

Funkcjonowanie kaskad troficznych w ekosystemach leśnych; przykłady z parków narodowych Ameryki Północnej

Jerzy Szwagrzyk

Abstrakt. Długoterminowe badania w prowadzone w warunkach naturalnych są jedyną drogą do poznania tego, jak funkcjonują złożone układy ekologiczne. Dotyczy to szczególnie kaskad troficznych z udziałem dużych drapieżników lądowych. W tej dziedzinie najdłuższe ciągi obserwacyjne pochodzą z parku narodowego Isle Royale w Michigan, gdzie przez 60 lat śledzona była dynamika populacji łosia i wilka. Z kolei reintrodukcja wilków do parku narodowego Yellowstone przed 25 laty stworzyła unikalną okazję do śledzenia dynamiki populacji drapieżnika oraz jego wpływu na populacje ssaków kopytnych w najstarszym parku narodowym świata. Oba przykłady – Isle Royale, jak i Yellowstone – dostarczyły ogromnej ilości danych, a zarazem silnie wpłynęły na teoretyczne ujęcie problematyki funkcjonowania układów drapieżca-ofiara w realnych ekosystemach. Przykład Isle Royale pokazuje dobitnie znaczenie łączności ekologicznej. Duża wyspa na Jeziorze Górnym, która sześćdziesiąt lat temu wydawało się być idealnym obiektem badań nad dynamiką populacji roślinożerców i drapieżników, wykazała z czasem istotne ograniczenia. Z kolei przykład Yellowstone pokazuje, jak mocno układ drapieżca-ofiara zmienia się w czasie, podlegając wyraźnym wpływom czynników zewnętrznych. Dzieje się tak nawet w warunkach parku narodowego bardzo rozległego w porównaniu z obszarami chronionymi środkowej Europy.

Słowa kluczowe: dynamika populacji, kaskada troficzna, układ drapieżca-ofiara, zgryzanie odnowień

Abstract. Functioning of trophic cascades in forest ecosystems: Examples from the national parks of North America. Long-term research in natural conditions are the only way to learn about functioning of complex ecological systems. That refers especially to trophic cascades involving large carnivores in terrestrial ecosystems. The longest records of data from measurements and observations of that kind come from the Isle Royale National Park, where the dynamics of populations of moose and wolf has been followed for 60 years. The reintroduction of wolves to the Yellowstone National Park 25 years ago created a unique opportunity for studying the population dynamics of the predator and its influence upon the populations of ungulates in the oldest national park of the world. Both examples – Isle Royale and Yellowstone – provided large amount of new data and affected the theoretical approach to the functioning of predator-prey systems in real ecosystems. The example of Isle Royale shows the importance of ecological connectivity. Large island on Lake Superior that sixty years ago seemed an ideal object for studying the dynamics of populations of herbivores and their predators, eventually revealed its limitations. On the other hand, the example of Yellowstone N. P. shows, how much

the predator-prey system changes over time under the influence of the external factors. That happens even in the national park which is very large in comparison with the protected areas in Central Europe.

Key words: population dynamics, trophic cascade, predator-prey system, browsing of forest regeneration

Wstęp

Termin „kaskada troficzna” jest używany w ekologii w odniesieniu do modelu regulacji ekosystemu „z góry”; oznacza taki układ ekologiczny, w którym organizmy reprezentujące wyższy poziom troficzny oddziałują silnie na organizmy z niższego poziomu troficznego (Eisenberg i in. 2013), ograniczając ich produkcję, biomasę i liczebność (ryc. 1). Koncepcja ta została sformułowana pod koniec lat 50-tych ubiegłego wieku (Hairston i in. 1960), ale prawdziwy wysyp publikacji na ten temat nastąpił dopiero w ostatnich dziesięcioleciach (Ripple i Beschta 2003, Kaufmann i in. 2010, Ripple i in. 2016).



