gatunki otwartych siedlisk połoninowych – *Arnica montana* i *Senecio papposus*. W ostatnich dziesięcioleciach obserwuje się spadek liczby stanowisk tych gatunków ze względu na zaniechanie gospodarki pasterskiej. Jednak gatunki te, jakkolwiek zmniejszające swoją liczebność (Mitka, Zemanek 1996), ze względu na przypuszczalnie wysoką dynamikę kolonizacji-ekstynkcji nie są narażone na wymarcie.

Ostatnią wyróżnioną kategorią wśród rzadkich i zagrożonych gatunków obszaru jest populacja skupiskowa. Należy tutaj *Helleborus purpurascens*. Ze względu na brak zdefiniowanego płatu siedliska i dominacji procesów lokalnych (zwłaszcza braku wydajnego mechanizmu dyspersji – por. Mitka, Bochenek 1998) dynamika regionalna (metapopulacyjna) gatunku jest prostą ekstrapolacją dyna-

Tabela 2. Podział populacji rzadkich i zagrożonych gatunków roślin Bieszczadów Zachodnich ze względu na typ siedliska i zachodzące w nich procesy populacyjne.

Table 2. Classification of rare and endangered plant populations in the Western Bieszczady Mts. based on the type of habitat patch and ecological processes.

Gatunek <i>Species</i>	Zdefiniowany płat siedliska <i>Discrete habitat patch</i>	Rodzaj ekstynkcji (w tym wpływ człowieka) <i>Kind of extinction (in this human impact)</i>	Prawdopodobieństwo ekstynkcji lokalnej populacji* <i>Probability of local population extinction*</i>	Prawdopodobieństwo migracji/kolonizacji <i>Probability of migration / colonization</i>	Typ populacji** <i>Population type**</i>
<i>Aconitum bucovinense</i>	wychodnie piaskowca <i>flysch outcrops</i>	stochastyczna <i>stochastic</i>	niskie <i>low</i>	zerowe <i>nil</i>	populacja reliktowa <i>relict population</i>
<i>Aconitum lasiocarpum</i>	młaka glejowo-próchniczna <i>wet gley-humic soil</i>	stochastyczna <i>stochastic</i>	niskie <i>low</i>	niskie <i>low</i>	populacja wyspowa <i>island population</i>
<i>Arnica montana</i>	brak <i>lack</i>	deterministyczna (sukcesja) <i>deterministic (succession)</i>	wysokie <i>high</i>	wysokie <i>high</i>	“wędrująca chmura” <i>shifting cloud</i>
<i>Carex rupestris</i>	wychodnie piaskowca <i>flysch outcrops</i>	stochastyczna <i>stochastic</i>	niskie <i>low</i>	zerowe <i>nil</i>	populacja reliktowa <i>relict population</i>

<i>Carex pauciflora</i>	torfowisko, młaka <i>peat-bog, fen</i>	stochastyczna / deterministyczna (osuszenie) <i>stochastic / deterministic (drying)</i>	niskie / wysokie <i>low / high</i>	niskie (?) <i>low (?)</i>	populacja wyspowa (?) <i>island population (?)</i>
<i>Delphinium elatum</i>	młaka glejowo-próchniczna <i>wet gleyed-humic soil</i>	stochastyczna <i>stochastic</i>	niskie <i>low</i>	zerowe <i>nil</i>	populacja reliktowa <i>relict population</i>
<i>Helleborus purpurascens</i>	brak <i>lack</i>	deterministyczna (sukcesja) <i>deterministic (succession)</i>	niskie / wysokie <i>low / high</i>	niskie <i>low</i>	populacja skupiskowa <i>patchy population</i>
<i>Senecio papposus</i>	brak <i>lack</i>	deterministyczna (sukcesja) <i>deterministic (succession)</i>	wysokie <i>high</i>	wysokie <i>high</i>	“wędrująca chmura” <i>shifting cloud</i>
<i>Sesleria bielzii</i>	regosol <i>regosol</i>	deterministyczna (sukcesja) <i>deterministic (succession)</i>	niskie <i>low</i>	zerowe <i>nil</i>	populacja reliktowa <i>relict population</i>

* – oszacowanie na podstawie liczebności populacji (Mitka 1994, Mitka & Zemanek 1996) / estimation based on the population size (Mitka 1994, Mitka & Zemanek 1996)

** – wg Freckleton & Watkinson (2002), zmienione / according to Freckleton & Watkinson (2002), modified

miki lokalnej. Migracja jest ograniczona i rozprzestrzenianie populacji ma tylko znaczenie lokalne.

