

**Carpenter S. R., Kitchell J. F. (red.) 1993 –
The trophic cascade in lakes –
Cambridge University Press, Cambridge,
ss. 385. [ISBN 0-521-43145-X]**

Książka ta tłumaczy zmienność w obrębie jeziora i pomiędzy jeziorami za pomocą koncepcji kaskady troficznej. W świetle tej koncepcji zmiany na najwyższych poziomach troficznych, nie modyfikując trofii, mogą indukować łańcuchową reakcję na niższych poziomach i w efekcie powodować istotne różnice w produkcji pierwotnej i obiegu pierwiastków. Pojęcie kaskady troficznej jest teoretyczną podstawą biomanipulacji, czyli sterowania biotyczną strukturą ekosystemów w celu osiągnięcia praktycznych efektów, takich jak poprawa jakości wody.

Książka podsumowuje siedmioletnie badania prowadzone w Stanach Zjednoczonych przez wielodyscyplinarny zespół badawczy w trzech małych, głębokich jeziorach* o podobnej trofii. Celem tych badań było eksperymentalne przetestowanie założeń koncepcji kaskady troficznej. Jedno z jezior, Paul, potraktowano jako system odniesienia i nie dokonywano w nim żadnych manipulacji. Eksperyment przeprowadzany w dwóch pozostałych jeziorach polegał na dwukrotnej zmianie obsady ryb. W jeziorze Peter najwyższy poziom troficzny stanowiły ryby drapieżne: bass wielkogębowy (*Micropterus salmoides*), natomiast w jeziorze Tuesday – ryby planktonożerne: *Umbra limi*, *Phoxinus eos* i *Notemigous crysoleucas*. Eksperyment polegał na usunięciu drapieżnego bassa z jeziora Peter i przeniesieniu go do jeziora Tuesday, a ryb planktonożernych – na odwrót. Po dwóch sezonach bassa usunięto z jeziora Tuesday i reintrodukowano poprzednio występujące ryby planktonożerne. W jeziorze Peter natomiast usiłowano zachować strukturę troficzną z przewagą ryb planktonożernych,

*O powierzchni 1,2, 1,4 i 2,2 ha i maksymalnej głębokości 17, 19 i 18 m.

usuwając nowe kohorty bassa i wprowadzając jeden z gatunków łososa pacyficznego (*Oncorhynchus mykiss*). Niestety, ryby te rosnąc wkrótce przechodziły na rybożerność, wymuszając na eksperymentatorach kolejne introdukcje ryb, tym razem już obligatoryjnie planktonożernych, takich jak *Notemigonus crysoleucas*.

Pierwsze trzy rozdziały książki poświęcone są omówieniu założeń eksperymentu. Autorzy podają w nich podstawowe wiadomości o schemacie eksperymentu oraz przedstawiają metody statystyczne użyte do opracowywania wyników. Kolejne rozdziały (do 14.), zgrupowane w bloki tematyczne po 2–4 rozdziały, zawierają wyniki eksperymentu opisujące zmiany na poszczególnych poziomach troficznych, zaczynając od ryb a kończąc na pierwotniakach i bakteriach.

I tak w rozdziale 4. przeanalizowano zmiany w liczebności i biomasy ryb po manipulacji. Zmiany w zespole ryb w jeziorze Tuesday całkowicie odpowiadały przewidywaniom, tzn. wprowadzenie ryb drapieżnych i odłowienie ryb planktonożernych doprowadziło do istotnego ograniczenia biomasy ryb planktonożernych, aż do momentu „odwrotnej” manipulacji, której rezultatem było przywrócenie struktury zespołu ryb sprzed eksperymentu. W jeziorze Peter natomiast, z którego usunięto ponad 90% populacji bassa i wprowadzono ryby planktonożerne, pozostały bass zdołał nadal kontrolować ryby planktonożerne. Było to możliwe dzięki sukcesowi rozrodczemu, jaki osiągały przez dwa kolejne lata „niedobitki” usuniętej populacji bassa. Sukces ten wynikał z istotnego zmniejszenia konkurencji wśród jego narybku. Dalsze badania wykazały, że behavior ryb, taki jak unikanie drapieżcy u ryb planktonożernych, również wpływał ograniczająco na strukturę i zagęszczenie populacji tych ryb w pelagialu jeziora, powodując wzmocnienie efektu ryb drapieżnych (rozd. 5.). Stwierdzono również, że mechanizm unikania drapieżcy był silniejszy, gdy populacja ofiary była liczna i konkurencja wewnątrzgatunkowa silna, natomiast słabł, gdy liczebność populacji ofiary malała. W kolejnym rozdziale poświęconym rybom (rozd. 6.) przeanalizowano znaczenie i intensywność planktonożerności i rybożerności. Autorzy twierdzą, że rybożerność była intensywna nawet w przypadku niewielkiej obsady ryb drapieżnych, a co za tym idzie, że tempo rybożerności w pewnych przypadkach zależy raczej od liczebności ofiary niż od liczebności drapieżcy.