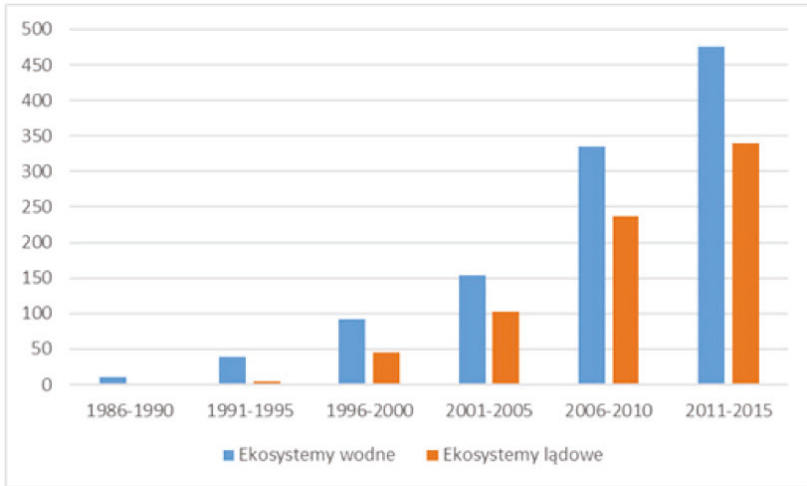
Na podstawie: Eisenberg i in. 2013

Ryc. 1. Schemat kaskady troficznej

Ryc. 1. Trophic cascade scheme

Wcześniejsze badania nad kaskadami troficznymi prowadzono głównie w ekosystemach wodnych. W latach 80-tych i 90-tych XX wieku popularne było hasło „biomanipulacja”, przez co rozumiano zapobieganie eutrofizacji zbiorników wodnych oraz zakwitom glonów poprzez wykorzystanie schematu kaskady troficznej w jeziorach czy rzekach (Dawidowicz 1986). W obecnym stuleciu duża część badań nad kaskadami troficznymi jest prowadzona w ekosystemach lądowych (ryc. 2), a jednym z bodźców do ich podjęcia była udana reintrodukcja wilka w parku narodowym Yellowstone w roku 1995 (Ripple i Beschta 2003).

Schemat funkcjonowania kaskady troficznej wydaje się prosty, ale rzeczywistość jest bardziej złożona. Założenie, że wystarczy przywrócić drapieżnika do ekosystemu aby na zasadzie funkcjonowania kaskady troficznej radykalnie zmienić relacje między roślinożercami i roślinnością, okazało się w znacznej mierze złudne. Zwierzęta drapieżne wpływają na liczebność swoich ofiar, ale charakter i siła tego oddziaływania zależy też od wielu innych czynników



Ryc. 2. Liczba publikacji na temat kaskad troficznych (na podstawie Ripple i in. 2016)
Ryc. 2. Number of publications on trophic cascades (based on Ripple et al 2016)

(Kaufmann i in. 2007, Eisenberg i in. 2013). Na pytanie: „czy drapieżcy skutecznie ograniczają liczebność populacji roślinożerców?” nie ma jednej uniwersalnej odpowiedzi.

Przykłady funkcjonowania kaskad troficznych w ekosystemach leśnych

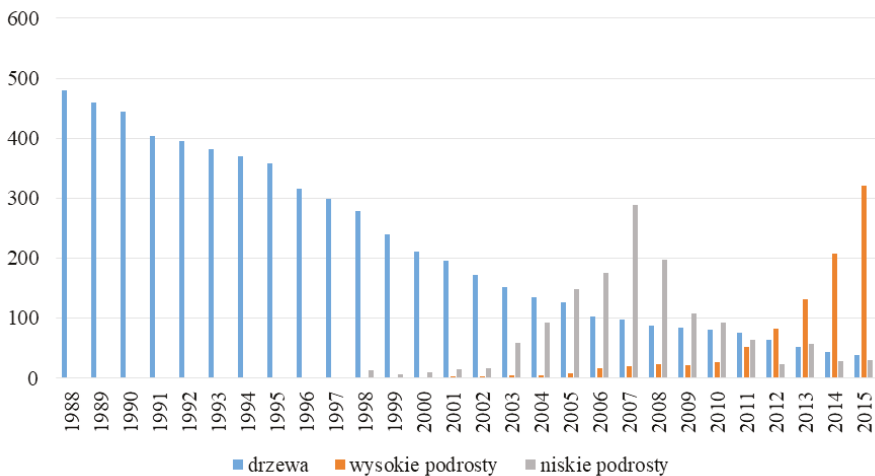
Długoterminowe badania w prowadzone w warunkach naturalnych są najlepszą drogą do poznania tego, jak funkcjonują złożone układy ekologiczne (Boyce 2018). Dotyczy to szczególnie kaskad troficznych z udziałem dużych drapieżników lądowych. W tej dziedzinie najdłuższe ciągi obserwacyjne pochodzą z parku narodowego Isle Royale w Michigan, gdzie przez 60 kolejnych lat w sposób ciągły obserwowana była dynamika populacji łosia i wilka (Peterson 1999, Peterson i Vucetich 2017). Z kolei reintrodukcja wilków do parku narodowego Yellowstone przed 25 laty stworzyła unikalną okazję do śledzenia dynamiki populacji drapieżnika oraz jego wpływu na populację ssaków kopytnych w najstarszym parku narodowym świata (Smith i in. 2003, Ripple i in. 2016).