Populacje reliktowe i wyspowe, o niewielkiej liczebności, u których wymiana genów z populacjami sąsiednimi jest niewielka lub zerowa, posiadają najczęściej nadmiar homozygot i podlegają procesowi erozji genetycznej. W takim przypadku celowe zatem wydaje się w pierwszym rzędzie powiększenie ich liczebności, z wykorzystaniem nasion zebranych z populacji. Innym zabiegiem zmierzającym do zmniejszenia ryzyka ich wymarcia jest wyszukanie niezasiadlonych płatów siedlisk i ich introdukcja. Zabiegi te mogą w konsekwencji doprowadzić do powstania struktury metapopulacji u najbardziej wartościowych składników flory Bieszczadów Zachodnich.

Dyskusja

Ograniczenia zastosowania teorii metapopulacji

Przedstawione przykłady zastosowania teorii metapopulacji jasno wskazują na pojawiające się trudności w jej zastosowaniu w ochronie gatunkowej. Praktyczna trudność wynika z faktu, że uwzględnia ona czasowy i przestrzenny aspekt funkcjonowania populacji roślin i zwierząt. Nakłada to na „ochroniarzy” wysokie standardy zbierania danych terenowych, które muszą uwzględniać ilościowo takie czynniki jak dyspersja, kolonizacja, rekolonizacja i wymieranie. Według Hanskiego (1997) aby regionalna populacja gatunku mogła być rozpatrywana jako metapopulacja muszą zostać spełnione cztery warunki: (I) odpowiednie siedliska występujące w dyskretnych płatach, które mogą być skolonizowane przez lokalne reprodukujące się populacje; (II) nawet największa lokalna populacja posiada mierzalne ryzyko wymarcia; (III) płaty siedlisk nie mogą być zbyt izolowane, tak aby uniemożliwiało to rekolonizację po wymarciu populacji; (IV) lokalne populacje nie posiadają całkowicie zsynchronizowanej dynamiki.

Pomimo praktycznych trudności wpływ teorii metapopulacji na sposób myślenia o zagrożonych i ginących gatunkach posiada duże znaczenie. Obecnie nie można rozpatrywać zagadnienia ochrony gatunkowej w oderwaniu od ujęcia metapopulacyjnego. Teoria uświadamia, że gatunek nie jest jednostką abstrakcyjną, lecz zbiorem lokalnych subpopulacji. Jako całość jest ona w stanie dynamicznej równowagi lub nierównowagi, co uzależnione jest od tempa ekstynkcji i (re)kolonizacji dostępnych płatów siedliska. Wymusza to „globalne” spojrzenie na gatunek, w którym jego lokalne rozmieszczenie porównujemy z całkowitym zasięgiem, lub przynajmniej z jego wyróżnioną częścią. W tym momencie pojawia się problem odrębności fenetycznej i genetycznej pewnych populacji, które

różnią się od zasadniczego typu. Najczęściej tego typu zjawiska obserwowane są na kresie zasięgu (Mitka 1997, 2001). Pomimo, że zagadnienie to nie jest bezpośrednio związane z omawianą teorią, warto mu poświęcić nieco uwagi.

Metapopulacja a genetycznie odrębna lokalna populacja

Struktura przestrzenna i demograficzna metapopulacji kształtuje jej strukturę genetyczną. Chociaż teoria metapopulacji w klasycznym ujęciu nie uwzględnia ostatniego z wymienionych czynników, powinien on być coraz częściej brany pod uwagę (Hastings, Harrison 1994). W związku z tym pojawia się problem natury etycznej, jak dalece może sięgać ingerencja człowieka w procesy metapopulacji. Zdarza się mianowicie, że niewielka, izolowana populacja gatunku zagrożonego, często znajdująca się na kresie zasięgu geograficznego, wykazuje odrębne cechy fenetyczne (por. Mitka 2001) i genetyczne. W ten sposób, drogą procesu naturalnego, może wytworzyć się nowa, lokalna adaptacja genetyczna (Heslop-Harrison 1964; Bradshaw 1972).