Kolejne cztery rozdziały poświęcono zooplanktonowi. Rozdział 7. autorzy poświęcili hipotezie, że siła presji ryb i drapieżnych bezkręgowców na roślinożerny zooplankton jest odwrotnie proporcjonalna. Wyniki eksperymentu w jeziorze Tuesday wykazały jednak, że po krótkotrwałym wzroście zagęszczenia populacji drapieżnego *Chaoborus*, limitacja pokarmowa spowodowała zmniejszenie jego liczebności do poziomu nawet niższego niż przed manipulacją, pomimo braku presji ze strony ryb. Manipulacje rybami bardzo istotnie wpływały na dynamikę zespołu zooplanktonu w obu jeziorach eksperymentalnych (rozd. 8.). Zgodnie z hipotezą kaskady troficznej usunięcie ryb drapieżnych z jeziora Peter i introdukcja planktonożernych powodowała przebudowę zespołu zooplanktonu. Duże gatunki zooplanktonu, m. in. *Daphnia pulex*, ustępowały, a zespół był zdominowany przez *D. dubia*, wcześniej nie występującą w tym jeziorze, oraz inne małe gatunki. W jeziorze Tuesday natomiast w ciągu zaledwie kilku tygodni po introdukcji ryb drapieżnych duże gatunki wioślarek zastąpiły małe i taka struktura zooplanktonu utrzymała się jeszcze dwa sezony po reintrodukcji ryb planktonożernych. Autorzy sugerują, że ta „niesymetryczna” odpowiedź zooplanktonu na manipulacje spowodowana była efektem pośredniego wpływu ryb na zooplankton poprzez limitację pokarmową, presję larw *Chaoborus* oraz konkurencję międzygatunkową w zooplanktonie.

Badania migracji dobowych zooplanktonu omówione w rozdziale 9. potwierdziły po raz kolejny, że migracje są mechanizmem obrony przed drapieżcą kręgowym. W jeziorze Tuesday po usunięciu ryb planktonożernych i pojawieniu się dużych wioślarek stwierdzono brak lub bardzo zmienne migracje zooplanktonu. Natomiast wkrótce po reintrodukcji ryb planktonożernych *Daphnia* wykazała silne migracje, przebywając w ciągu dnia w głębokich warstwach wody, a w ciągu nocy pod powierzchnią. W jeziorze Peter manipulacja rybami w niewielkim stopniu wpłynęła na behavior migracyjny

Daphnia, zmieniając tylko amplitudę migracji. Autorzy stwierdzili ponadto w dodatkowych eksperymentach, że na intensywność migracji ma wpływ obecność i dystrybucja pokamu: w warunkach limitacji pokarmowej obserwowano większą intensywność migracji.

Tak jak zakłada koncepcja kaskady troficznej, ryby w bardzo istotny sposób mogą kontrolować biomasę i średnią wielkość osobników zooplanktonu, a nie tylko jego strukturę, liczebność i behavior (rozdz. 10.). W eksperymencie pojawieniu się ryb planktonożernych towarzyszyło zmniejszenie rozmiarów liniowych zooplanktonu (zastępowanie gatunków większych przez mniejsze), a obecności ryb drapieżnych towarzyszył wzrost średniej wielkości osobników zooplanktonu. Łączna biomasa zooplanktonu zmieniała się natomiast inaczej niż przewidywała to koncepcja kaskady troficznej, gdyż największą biomasę zooplanktonu w jeziorze Tuesday stwierdzono w czasie szczytu biomasy ryb planktonożernych, a w jeziorze Peter najmniejszą łączną biomasę zooplanktonu zanotowano w momencie najniższej presji ryb planktonożernych. Dlatego też autorzy sugerują, że lepszym wskaźnikiem troficznych zależności w jeziorze są długość i wielkość osobników zooplanktonu, a nie jego łączna biomasa.