Przykład 1 – Park Narodowy Isle Royale

Utworzony w roku 1940 Park narodowy Isle Royale na Jeziorze Górnym w USA jest od roku 1949 zasiedlony przez populację wilka; łosie pojawiły się tam wcześniej. Od roku 1958 prowadzone są tam regularne obserwacje i liczenia populacji obu gatunków (Mech 1966); jest to jeden z najdłuższych tego typu ciągów obserwacyjno-pomiarowych na świecie. Park ten, pozbawiony stałych osad ludzkich, wydawał się idealnym miejscem do tego typu badań; wyspa ma powierzchnię 540 kilometrów kwadratowych, a jej odległość od stałego lądu wynosi około 30 km. Teren badań jest zatem niezbyt duży i wyraźnie izolowany, co ułatwia badania populacyjne. W dodatku lasy na Isle Royale nie są zbyt silnie zwarte i w zimie, na tle śniegu zarówno łosie, jak i wilki da się obserwować i liczyć z powietrza. W oparciu o wyniki tych badań napisano wiele publikacji, w tym parę książek fundamentalnych dla znajomości relacji

między drapieżnikiem a ofiarą (Mech 1966, Peterson 1995). Populacje wilka i łosia w ciągu ponad 60 lat wykazywały dużą dynamikę, która jednak nie przypominała typowych oscylacji przewidywanych przez modele układu drapieżca-ofiara (Krebs 2011). Z czasem okazało się, że czynników wpływających istotnie na dynamikę tego układu jest znacznie więcej: choroby i pasożyty (zarówno po stronie wilka, jak i po stronie łosia), zmienne warunki pogodowe, a zwłaszcza głębokość i rodzaj pokrywy śnieżnej w zimie (Peterson i Vucetich 2017). W efekcie istniejące obecnie modele układu drapieżca-ofiara nie są w stanie trafnie przewidzieć zmian liczebności obu gatunków nawet w stosunkowo krótkim czasie.

Głównym pokarmem zimowym łosia na Isle Royale są podrosty jodły balsamicznej *Abies balsamea*. W okresie maksymalnego zagęszczenia populacji łosia w połowie lat 90-tych ubiegłego wieku zasoby młodych jodeł zostały mocno wyeksploatowane wskutek zgrzyzania, co przyczyniło się do krachu populacji łosia zimą 1997 roku. W następnych latach populacja łosia, poddana silnej presji drapieżnictwa wilków, utrzymywała się na stosunkowo niskim poziomie. Pozwoliło to na rozwój podrostów jodły balsamicznej (ryc. 3). Jednak ostatnio, gdy populacja wilka zmalała do dwóch osobników a populacja łosia wzrosła do niemal 1500 sztuk odnawianie jodły balsamicznej na Isle Royale stanęło znowu pod znakiem zapytania (Peterson i Vucetich 2017). Warto przy okazji dodać, że w odróżnieniu od naszej jodły, jodła balsamiczna jest gatunkiem stosunkowo krótko żyjącym, nie przekraczającym na ogół wieku 100 lat. Zatem nawet trwająca przez kilka dekad silna presja roślinożerców może się przyczynić do lokalnego zmarginalizowania tego gatunku.



