

**De Ruiter P. C., Wolters V., Moore J. C. (red.) 2005 –
Dynamic food webs: multispecies assemblages, ecosystem
development and environmental change –
Theoretical Ecology series, Elsevier-Academic Press,
ss. XVIII + 590. [ISBN 0-12-088458-5]**

Recenzowana książka jest zbiorem wystąpień zaprezentowanych na konferencji w Giessen, w Niemczech, w roku 2003; było to spotkanie ekologów i matematyków zajmujących się ekologią sieci troficznych. Omówione zostały zagadnienia teoretyczne i wyniki badań nad sieciami troficznymi. Zaproponowano metody badawcze służące do oceny wpływu zmian środowiskowych na strukturę zespołów biologicznych i funkcjonowanie ekosystemów. Modele matematyczne służące do opisywania funkcjonowania sieci pokarmowych odzwierciedlają nowe trendy panujące w ekologii. Autorzy prac przybliżają czytelnikowi znaczenie czynników determinujących funkcjonowanie sieci oraz drogi ewolucyjnego powstawania struktur troficznych. W książce zaprezentowano pogląd, że interakcje troficzne wpływają na zmiany w składzie gatunkowym zespołów, dynamikę zagęszczenia populacji i rozwój ontogenetyczny osobników – zmienność w tempie wzrostu, wielkości i zachowaniu osobników, a w konsekwencji na funkcjonowanie ekosystemu. Książka składa się z ośmiu części, z których ostatnia jest podsumowaniem. Omówione są następujące zagadnienia: dynamika sieci pokarmowych, ich struktura oraz wpływ na nie: dynamiki populacji, wielkości ciała osobnika, dynamiki zasobów pokarmowych i pierwiastków biogennych, stechiometrii organizmów, różnorodności gatunkowej, stresu środowiskowego i zmienności czasoprzestrzennej.

Chcę zaznaczyć, że niektóre prace są napisane skomplikowanym stylem, w rezultacie prezentowane modele oraz przykłady je obrazujące nie były dla mnie w pełni jasne. Przeładowanie terminologiczne, powtarzanie myśli i poglądów utrudniają zrozumienie, ale sporo jest prac empirycznych, dobrze opisujących metody badań i wyniki.

K. McKann i inni we wstępie zaznaczyli, że materiały konferencyjne są rezultatem umiejętnego sprzężenia badań teoretycznych i empirycznych wybitnych nieżyjących już uczonych: ekologa empirysty Gary'ego Polisa oraz fizyka teoretycznego Petera Yodzisa.

W książce można znaleźć sporo ciekawych danych poszerzających naszą wiedzę o mechanizmach funkcjonowania sieci pokarmowych. Obecnie jeszcze nie jesteśmy w stanie ująć całościowo zasad funkcjonowania sieci troficznych. Podkreślono też duże znaczenie badań eksperymentalnych, których jest nadal zbyt mało i mimo

braków metodycznych owocują poszerzaniem wiedzy o funkcjonowaniu układów troficznych. Policzyłem, że prace dotyczące zależności troficznych w środowiskach wodnych stanowią ponad 53% wszystkich wystąpień, a te dotyczące ekosystemów lądowych – jedynie 27%. Jednym z powodów tego stanu rzeczy jest zapewne fakt, że łatwiej prowadzi się badania układów troficznych w środowiskach wodnych. Badania nad zespołami roślin w ekosystemach lądowych i morskich dają odmienne wyniki. W ekosystemach morskich konsumenci makrofitów zwiększają różnorodność gatunkową, ale powodują zarazem spadek produktywności. W ekosystemach lądowych konsumenci zwiększają różnorodność gatunkową i stymulują produkcję pierwotną. Wynika stąd wniosek, że nadal trudno jest przeprowadzić analizę porównawczą funkcjonowania sieci pokarmowych z różnych ekosystemów.

Warto zwrócić uwagę w książce na część zajmującą się przejściem od badań opisowych sieci do analiz powiązań między organizmami w sieci związanych z różnymi typami interakcji troficznych dotyczących konkurencji o zasoby. Posługując się przykładem roślin oraz ekto- i endotermicznych roślinożerców J. C. Moore zwraca uwagę, że w warunkach różnych zmian środowiskowych mamy do czynienia z większą stabilnością sieci troficznych w przypadku dominacji organizmów ektotermicznych, w porównaniu z sieciami złożonymi z organizmów endotermicznych.