Zmiany w wielkości i strukturze zespołu zooplanktonu istotnie wpływały na fitoplankton (rozdz. 11.). W jeziorze Peter w okresach, kiedy presja ryb planktonożernych na zooplankton była duża, a zooplankton zdominowany był przez małe gatunki wioślarek, następował wzrost objętości i wielkości komórek wszystkich glonów, wzrost udziału glonów kolonijnych i glonów w galaretowatych otoczkach (zakwity *Sphaerocystis*, *Aphanocapsa* i *Botryococcus*) oraz nanoplanktonu. Natomiast spadek presji ryb planktonożernych na zooplankton w jeziorze Tuesday powodował bardzo istotną redukcję łącznej objętości fitoplanktonu oraz objętości bruzdnic, kolonijnych chrysofitów i nanoplanktonu. Nie stwierdzono równie szybkich zmian w strukturze fitoplanktonu po reintrodukcji ryb planktonożernych i załamaniu się populacji dużych wioślarek. Ponieważ jednak szczyty biomasy fitoplanktonu w jeziorach Paul i Peter występowały w metalimnionie, w rozdziale 12. przeanalizowano dodatkowo zespoły fitoplanktonu tej warstwy. Stwierdzono, że fitoplankton metalimnetyczny był pod bardzo dużą presją zooplanktonu migrującego w ciągu dnia do głębszych warstw wody. Wskazuje to według autorów, że efekt kaskady troficznej może być zmienny w zależności od głębokości.

Zgodnie z przewidywaniami eksperymentatorów konsekwencją zmiany w strukturze gatunkowej i wielkościowej zooplanktonu i fitoplanktonu były zmiany produkcji pierwotnej i łącznej koncentracji chlorofilu *a* (rozdz. 13.). Wprowadzenie bassy do jeziora Tuesday oraz wzrost wielkości i zmiana struktury i liczebności zooplanktonu pociągnęły za sobą spadek łącznej koncentracji chlorofilu *a* i produkcji pierwotnej, utrzymujący się jeszcze rok po reintrodukcji ryb planktonożernych. Powrót do sytuacji sprzed manipulacji był szybszy w przypadku produkcji pierwotnej niż chlorofilu, gdyż na wielkość produkcji pierwotnej duży wpływ miały szybko namnażające się glony nanoplanktonowe, natomiast o koncentracji chlorofilu *a* przed eksperymentem decydowały duże bruzdnice z rodzaju *Peridinium*, „odtworzące się” bardzo powoli po kolejnych manipulacjach. Spadkowi produkcji fitoplanktonu towarzyszył wzrost limitacji fosforowej glonów, a spadek limitacji azotowej. Jest to wynik inny niż w przypadku wielu eksperymentów biomanipulacyjnych, w których wzrostowi presji zooplanktonu na fitoplankton i zmniejszeniu koncentracji chlorofilu *a* i produkcji pierwotnej towarzyszyło pojawienie się w wodzie dużych koncentracji nie wykorzystanych pierwiastków biogennych, głównie fosforu.

Ostatnim komponentem sieci troficznej poddanym analizie był heterotroficzny zespół mikroorganizmów, czyli bakterie i pierwotniaki (rozdz. 14.). Autorzy stwierdzili, że wywołany manipulacją rybami efekt kaskady troficznej był tylko w niewielkim stopniu widoczny na poziomie bakterii i heterotroficznych pierwotniaków; odnotowano słabo zaznaczoną korelację pomiędzy koncentracją chlorofilu *a* a produkcją bakterii. Eksperymenty w zagrodach wykazały ponadto, że bakterie reagowały na zmiany fitoplanktonu i wzrost koncentracji pierwiastków biogennych, szczególnie

fosforu, ale nie na zmiany zooplanktonu. Podobnie heterotroficzne pierwotniaki nie podlegały zmianom pod wpływem zmian zooplanktonu.