Ryc. 3. Struktura wielkości populacji *Abies balsamea* w zachodniej części Isle Royale w latach 1988-2015 (na podstawie: Peterson i Vucetich 2017)

Ryc. 3. The size structure of the *Abies balsamea* population in the western part of the Isle Royale in 1988-2015 (based on: Peterson and Vucetich 2017)

Przykład wilków i łosia na Isle Royale jest bardzo pouczający. Po pierwsze, okazało się, że nawet stosunkowo prosty układ drapieżca-ofiara wykazuje bardzo skomplikowaną dynamikę

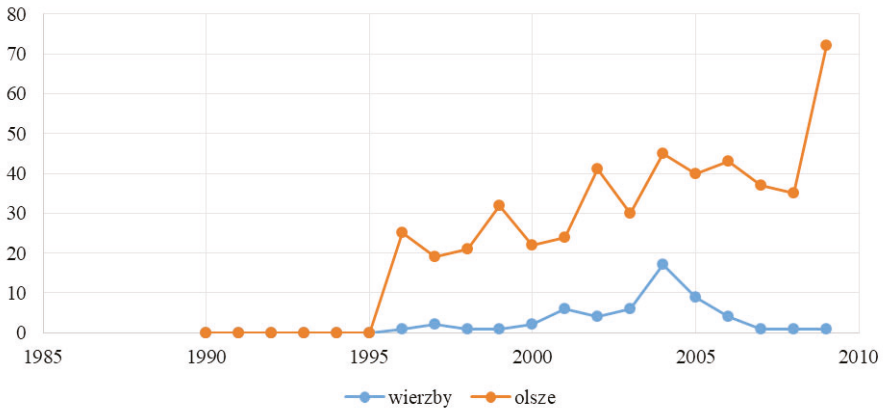
i jest praktycznie nieprzewidywalny. Po drugie, populacje w warunkach wyspowych (nawet jeżeli wyspa jest stosunkowo duża) funkcjonują inaczej niż populacje na głównym lądzie. Wbrew nadziejom ekologów z XX wieku wyspy nie mogą stanowić "naturalnych laboratoriów" do badań ekosystemów lądowych, bo ich skład gatunkowy jest z reguły silnie zubożony, a wiele procesów ekologicznych zachodzi inaczej niż na większych obszarach lądowych.

Przykład 2 – Park Narodowy Yellowstone

Najstarszy na świecie park narodowy Yellowstone jest chroniony od 1873 roku; pomimo to w latach 30-tych ubiegłego wieku wytopiono tam wilka (Smith i in. 2003). Takie było wówczas podejście do ochrony przyrody; dzisiaj patrzymy na to z niedowierzaniem i oburzeniem, ale być może nasi następcy będą podobnie spoglądać na niektóre z naszych obecnych działań w parkach narodowych czy rezerwach. W latach 80-tych XX wieku pojawiła się koncepcja reintrodukcji wilka do Yellowstone. Nie było to łatwe, wymagało długotrwałych rozmów z lokalnymi społecznościami oraz zadeklarowania „eksperymentalnego” charakteru populacji w Yellowstone, związanego z zawieszeniem statusu ochronnego tego gatunku na obszarach otaczających tereny chronione (Smith i in. 2003). W roku 1995 po okresie aklimatyzacji wypuszczono z zagrody wilki przywiezione z Gór Skalistych w Kanadzie. Wilki doskonale poradziły sobie w nowym miejscu, a ich populacja szybko wrastała, osiągając po 10 latach liczbę niemal 200 osobników. W następnych latach wiele wilków wyemigrowało poza teren parku (niektóre z nich zostały zastrzelone przez myśliwych i farmerów poza granicami obszarów chronionych), a liczebność wilków w Yellowstone ustabilizowała się na poziomie około 100 sztuk (Smith i in. 2018).

Po reintrodukcji wilka w Yellowstone przeprowadzono tam wiele badań, które przyczyniły się do ogromnego wzrostu wiedzy na temat tego gatunku (Smith i in. 2003, Boyce 2018). Jednym z ważnych tematów badawczych był pośredni wpływ wilków – poprzez oddziaływanie na populację jeleni – na odnowienia gatunków liściastych (Ripple i Beschta 2003, Kaufmann i in. 2010). Park narodowy Yellowstone jest pokryty głównie lasami iglastymi złożonymi z sosny wdmowej *Pinus contorta*, rzadko zgrzyzanej przez jeleniowate. Dlatego niezbyt liczne odnowienia gatunków liściastych: osik, olsz i wierzb są ważnym zimowym pożywieniem dla jeleni, które pozostają na zimę w parku. Od czasu wytopienia wilka na początku lat 30-tych XX wieku problem odnowienia braku osiki często powracał w literaturze i był jednym z głównych bodźców do podjęcia prac nad reintrodukcją wilka (Smith i in. 2003).