Równocześnie liczne przykłady dowodzą, że małe, izolowane populacje podlegają często niekorzystnemu zjawisku erozji genetycznej, tj. łącznym procesom wzrostu stopnia homozygotyczności i utraty zróżnicowania allelicznego (Frankel, Soulé 1981; Gilpin 1991). W rezultacie powstaje u nich unikatowa frekwencja alleli, co może niekiedy znaleźć odzwierciedlenie w fenotypie. Niekiedy jest to rezultat działalności człowieka, który niszcząc środowisko może zostawić izolowaną populację o wysokim priorytecie ochronnym w marginalnym siedlisku (Lawton 1993). W skrajnej sytuacji los takiej populacji uzależniony jest od wpływu migrantów (genów). Powstaje zatem pytanie, czy w imię zachowania tej populacji, godząc się zarazem na utratę jej genetycznej specyficzności, można świadomie wzbogacić jej pulę genową poprzez transplantację osobników z obcej populacji?

Należy sobie uświadomić, że manipulacja taka powinna być ostatecznością podjętą w wyniku rzetelnej analizy i uzyskania dowodów na obniżenie wartości dostosowawczej populacji. Wydaje się, że użytecznym kryterium jest stwierdzone obniżenie płodności, np. brak żywotnych nasion. W tak skrajnej sytuacji zagrożenia lokalnej populacji można wprowadzić dodatkowe osobniki dla wzbogacenia jej puli genowej. Powinny one pochodzić z lokalnego materiału genetycznego, najlepiej z populacji sąsiadującej, zasiedlającej ten sam typ siedliska. Postulat ten wynika z teoretycznej przesłanki, że w danym typie siedliska dobór kierunkowy ukształtował optymalny genotyp. W tym przypadku należy jednak liczyć się z możliwością wprowadzenia pewnej liczby „obcych” alleli. W rezultacie może to doprowadzić do naruszenia równowagi systemu epigenetycznego i depresji wynikającej ze skrzyżowania (*outbreeding depression* – por. Mitka 1997).

Mniej drastycznym, a przez to wzbudzającym mniej kontrowersji, zabiegiem ochronnym jest wyszukanie płatu(ów) siedliska nieskolonizowanego w sąsiedztwie zagrożonej populacji i introdukcja pewnej liczby osobników, czyli jego kontrolowane skolonizowanie. Osobniki powinny pochodzić z materiału genetycznego populacji zagrożonej. Zabieg ten jest bardziej „naturalny” a jego skutki nie zagrażają jej strukturze genetycznej. W ten sposób może wytworzyć się struktura metapopulacji, oddalająca widmo lokalnej ekstynkcji.

Międypopulacyjne zróżnicowanie genetyczne

Struktura wiekowa wpływa w sposób istotny na stopień międzypopulacyjnego zróżnicowania genetycznego. Jeśli przykładowo założymy, że większość dostępnych na danym obszarze płatów siedliska została niedawno skolonizowana, wówczas genetyczne zróżnicowanie międzypopulacyjne, którego miarą jest statystyka F_{st} (por. Mitka 1997), jest duże. Wynika to z tzw. „efektu założyciela” i związanego z nim dryftu genetycznego w nowozasiedlonych płatach. W rezultacie każda z populacji posiada odmienne frekwencje alleli. Zmienności tej sprzyja ograniczona między nimi wymiana genów. Towarzyszy temu nadmiar homozygot kosztem niedoboru heterozygot.

Dryftowi genetycznemu może przeciwstawić się migracja. Kiedy wystąpi równowaga pomiędzy tymi dwoma czynnikami, wówczas stabilizuje się stopień genetycznego zróżnicowania międzypopulacyjnego, dotyczącego loci neutralnych, który zależy jedynie wówczas od liczby migrantów. W klasycznym modelu „wyspy” Wrighta każda z populacji posiada jednakowe prawdopodobieństwo wymiany osobników, a genetyczne zróżnicowanie populacji jest iloczynem ich wielkości i losowej migracji.

Obecnie tworzone modele mają na celu określenie, czy ekstynkcja i rekolonizacja zwiększa czy zmniejsza międzypopulacyjne zróżnicowanie genetyczne (Slatkin 1977; Wade, McCauley 1988). Wynika z nich, że wpływ dynamiki kolonizacji-ekstynkcji na zróżnicowanie genetyczne zależy od prawdopodobieństwa kolonizacji w relacji do migracji, jak również genetycznego zróżnicowania kolonistów.