W rozdziale 15. autorzy przedstawili swoje badania nad pozostałościami w osadach barwników fotosyntetycznych i szczątków zooplanktonu, które według nich są bardzo skuteczną metodą analizy zmian zachodzących w ekosystemie. Badania te wykazały, że analiza karotenoidów i chlorofilu dopływających do osadów dennych pozwala odtworzyć skład fitoplanktonu. Natomiast szczątki zooplanktonu, szczególnie *Cladocera*, dokładnie odzwierciedlają skład gatunkowy, strukturę wielkościową, a nawet intensywność presji roślinożernego zooplanktonu. Autorzy pokazują, że również badania paleolimnologiczne pozwalają na dokładne odtworzenie wszelkich dawnych zmian w strukturze troficznej ekosystemu, aż do poziomu mikroorganizmów. Konfrontacja takich „historycznych” wyników ze współczesnymi wykazała dużą zgodność. Według autorów umożliwia to wykorzystanie tanich metod paleolimnologicznych w zdobywaniu informacji o funkcjonowaniu ekosystemów w przeszłości oraz wykorzystanie tej wiedzy przy przewidywaniu zmian w ekosystemach poddanych manipulacji.

Do przewidywania zmian w ekosystemach wykorzystywane są modele symulacyjne, stanowiące uproszczenie zależności występujących w naturze. Modele te, jak twierdzą autorzy w rozdziale 16., dostarczają często niepełnych informacji o potencjalnych zmianach, ale pomagają uporządkować pomysły i idee dotyczące eksperymentów. Pozwalają także skoncentrować się na najważniejszych elementach i umożliwiają taką konstrukcję teoretyczną, że można ją łatwo zweryfikować empirycznie i eksperymentalnie. Ponadto ewentualna niezgodność modelu z wynikami badań, co miało miejsce w przypadku modeli wykorzystanych przy konstruowaniu omawianego eksperymentu, pomaga zidentyfikować kluczowe elementy decydujące o funkcjonowaniu konkretnego ekosystemu.

W ostatnim, 17. rozdziale autorzy starali się podsumować i osadzić wyniki eksperymentu w szerszym kontekście zależności kaskady troficznej od zasobów fosforu, zmienności ekosystemów, zależności mikrobiologicznych i dopływu pierwiastków biogennych oraz zależności pomiędzy litoralem i pelagiałem. Według autorów kaskada troficzna występuje w większości ekosystemów jeziornych, czasem doprowadzając do spektakularnych efektów, czasem pozostając zupełnie nie zauważoną.

Recenzowana książka zawiera bardzo bogaty materiał eksperymentalny i stanowi dobre źródło najnowszych informacji dotyczących badań kaskady troficznej. Rozdziały poświęcone analizie statystycznej, badaniom osadów dennych i modelowaniu mają ogólny charakter i mogą być wykorzystywane przy planowaniu badań i rozwiązywaniu problemów kaskady troficznej w rozmaitych sytuacjach troficznych i klimatycznych. Do nielicznych słabości książki (i eksperymentu, który opisuje) zaliczyć można brak pełnej charakterystyki jezior. Ograniczenie się do danych geologiczno-kartograficznych zmusza czytelnika do wertowania całej książki w poszukiwaniu np. koncentracji pierwiastków biogennych, chlorofilu *a* czy produkcji pierwotnej przy ustalaniu statusu troficznego jezior. Ponadto można odnieść wrażenie, że zmiany w obsadzie ryb wymykały się czasem spod kontroli eksperymentatorów, powodując, że eksperyment stawał się chaotyczny i trochę przypadkowy. Częste „odwrotne” manipulacje pozbawiały część eksperymentu klarowności. Możliwe, że można było z nich zrezygnować, tym bardziej że jak zauważyli sami autorzy, wykazanie rzeczywistych zmian w skali ekosystemu pod wpływem manipulacji na najwyższych poziomach troficznych wymagałoby wieloletnich badań. Recenzowana książka warta jest polecenia profesjonalnym badaczom zajmującym się kaskadą troficzną i biomanipulacją.

Iwona Jasser