Ciekawa była analiza wpływu wielożerności organizmów na funkcjonowanie sieci troficznych. K. McCann w pracy „Rola przestrzeni, czasu i zmienności w sieciach pokarmowych” podaje historyczny przegląd poglądów na temat powiązań między tymi elementami. Wysuwany jest argument, że wiele sieci pokarmowych jest połączonych w przestrzeni poprzez konsumentów wielożernych. Dzięki temu złożone sieci mogą być podzielone na odrębne jednostki i znaczenie wielożerności wzrasta wraz z kolejnym szczeblem drabiny troficznej. Tego typu zależności pokarmowe oraz wynikające z nich zróżnicowanie sił oddziaływań między grupami organizmów są potencjalnymi stabilizatorami sieci. Grupy funkcyjne zespołów opisano m.in. na przykładzie różnych zasobów pokarmowych ryb łososiowatych w sezonie. Na wiosnę mamy do czynienia z maksymalną produkcją wodnych bezkręgowców stanowiących wówczas bazę pokarmową, zastępowaną w lecie przez lądowe stawonogi, które wtedy osiągają maksymalną liczebność, łapane przez ryby przy powierzchni wody. Mnie jako ekologa gleby zainteresowała praca H. Setäli „Czy funkcjonalna złożoność w glebie jest związana z funkcjonalnymi atrybutami sieci troficznych?”, w której też omówiono znaczenie wielo- i wszystkożerności. Autor podaje, że w glebie zmiany w różnorodności gatunkowej poszczególnych grup funkcyjnych nie grają istotnej roli w funkcjonowaniu ekosystemu. Autor uważa, że saprofagi są na ogół wszystkożerne i nie ma dużo wyspecjalizowa-

nych gatunków, które miałyby znaczący wpływ na funkcjonowanie sieci w glebie. Wszystkożerność ma promować redundancję funkcjonalną – wzajemne zastępowanie gatunków w niszy ekologicznej i w związku z tym zwiększenie stabilności detrytusowej sieci troficznej. Nasuwa się refleksja, czy metodyczna ocena wszystkożerności jest wystarczająca, tzn. czy nie ma za mało danych o odżywianiu się poszczególnych gatunków, np. organizmów glebowych?

W części omawiającej znaczenie różnorodności gatunkowej dla funkcjonowania sieci pokarmowych interesujące było podkreślenie, na podstawie badań eksperymentalnych, że jakiegokolwiek zaburzenia w piętrze konsumentów wyższego rzędu destabilizują sieci pokarmowe. Przykładowo A. Downing i J. T. Wotton opisują, modelowy moim zdaniem, eksperyment, w którym analizowano interakcje między makrofitami a bezkręgowymi roślinożercami i drapieżcami w stawach. Stwierdzono, że skład gatunkowy sieci troficznej zmieniał interakcje między gatunkami. Gatunki z wyższych poziomów troficznych w warunkach mniejszej produktywności systemu miały większe znaczenie w regulacji procesów ekosystemalnych. Zależności między organizmami były uwarunkowane przez czynniki biotyczne i abiotyczne, którymi manipulowano w tym eksperymencie. Wypadanie gatunków pochodzących z wyższych pięter troficznych ma większe konsekwencje dla funkcjonowania ekosystemu niż ubytek gatunków z niższych poziomów i różne są reakcje na ich znikanie.

Warto zwrócić uwagę na prace omawiające zastępowanie klasycznych modeli opisujących zależności między drapieżcami a ofiarami (model Lotki i Volterry) modelami nowej generacji, w których bierze się pod uwagę m.in. różnorodność gatunkową, stopień powiązań między organizmami, presję drapieżców i wielkość osobników. Nowatorskie badania nad znaczeniem poszczególnych osobników w funkcjonowaniu zależności troficznych szczególnie wzbudziły moje zainteresowanie. Poprzednio brano głównie pod uwagę zagęszczenie populacji i jej biomasę oraz zbytnio uogólniano preferencje pokarmowe poszczególnych gatunków. W efekcie powstawały błędy w interpretacji uzyskanych danych. Dopiero w latach 90. opracowano pierwsze modele funkcjonowania sieci troficznych, biorące pod uwagę wielkość osobnika. Analizowana jest siła interakcji między gatunkami – starsze modele zakładają, że wszystkie osobniki są jednakowe i zachowują się tak samo. L. Persson i A. M. De Roos na podstawie modelu drapieżnik–ofiara (lub konsument–zasoby pokarmowe) opisali procesy dziejące się w sieci na poziomie osobnika. Autorzy analizowali znaczenie częstotliwości ataku na ofiarę, która jest zależna od jej wielkości i jest jednym z czynników wpływających na skokowe zmiany w dynamice populacji oraz występowanie kanibalizmu. J. E. Cohen i S. T. Carpenter w pracy „Ocena zależności między średnim ciężarem ciała a liczebnością w sieci troficznej” opisują badania eksperymentalne w jeziorze, w którym manipulowano składem gatunkowym ryb.