To, w jakim stopniu przywrócenie wilka do ekosystemu Yellowstone wpłynęło na regenerację gatunków liściastych jest obecnie przedmiotem ożywionej debaty naukowej (Ripple i Beschta 2003, Kaufmann i in. 2010). Niewątpliwie w wielu miejscach na terenie parku odnowienia zaczęły przyrastać, a ich zagęszczenie uległo zwiększeniu (ryc. 4). Udokumentowano to w szeregu publikacji (Ripple i n. 2015, Beschta i Ripple 2016). Nie dotyczy to jednak całej powierzchni parku, w wielu miejscach presja jeleni na odnowienia w dalszym ciągu silnie hamuje ich rozwój. W rezultacie tych procesów teren parku narodowego staje się przestrzenią bardziej zróżnicowaną (Boyce 2018). Ponadto na terenie parku zachodzi równolegle wiele innych procesów, które być może, chociaż niekoniecznie, są również powiązane z przywróceniem wilka do ekosystemu Yellowstone. Wzrosło zagęszczenie niedźwiedzi grizzly oraz ich drapieżnictwo na cielętach jeleni; wzrasta populacja bobrów i liczba budowanych przez nie tam, co lokalnie zmienia doliny potoków i zwiększa siedliska dogodne dla wierzb; wzrosła znacznie liczba bizonów, które po raz pierwszy w historii parku Yellowstone są w nim bardziej liczne niż jelenie (Boyce 2018). Z kolei odkąd zaczęto badać populację jeleni przy pomocy



Ryc. 4. Dynamika pojawiania się odnowień w parku narodowym Yellowstone... (na podstawie Ripple i in. 2016)
Ryc. 4. Dynamics of renewal in Yellowstone National Park... (based on Ripple et al 2016)

metod telemetrycznych okazało się, że żadne z sześciu dużych stad bytujących przynajmniej okresowo na terenie parku nie spędza na jego terenie całego roku, a obszar objęty ich migracjami jest w sumie kilkakrotnie większy niż powierzchnia parku.

Wilki są ważnym składnikiem ekosystemu Yellowstone, ale funkcjonują w sieci bardzo skomplikowanych zależności. Cały układ i poszczególne jego elementy wykazują przy tym dużą dynamikę. Niezwykle eksperyment ekologiczny, jakim było przywrócenie wilka parkowi narodowemu Yellowstone pokazuje, że rzeczywiste ekosystemy są bardziej skomplikowane, a ich dynamika trudniejsza do przewidzenia niżby na to wskazywały modele kaskad troficznych.

Podsumowanie

Oba przykłady – zarówno Isle Royale, jak i Yellowstone – dostarczyły ogromnej ilości danych, a zarazem silnie wpłynęły na teoretyczne ujęcie problematyki funkcjonowania układów drapieżca-ofiara w realnych ekosystemach. Przykład Isle Royale pokazuje dobitnie znaczenie łączności ekologicznej; duża wyspa na Jeziorze Górnym, która sześćdziesiąt lat temu wydawało się być idealnym obiektem badań, przy braku łączności z głównym łądem jest po prostu za mała na to, aby populacje drapieżnika i ofiary mogły na niej współwystępować przez długi czas (Peterson i Vucetich 2017). Dlatego obecnie planuje się wprowadzenie na wyspę kilkudziesięciu osobników wilka, aby odrodzić szczątkową już obecnie populację tego gatunku.