W dyskusji z typologią populacji zaproponowaną przez Freckletona i Watkinsona (2002, por. poniżej) Pannel i Obbard (2003) zauważają, iż z ekologicznego punktu widzenia niemożność zdefiniowania niezajętego płatu siedliska czyni podejście metapopulacyjne bezpłodne. Natomiast z punktu widzenia populacyjno-genetycznego ten aspekt nie jest najważniejszy. Tutaj odrębność lokalnych populacji zależy od ograniczonej możliwości migracji, która zarazem prowadzi do zaniku ich tożsamości.

Z pomocą przychodzi tutaj teoria genetyki populacji. Przewiduje ona sytuację, w której frekwencje genów neutralnych zaczną się znacząco różnicować pomiędzy demami w podzielonej populacji bez lokalnej ekstynkcji, gdy m , proporcja osobników w danym demie które są migrantami w poprzednim pokoleniu, przewyższa $1/N$, odwrotność lokalnej wielkości populacji. Zatem poszczególne populacje mogą być rozpatrywane jako relatywnie dyskretne gdy $Nm < 1$ (Wright 1951). W metapopulacji z tempem ekstynkcji e następuje genetyczne wyróżnicowanie demów gdy $e > m$ (Slatkin 1977). Podzielone populacje, u których przeważają procesy lokalne, a tempo migracji jest niewielkie, spełniają nierówność $e < m < 1/N$. Gdy tempo migracji przewyższa tempo ekstynkcji ($m > e$) i lokalny wpływ dryftu ($m > 1/N$) wpływ genetycznego wąskiego gardła w wyniku kolonizacji jest szybko eliminowany. W tym przypadku nawet średni wpływ ekstynkcji może być ignorowany (Pannel, Obbard 2003).

Z punktu widzenia teorii genetyczno-populacyjnej nie jest konieczne zakładanie istnienia dyskretnych płatów siedliska. Wystarczy, aby rozmieszczenie populacji było skupiskowe, czyli aby istniała pomiędzy nimi izolacja przestrzenna. Z drugiej zaś strony wyróżnienie płatów może mieć praktyczne znaczenie w rozważaniach ekologicznych i ochronie gatunkowej. Niewątpliwie jednak dyskretne rozmieszczenie grup organizmów ma najbardziej podstawowe znaczenie (Pannel, Obbard 2003).

Metapopulacja a siedlisko gatunku

Z teorii metapopulacji lub z jej inspiracji rysuje się kilka ważnych zasad, które powinny być uwzględniane w praktyce ochrony gatunkowej. Należy zauważyć, że znaczenie tej teorii i jej implikacji będzie wzrastało wraz z postępującym, destrukcyjnym wpływem człowieka na siedliska, powodującym ich rozczłonkowanie. Tutaj kluczowym zagadnieniem staje się dostępność siedlisk i ich jakość. Przewidywania teorii ostrzegają, że istnieje pewna minimalna liczba płatów siedliska konieczna dla podtrzymania metapopulacji. W tym kontekście pierwszorzędного znaczenia nabiera problem wyszukania i wykorzystania siedlisk zastępczych (metaplantacja) lub zasiedlenia wcześniej istniejących (reintrodukcja). W niektórych przypadkach konieczne jest utworzenie korytarzy ekologicznych, ułatwiających lub wręcz umożliwiających migrację osobników. W terminologii teorii metapopulacji jest to „efekt ocalenia” (*rescue effect*), w którym imigracja zmniejsza ryzyko wymarcia populacji. Inną, przesłanką, udowodnioną eksperymentalnie (Gonzalez i in. 1998) jest, że zbytne rozczłonkowanie płatów siedlisk prowadzi do spadku liczebności populacji lokalnych. Przewidywanie to jest alarmujące. Jeśli lokalna liczebność i proporcja siedlisk zajętych jest skorelowana

z dynamiką metapopulacji, wówczas spadek liczby siedlisk (np. wskutek działalności człowieka), w których gatunek jest znajdowany, doprowadzi w sposób nieunikniony do spadku zagęszczenia w pozostałych, niezaburzonych siedliskach. Również zmniejszenie liczebności populacji lokalnych (myślistwo lub niszczenie siedlisk) doprowadzi w konsekwencji do spadku liczby siedlisk zajętych, nawet jeśli nie są zaburzone, a nawet chronione. W tych przypadkach należy podjąć świadome działania ochronne mające na celu zwiększenie liczebności lokalnych populacji, pomimo braku oznak ich bezpośredniej degradacji.