Autorzy stwierdzają, że ich model statystyczny, w którym wielkość osobnika jest zmienną niezależną, a zagęszczenie i biomasa zależną, potwierdza obserwacje, że im większy jest ciężar osobnika, tym większa będzie biomasa populacji. Te zależności nie dają się dobrze opisać liniowo. M. De Roos i L. Person w pracy „Wpływ wzrostu i rozwoju osobnika na strukturę zespołów ekologicznych” stwierdzają, że w klasycznych modelach dynamika populacji jest opisywana głównie na podstawie reprodukcji i śmiertelności. Nie bierze się pod uwagę historii życia osobników, zarówno ofiar jak i drapieżników. Śmiertelność związana z wielkością osobnika i jego wzrost zależne są od dostępności pokarmu. Czynniki te biorą udział w wywoływaniu efektu Allego. Jest to rezultat gry między wzrostem osobnika zależnym od dostępności pokarmu a presją ze strony drapieżców. Śmiertelność w tym przypadku jest związana ściśle z wielkością osobnika. Trwanie populacji jednego gatunku, gdzie występuje zróżnicowanie wielkości osobników może być ułatwione, kiedy różne gatunki drapieżców konsumują osobniki tylko określonej wielkości, w porównaniu z sytuacją, gdy występuje drapieżca polujący na jeden gatunek niezależnie od wielkości ofiar. Populacja ofiary utrzymuje się dzięki zmianom w wielkości osobników niedostępnych dla konsumentów.

Mało znany problem ewolucji sieci pokarmowych jest twórczo omówiony w pracy A. J. McKanne i B. Drossel – „Modelowanie ewoluującej sieci pokarmowej”. Autorom udało się na podstawie badań paleontologicznych ocenić wpływ specjacji i inwazji gatunków na funkcjonowanie sieci troficznych. W modelu wzięto pod uwagę takie parametry, jak: liczba poziomów troficznych, procent udziału gatunków wszystkożernych i pośrednich, tj. funkcjonujących między poli- a monofagią. Wysoka stabilność układu może mieć miejsce, mimo eliminacji wielu gatunków, dzięki dużemu udziałowi słabych powiązań międzygatunkowych oraz elastycznym odpowiedziom drapieżników na zmiany w populacji ofiar. Przy obecnie stwierdzanych globalnych zmianach i zanikaniu gatunków takie nowe modele mogą być pomocne w podejmowaniu praktycznych działań w celu utrzymania bioróżnorodności i minimalizowania zaburzeń w ekosystemach.

W omówieniu dotyczącym znaczenia sieci troficznych w przepływie energii i składników pokarmowych ciekawe jest zwrócenie uwagi na wpływ struktury ściółki na funkcjonowanie sieci pokarmowej. Problem ten nie był przedtem szerzej analizowany. J. L. Sabo i inni podają, że ściółka bardziej jako element strukturalny (miejsce pobytu zwierząt, zwłaszcza drapieżców) aniżeli jako źródło pokarmu może modyfikować funkcjonowanie sieci troficznej. W tej części książki zaprezentowano badania polskich ekologów zajmujących się zależnościami troficznymi, m.in. niżej podpisanego.

W podsumowującej części książki ciekawie omówiono czynniki decydujące o trwałości złożonych sieci troficznych w naturze. A. I. Dell i inni wskazują, że topologia tych sieci, czyli stałość strukturalna, mimo zmian w jej ogniwach, nie jest przypadkowa. Sieci nie są chaotycznym zbiorem organizmów, nie bardzo wiadomo jednak, jaka jest natura tego zjawiska. Badania nad sieciami pokarmowymi z różnych ekosystemów pozwoliły na wyróżnienie czterech elementów decydujących o trwałości układu. Po pierwsze, stopień powiązań między poszczególnymi organizmami (*connectance*) jest taki sam niezależnie od wielkości sieci, a zmienia się nieregularnie wraz ze zmianą liczby gatunków. W doświadczalnych sieciach siłę powiązań troficznych między organizmami ocenia się na od 3 do 32% (średnio 10%). Najwyższy stopień powiązań występuje w sieciach z dużą liczbą gatunków wszystkożernych i wielożernych (pośrednich), te grupy organizmów mają zwiększać trwałość sieci troficznych. Po drugie, bezpośrednie interakcje troficzne, np. drapieżnik–ofiara, dotyczą tylko około 1% gatunków, natomiast w większości charakteryzują się one pośrednimi powiązaniem organizmów (95% gatunków) rozdzielonych poprzez dwa (*two link apart*) i w przypadku pozostałych – trzy poziomy troficzne. Uważa się, że im więcej jest powiązań pośrednich między gatunkami w danej sieci, tym więcej jest interakcji sterujących dynamiką sieci i przyczyniających się do wzrostu jej stabilności. Po trzecie, liczba powiązań w sieci jest limitowana przez szybkość obiegu energii, tzn. im mniej jest poziomów troficznych, tym krótszy jest obrót energii i mniejsze są jej straty w systemie ekologicznym. Po czwarte uważa się, że wszystkożerność, czyli zdobywanie pokarmu na więcej niż dwóch poziomach troficznych, jest zjawiskiem powszechnym w przyrodzie. Analizy 18 sieci pokarmowych z różnych ekosystemów lądowych i wodnych wykazały, że wszystkożerność dotyczyła 8–86% gatunków, z dużym, ponad 50% udziałem w 13 układach.

Uważam, że próby wieloaspektowego ujęcia funkcjonowania sieci pokarmowych są jedną z głównych zalet tej książki, która stanowi kompendium wiedzy i wskazuje drogi badań ekologom zajmującym się trofią układów.

Maciej Szanser