Z kolei przykład Yellowstone pokazuje, jak mocno układ drapieżca-ofiara zmienia się w czasie, podlegając wyraźnym wpływom czynników zewnętrznych (Boyce 2018). Mimo że park narodowy Yellowstone obejmuje obszar niemal 9 tysięcy kilometrów kwadratowych (a wraz z okolicznymi terenami chronionymi nawet ponad 20 tysięcy kilometrów kwadratowych) na dynamikę populacji roślinożerców i drapieżców nadal silnie wpływa to, co dzieje się poza granicami obszaru chronionego. Nawet bardzo duże obszary chronione nie mogą funkcjonować jak wyspy; zapewnienie przebiegu naturalnych procesów wymaga także odpowiednich działań w ich otoczeniu i próby godzenia funkcji gospodarczych z funkcjami ochronnymi. O ile w przypadku

lasów federalnych na ogół udaje się pogodzić gospodarowanie z ochroną przyrody, to z prywatnymi właścicielami gruntów i hodowcami bydła sprawa jest znacznie trudniejsza. Nawet w przypadku najstarszego parku narodowego wiele problemów nadal czeka na swoje rozwiązanie.

Literatura:

- Beschta R. L., Ripple W. J. 2016. Riparian vegetation recovery in Yellowstone; The first two decades after wolf reintroduction. *Biological Conservation* 198: 93-103.
- Boyce M. S. 2018. Wolves for Yellowstone: dynamics in time and space, *Journal of Mammalogy* 99, 5: 1021-1031.
- Dawidowicz P. 1986. Biomanipulacja II. Oddziaływanie na fitoplankton poprzez przekształcanie struktury troficznej biocenozy wodnych. *Wiadomości Ekologiczne* 32, 4: 381-401.
- Eisenberg C., Seager S. T., Hibbs D. E. 2013. Wolf, elk, and aspen food web relationships: Context and complexity. *Forest Ecology and Management* 299: 70-80.
- Hairton, N. G., Smith, F. E. and Slobodkin, L. B. (1960). Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94, 421-425
- Kaufmann M. J., Brodie J. F., Jules E. S. 2010. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. *Ecology* 91: 2742-2755.
- Kaufmann M. J., Varley N., Smith D. W., Stahler D. R., MacNulty D. R., Boyce M. S. 2007. Landscape heterogeneity shapes predation in a newly restored predator-prey system. *Ecology Letters* 10: 690-700.
- Krebs C. J. 2011. *Ekologia*. PWN, Warszawa.
- Mech D. L. *The Wolves of Isle Royale. Fauna of the National Parks of the United States Series 7, US Department of the Interior, Washington.*
- Peterson R. O. 1995. *The Wolves of Isle Royale: A Broken Balance*. Willow Creek Press, Minocqua, Wisconsin.
- Peterson R. O. 1999. Wolf-moose interaction on Isle Royale: the end of natural regulation? *Ecological Applications* 9: 10-16.
- Peterson R. O., Vucetich J. A. 2017. *Ecological Studies of Wolves on Isle Royale. Annual Report 2016-17*. School of Forest Resources and Environmental Science, Michigan Technological University, Houghton, Michigan.
- Ripple W. J., Beschta R. L. 2003. Wolf reintroduction, predation risk, and cottonwood recovery in Yellowstone National Park. *Forest Ecology and Management* 184: 299-313.
- Ripple W. J., Beschta R. L., Painter L. E. 2015. Trophic cascades from wolves to alders in Yellowstone. *Forest Ecology and Management* 354: 254-260.
- Ripple W. J., Estes J. A., Schmitz O. J., Constant V., Kaylor M. J., Lenz A., Motley J. L., Self K. E., Taylor D. S., Wolf C. 2016. What is a Trophic Cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 31, 11: 843-849.
- Smith D. W., Peterson R. O., Houston D. B. 2003. Yellowstone after Wolves. *BioScience* 53, 4: 330-340.
- Smith, D., Stahler D., Cassidy K., Stahler E., Metz B., Cassidy B., Koitzsch L., Harrison Q., Thomas-Kuzilik R., McIntyre R., Cato E. 2018. *Yellowstone National Park Wolf Project Annual Report 2017*. National Park Service, Yellowstone Center for Resources, Yellowstone National Park, WY, USA, YCR-2018-03.

Jerzy Szwaagrzyk

Zakład Bioróżnorodności Leśnej

Instytut Ekologii i Hodowli Lasu

Uniwersytet Rolniczy im. Hugona Kołłątaja w Krakowie