Konkluzja

Zainteresowanie teorią metapopulacji w ochronie gatunkowej będzie przypuszczalnie w przyszłości wzrastało. Nawet jeśli wymagania dotyczące kwalifikowanych danych empirycznych stawiane przez teorię są wysokie, przykładowo określenie tempa migracji roślin pomiędzy płatami siedliska, to jednak ujęcie organizm – płat siedliska jest godne uwagi. W ten sposób abstrakcyjnie ujęta ochrona gatunkowa zyskuje realny wymiar populacyjny i siedliskowy. Zostaje wzbogacona o nowy zestaw pytań, które nie pojawiają się w ujęciu klasycznym. Najważniejsze z nich dotyczy istnienia dyskretnych płatów siedliska, a następnie roli migracji w przeciwdziałaniu globalnemu wymarciu gatunku. Wydaje się, że w niektórych przypadkach świadoma rola człowieka, jako czynnika przyspieszającego tempo migracji, może być ważnym czynnikiem zmniejszającym ryzyko wymarcia. Tutaj należy ocenić zmiany struktury genetycznej subpopulacji w wyniku przeniesienia do niej obcych osobników z subpopulacji sąsiednich. Często będzie to związane z utratą jej specyficzności genetycznej, co może być ceną za zwiększenie jej szans przeżycia. Mniej drastycznym zabiegiem, zalecanym do wykonania w pierwszym rzędzie, jest zasilenie populacji diasporami z niej pochodzącymi. Dodatkowym zabiegiem ochronnym, zgodnym z ideą teorii metapopulacji, jest wyszukiwanie odpowiednich, niezasielonych płatów siedlisk, dla ich celowego zasiedlenia przy udziale człowieka. Zabiegi te mogą w konsekwencji doprowadzić do uzyskania przez zbiór populacji wyspowych dynamicznego charakteru metapopulacji.

Obecnie teoria metapopulacji w praktyce ochrony gatunkowej ma przede wszystkim znaczenie heurystyczne, tzn. zwraca uwagę na ważne (a niekiedy pomijane) procesy, gdzie podział populacji regionalnej i migracja odgrywają centralną rolę (Hastings, Harrison 1994).

Podziękowania: Dziękuję Bogdanowi Zemankowi, Tomaszowi Winnickiemu, Stanisławowi Kucharzykowi i Stefanowi Gawrońskiemu za inspirujące dyskusje. Wyrażone w pracy poglądy nie odzwierciedlają w pełni wyrażonych przez Szanownych Adwersarzy. Wdzięczny jestem Barbarze Ćwikowskiej za pomoc redakcyjną.

Literatura

- Baguette M., Schtickelle N. 2003. Local population dynamics are important to the conservation of metapopulations in highly fragmented landscapes. *Journal of Applied Ecology* 40: 404–412.
- Bradshaw A. D. 1972. Some of the evolutionary consequences of being a plant. *Evolutionary Biology* 5: 25–47.
- Dzwonko Z., Loster S. 1992. Species richness and seed dispersal to secondary woods in southern Poland. *Journal of Biogeography* 19: 195–204.
- Ehrlen J., Eriksson O. 2003. Large-scale spatial dynamics of plants: a reply to Freckleton and Watkinson. *Journal of Ecology* 91: 305–315.
- Eriksson O. 1996. Regional dynamics of plants: a review evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248–258.
- Frankel O. H., Soulé M. E. 1981. Conservation and evolution. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R. 2002. Large – scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional assemblages and patchy populations. *Journal of Ecology* 90: 419–434.
- Freckleton R. P., Watkinson A. R. 2003. Are all plant populations metapopulations? *Journal of Ecology* 91: 321–324.
- Giles B., Goudet J. 1977. Genetic differentiation in *Silene dioica* metapopulations: estimation of spatiotemporal effects in a successional plant species. *American Naturalist* 149: 507–526.
- Gilpin M. 1991. The genetic effective size of a metapopulation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 165–175.
- Gonzalez A., Lawton J. H., Gilbert F. S., Blackburn T. M. & Evans-Freke I. 1998. Metapopulation Dynamics, Abundance, and Distribution in a Microecosystem. *Science* 281: 2045–2047.
- Gyllenberg M., Hanski I. 1997. Habitat deterioration, habitat destruction and metapopulation persistence in a heterogenous landscape. *Theoretical Population Biology* 52: 198–215.
- Hanski I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17–38.
- Hanski I. 1994. A practical model of metapopulation dynamics. *Journal of Animal Ecology* 63: 151–162.
- Hanski I. O. 1997. Metapopulation dynamics: from concepts and observations to predictive models. W: I. A. Hanski, M. E. Gilpin – *Metapopulation Biology: Ecology, Genetics and Evolution*, Academic Press, London, pp. 69–91.
- Hanski I., Gilpin M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 3–16.
- Hanski I., Alho J., Moilanen A. 2000. Estimating the parameters of survival and migration of individual populations. *Ecology* 81: 239–251.
- Harrison S. 1991. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 73–88.
- Hastings A., Harrison S. 1994. Metapopulation dynamics and genetics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 167–188.
- Hastings A., Wolin C. 1989. Within-patch dynamics in a metapopulation. *Ecology* 70: 1261–1266.

