

DAGMARA RACHALEWSKA

*Uniwersytet Łódzki
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Banacha 12/16, 90-237 Łódź
E-mail: dagmara@biol.uni.lodz.pl*

„INVASIONAL MELTDOWN” ZBIEG OKOLICZNOŚCI CZY REGUŁA?

WSTĘP

Wraz z postępowaniem cywilizacyjnym, rozwojem handlu i nasileniem transportu powstało wiele możliwości pokonywania naturalnych barier, które wcześniej skutecznie uniemożliwiały rozprzestrzenianie się organizmów. Przemieszczanie się roślin i zwierząt jest procesem ciągłym i zachodzi nieprzerwanie od zawsze, działalność ludzka jednak istotnie przyspieszyła jego tempo oraz zwiększyła skalę przestrzenną. Pojawianie się obcych organizmów może prowadzić do utraty lokalnej różnorodności biologicznej poprzez zanik gatunków rzadkich i endemicznych, konsekwencją czego jest rosnąca homogenizacja ekosystemów (COPP i współaut. 2005, GARCIA-BERTHOU 2007, RICCIARDI i MACISAAC 2011). Gatunki obce wprowadzane do ekosystemów przypadkowo lub celowo, utrzymujące się i powiększające swoje populacje, wchodzi w interakcje z gatunkami rodzimymi stanowiąc jedno z głównych zagrożeń dla różnorodności biologicznej. Z drugiej jednak strony, rodzaj tych oddziaływań może decydować o sukcesie lub porażce danego obcego gatunku w nowo zasiedlonym ekosystemie.

Jedną z pierwszych hipotez wiążących biologiczne interakcje i możliwość osiedlenia się gatunków obcych w nowych ekosystemach została zaproponowana przez ELTONA (1958). Model odporności biotycznej (ang. biotic resistance) zakłada, że ekosystemy stabilne i bogate w gatunki są mniej podatne na inwazje gatunków obcych. Przewiduje, iż próba inwazji spowoduje, że w takim eko-

systemie utrzymanie się gatunku inwazyjnego będzie ograniczone poprzez nasilone oddziaływanie pomiędzy gatunkami (silniejszą konkurencję), które spowodują zanikanie poszczególnych gatunków, w tym obcych (m in. ELTON 1958, CASE 1990, RICCIARDI 2001). Zatem zróżnicowany gatunkowo zespół rodzimych drapieżników, pasożytów, patogenów i konkurentów będzie stanowił biologiczną barierę dla rozprzestrzeniania się obcych organizmów (SIMBERLOFF i VON HOLLE 1999). Hipoteza ta oparta jest na modelach matematycznych, w praktyce jednak liczba gatunków obcych istotnie wzrasta z roku na rok i kolonizują one ekosystemy o dużej i małej różnorodności biologicznej, jak również te zdegradowane (RICCIARDI 2001).

Inna hipoteza, umiarkowanych zaburzeń (ang. intermediate disturbance hypothesis, IDH), dotyczy różnorodności biologicznej w szerokim kontekście, bez związku z pochodzeniem gatunków, które tę różnorodność tworzą. Zauważono jednak, że hipoteza ta da się zaadaptować do ekologii inwazji, gdyż ma odniesienie do problemu podatności danych ekosystemów na inwazje biologiczne w kontekście interakcji między organizmami. Fundamentalnym założeniem hipotezy umiarkowanych zaburzeń jest kompromis pomiędzy konkurencyjnością gatunków a ich tolerancją na zaburzenia w środowisku (CONNELL 1978, COLLINS i współaut. 1995, SVENSSON i współaut. 2012). Różnorodność będzie największa w ekosystemach, w których zaburzenia występują umiarkowanie, ponieważ umożliwi

to współwystępowanie zarówno mocnych, wyspecjalizowanych konkurentów, jak i gatunków będących słabymi konkurentami, ale za to dobrymi kolonizatorami wolnych nisz powstałych w wyniku zaburzeń środowiska (COLLINS i współaut. 1995). Jeżeli w ekosystemie zaburzenia występują często, to jego różnorodność będzie malała, ponieważ kataklizmy i inne zdarzenia losowe będą powodować zwiększoną śmiertelność wszystkich gatunków, choć niewątpliwie te najwrażliwsze i najrzadsze będą eliminowane w pierwszej kolejności. Natomiast, jeśli zaburzenia występują rzadko i środowisko jest stabilne, to w wyniku długotrwałej konkurencji dominować zaczynają gatunki najlepiej do tych warunków dostosowane, a w wyniku konkurencyjnego wypierania ze środowiska wypadają te dostosowane gorzej. W konsekwencji, w tym przypadku bogactwo ekosystemu również będzie malało. W wyniku zaburzeń powstają wolne nisze, które mogą być zajęte przez nowe gatunki, np. tzw. gatunki pionierskie, ale również te obcego pochodzenia. Wiele gatunków obcych o dużym potencjale inwazyjnym, posiada cechy dobrych kolonizatorów, jak np. duża płodność, oportunistyczna strategia żerowania, szybki wzrost, szeroki zakres tolerancji na czynniki środowiskowe, zatem mają duże szanse zajęcia i utrzymania się w ekosystemach podatnych na zaburzenia.