- Heslop-Harrison J. 1964. Forty years of genecology. *Advances in Ecological Research* 2: 159–247.
- Lawton J. H. 1993. Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 409–413.
- Levins R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin for the Entomological Society of America* 15: 237–240.
- Łomnicki A. 2003. Teoria metapopulacji i jej różnorodne konsekwencje dla biologii ewolucyjnej, ekologii i ochrony przyrody. *Wiadomości Ekologiczne* 49: 3–26.
- Menges E. S. 2000. Application of population viability analyses in plant conservation. *Ecological Bulletin* 48: 73–84.
- Mitka J. 1994. Rzadkie i zagrożone populacje roślin naczyniowych w Bieszczadach Zachodnich (Karpaty Wschodnie) – wstępne wyniki badań. *Roczniki Bieszczadzkie* 3: 131–146.
- Mitka J. 1997. Małe, izolowane populacje na skraju zasięgu geograficznego: niektóre procesy ekologiczne i genetyczne. *Wiadomości Botaniczne* 41: 13–34.
- Mitka J. 2001. Phenetic and geographic pattern of *Aconitum* sect. *Napellus* in the Eastern Carpathians – a numerical approach. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 71: 35–48.
- Mitka J., Bochenek P. 1998. Ciemiernik czerwony *Helleborus purpurascens* Waldst. et Kit. w Polsce. *Chrońmy Przyrodę Ojczyzn* 54: 18–27.
- Mitka J., Zemanek B. 1996. Rzadkie i zagrożone gatunki roślin Bieszczadzkiego Parku Narodowego (Bieszczady Zachodnie, Wschodnie Karpaty). *Roczniki Bieszczadzkie* 5: 19–41.
- Nee S., May R. 1992. Dynamics of metapopulations: habitat destruction and competitive coexistence. *Journal of Animal Ecology* 61: 37–40.
- Ouborg N. J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches applied to vascular plants along the Dutch-Rhine system. *Oikos* 66: 298–308.
- Pannell J. R., Obbard D. 2003. Probing the primacy of the patch: what makes a metapopulation? *Journal of Ecology* 91: 485–488.
- Prince S. D., Carter R. N. 1985. The geographical distribution of prickly lettuce (*Lactuca serriola*). 3. Its performance in transplant sites beyond its distribution limit in England. *Journal of Ecology* 73: 49–64.
- Saccheri I., Kuussaari M., Kankare M., Vikman P., Fortelius W. & Hanski I. 1998. Inbreeding and extinction in a butterfly metapopulation. *Nature* 392: 491–494.
- Schtickzelle N., Le Boulengé E., Baguette M. 2002. Metapopulation dynamics of the bog fritillary butterfly: demographic processes in a patchy population. *Oikos* 97: 349–360.
- Slatkin M. 1977. Gene flow and genetic drift in a species subject to frequent local populations. *Journal of Theoretical Biology* 12: 253–262.
- Tilman D., May R., Lehman R. M., Nowak C. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371: 65–66.
- Wade M.J. & McCauley D.E. 1988. Extinction and recolonization: their effects on the genetic differentiation of local populations. *Evolution* 44: 1717–1724.
- Wroght S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15: 323–354.