Jedną z najnowszych hipotez, enemy release hypothesis (ERH), szybkie rozprzestrzenianie się gatunków obcych tłumaczy uwolnieniem ich spod presji ich naturalnych wrogów (pasożytów, patogenów, drapieżców) (m. in. RICCIARDI 2001, COLAUTTI i współaut.

2004). Zgodnie z ERH wzrost liczebności populacji, zwiększenie rozmiarów osobników gatunków obcych lub ich wpływ na gatunki rodzime związany jest z brakiem naturalnych wrogów w nowo zajmowanych ekosystemach, w porównaniu do siedliska naturalnego dla tych gatunków.

W przeciwieństwie do wspomnianych wcześniej hipotez, skupionych głównie na różnorodności ekosystemów i związanych z nią możliwościami osiedlania się w nich (ekosystemach) gatunków obcych oraz ich późniejszej ekspansji, inwazje biologiczne mogą być związane również z pozytywnymi oddziaływaniami pomiędzy gatunkami. SIMBERLOFF i VON HOLLE (1999), analizując dane literaturowe zauważyli, że pozytywne interakcje zachodzące pomiędzy gatunkami obcymi są notowane podobnie często jak negatywne. Zaproponowali model, w którym obecność w ekosystemie gatunków obcych sprzyja pojawianiu się kolejnych gatunków nierodzimych. Przybyłe wcześniej gatunki obce zmieniają bowiem ekosystem w sposób ułatwiający osiedlenie się następnym, m. in. poprzez zmienianie przez nie warunków środowiska. Hipoteza opisująca tę zależność nazywana została *invasional meltdown* (SIMBERLOFF i VON HOLLE 1999). Termin ten nie ma polskiego odpowiednika. Początkowo hasło „*meltdown*” (1965) używane było w odniesieniu do topienia się reaktorów jądrowych. Po wypadku w elektrowni Three Mile Island w 1979 r. termin ten zaczął być powszechnie stosowany i opisywał proces nieodwracalnego pogarszania się w coraz szybszym tempie (SIMBERLOFF 2006).

OBCY OBCEMU POMAGA (SIEĆ ODDZIAŁYWAŃ MIĘDZY GATUNKAMI PONTO-KASPIJSKIMI W WIELKICH JEZIORACH AMERYKAŃSKICH)

Klasycznym przykładem obrazującym model „*invasional meltdown*” jest zjawisko występujące w Wielkich Jeziorach Ameryki Północnej, gdzie zaobserwowano istotny wzrost liczby gatunków obcych w ciągu ostatnich dwustu lat. Spośród 162 gatunków nierodzimych, 40 zostało zarejestrowanych w pierwszej połowie XX w., natomiast 76 gatunków w drugiej. Od 1970 r., średnio co osiem miesięcy obserwowana jest obecność nowego gatunku obcego. Gatunki pochodzenia ponto-kaspijskiego są jednymi z najczęściej notowanych jako obce w faunie Wielkich Jezior (RICCIARDI i MACISAAC 2000), podobnie

jak w faunie wód śródlądowych Europy (BIJ DEVAATE i współaut. 2002, RICCIARDI i MACISAAC 2000). Jednym z pierwszych i najbardziej spektakularnych przykładów inwazji ponto-kaspijskiego gatunku, na skalę globalną, jest racicznica zmienna *Dreissena polymorpha* (KARATAYEV i współaut. 2002). Siedliska tworzone przez jej ustabilizowane i rozszerzające swój zasięg, zwarte kolonie mogły przyczynić się do nagłych, następujących po sobie introdukcji innych gatunków. Obecnie dno Wielkich Jezior Północnoamerykańskich w strefie litoralu pokryte jest przez racicznice. Duża liczebność *D. polymorpha* doprowadzi