Summary

Increased habitat loss and fragmentation due to human activities are considered as the main threat to biodiversity worldwide. In face of the threat a growing desire to find tools and remedies coming from the ecological theory is observed. In fact, it provides an efficient conceptual framework to the study and conservation of species living in fragmented landscapes. It is, for example, the metapopu-

lation theory that unified the site patch and population dynamics into one integrated system. The metapopulation is defined as an array of populations existing in balance between extinction and colonization (Levins 1969). The metapopulation perspective enables the description of ecological processes at a spatial scale above the local population, i.e. at the regional scale.

The outline of the metapopulation theory is presented (Hanski & Gilpin 1991, Gyllenberg & Hanski 1997, Łomnicki 2003) and exemplary studies on the metapopulation dynamics of selected animal and plant species are reviewed (Ouborg 1993, Giles & Goudet 1997, Schtickzelle, Le Boulengé & Baguette 2002, Baguette & Schtickelle 2003 and Tables 1, 2).

In the discussion some topics are considered: the limitation in applying of the metapopulation theory in practice, the phenetic-genetic uniqueness of a population vs. its threat from the genetic erosion and the application of conservation measures (e.g. transplantation of individuals to enhance the size of the endangered population), the influence of isolation and migration on the among-population genetic diversity, the importance of the criterium of site discreteness and the question whether all populations are metapopulations.

The evaluation of the large-scale spatial, i.e. regional dynamics of the rare and endangered plant populations in the Western Bieszczady Mts. was carried out (Table 2). It was done within the conceptual framework, with modifications, by Freckleton & Watkinson (2002). The results obtained clearly show that in this group only in few species the metapopulation dynamics may be expected. It seems true unless they inhabit well defined, discrete habitat patch. Instead, some of them are of relictual population type, some of island populations one. Both are characterized by low probability of extinction. Relictual populations have virtually nil migration among isolated, often distant patches while in island populations small migration may exist. The relictual populations, to which were classified *Aconitum bucovinense*, *Carex rupestris* and *Delphinium elatum*, are characterized by small number of populations in the area (1-3). The lack of migration and small stochastic extinction was inferred based on the knowledge on their spatial distribution in the last 50 years (see Mitka & Zemanek 1996).

Aconitum lasiocarpum and *Carex pauciflora* were classified to the group of island populations. Both inhabit well defined, discrete habitat patch. But unless *A. lasiocarpum* is not threatened species, *C. pauciflora* is almost extinct in the drying-out peat-bog, where its largest population in the Western Bieszczady Mts. was existed. Presently it is observed in small numbers in wet meadows, and its dynamics is not known.

The remaining species do not possess clearly defined habitat patch. They may opportunistically exploit a range of available habitat, which in effect gives a picture not of array of well defined subpopulations but rather shifting cloud. This category encompasses species with populations of hard to identify *a priori* suitable

patches and with inferred high rate of extinction and colonization, i.e. *Arnica montana* and *Senecio papposus*. In the last tens years the decrease in the number of their localities was observed in effect of cessation of traditional animal-pastoral husbandry in the area. However, these species in spite of decreasing tendency (Mitka & Zemanek 1996), seem not prone to the extinction due to presumably high colonization-extinction dynamics.

The last category distinguished is patchy population. Here belongs *Helleborus purpurascens*. Because of lack of well defined habitat patch and the domination of local dynamics (lack of efficient mechanism of seed dispersal - see Mitka & Bochenek 1998) the regional dynamics is a simple extrapolation of the local dynamics to a large scale. Migration is nonexistent with population spread occurring as a consequence of local dispersal.

The relictual and island populations of small size, in which gene flow among neighbouring populations is negligible or nil, have as a rule an excess of homozygotes and are prone to genetic erosion. In that case the reasonable seems the enhancing their abundance with the use of seeds collected *in situ*. The other conservation measure aimed to diminishing the risk of the local population extinction is the finding of empty habitat patches and intentional colonization. This may contribute to the origin of the metapopulation structure at the most valuable elements of the Western Bieszczady flora.

Presently, the metapopulation theory in species conservation has mainly heuristic role. It means that it focuses attention on important (and often neglected) from the conservationist point of view regional processes. It also inspires new approaches in the plant species conservation where subdivision and dispersal plays a central role (Hastings, Harrison 1994).