ła do drastycznego spadku liczebności oraz wyginięcia rodzimych małży (RICCARDI i MACISAAC 2011). Powstanie siedlisk, utworzonych przez kolonie racicznicy, przyspieszyło wzrost biomasy obcego, również ponto-kaspijskiego kielża *Echinogammarus ischnus*, umożliwiając kolonizację obszarów wcześniej niedostępnych dla tego gatunku. W wielu rzekach, związanych z systemem Wielkich Jezior, zaobserwowano ustępowanie rodzimego gatunku kielża *Gammarus fasciatus* na rzecz *E. ischnus* (DERMOTT i współaut. 1998, RICCIARDI 2001). Z kolei *E. ischnus* jest dominującym gatunkiem w diecie młodocianych osobników babki byczej (*Neogobius melanostomus*). Ta ponto-kaspijska ryba zawleczona została do Wielkich Jezior w wodach balastowych statków prawdopodobnie pod koniec lat 80. XX w (JUDE i współaut. 1992). Co ciekawe, dorosłe osobniki babki byczej żywią się racicznicą. Ponadto, ogromne ilo-

ści filtrujących małży wpływają na przejrzystość wody, co umożliwiło rozwój nie tylko rodzimych, ale także obcych gatunków makrofitów (m. in. wywłócznika kłosowego rodzimego dla Europy, Azji i północnej Afryki). Do innych beneficjentów, korzystających z obecności racicznicy, należą m. in. ponto-kaspijski stułbiopław *Cordylophora caspia* czy europejski ślimak zagrzebka, pospolita *Bithynia tentaculata*. *C. caspia* wykorzystuje muszle *D. polymorpha* jako podłoże, a także żywi się jej larwami. Natomiast powierzchnia jaką tworzą gęste kolonie racicznicy, pokryta bogatą mikroflorą, umożliwiła potrojenie liczebności populacji zagrzebki pospolitej, która chętnie żywi się mikroorganizmami i wykorzystuje muszle *D. polymorpha* jako schronienie przed większymi drapieżnikami (SIMBERLOFF i VON HOLLE 1999, RICCARDI i MACISAAC 2000, RICCIARDI 2001).

EMIGRANCI Z RÓŻNYCH STRON – EKSPANSJA OBCEGO GATUNKU UWOLNIONEGO OD KONKURENCJI

Innym przykładem, który dobrze obrazuje pozytywne oddziaływania pomiędzy gatunkami obcymi jest inwazja małża *Gemma gemma*, pochodzącego z atlantyckiego wybrzeża Ameryki Północnej, w Zatoce Bodega (północna Kalifornia, USA). Pierwsze informacje o pojawieniu się *G. gemma* na zachodzie Stanów Zjednoczonych pochodzą z końca XIX w. Początkowo gatunek ten nie stanowił większego zagrożenia i współwystępował z rodzimymi małżami z rodzaju *Nutricola* sp.. Jednak, kiedy w 1989 r. na tym obszarze pojawił się krab brzegowy (*Carcinus maenas*), rodzimy dla wybrzeży Europy oraz Północnej Afryki, zaobserwowano gwałtowny wzrost liczebności populacji *G. gemma*. Badania przeprowadzone przez GROSHOLZA (2005) wykazały, że krab ten preferował jako swoje ofiary rodzime gatunki małży z rodzaju *Nutricola* (*N. tantilla* i *N. confusa*) głównie ze względu na ich większe rozmiary w stosunku do ga-

tunku obcego. Ponadto, u rodzimych małży występuje dymorfizm płciowy, w przeciwieństwie do *G. gemma*, gdzie brak jest dymorfizmu. Dlatego też drapieżne kraby zjadają głównie duże samice *Nutricola* sp., ograniczając w ten sposób możliwości reprodukcyjne gatunku. Intensywna presja drapieżnicza na rodzimych małżach doprowadziła do drastycznej redukcji ich liczebności. Wobec braku konkurencji, populacja *G. gemma* mogła rozwijać się bez przeszkód. Możliwe, że ekspansja gatunku obcego *G. gemma* oraz jego rosnąca liczebność spowoduje, że inwazyjny krab *Carcinus maenas* zmieni swoje preferencje względem małży rodzimych. Jak na razie jednak, wspomniane wyżej obce gatunki: małż i krab, choć pochodzą z innych rejonów świata, wzajemnie wspomagają się w rozszerzaniu swoich zasięgów i zwiększaniu swojej liczebności, co negatywnie wpływa na liczebność populacji gatunku rodzimego.

CYKL ŻYCIOWY SIĘ ZAMYKA

W Europie Zachodniej specyficzna kombinacja gatunków obcych umożliwiła zamknięcie cyklu życiowego przywry *Bucephalus polymorphus* (RICCARDI i MACISAAC 2011), rodzimej dla Europy Wschodniej oraz Zachodniej Syberii (KVACH i MIERZEJEWSKA

2011). Cykl życiowy *B. polymorphus* rozpoczyna się od pojawienia się pierwszego stadium larwalnego, miracidium, które rozwija się w ciele pierwszego żywiciela pośredniego, racicznicy zmiennej (żywiciel obligatoryjny). Miracidium rozwija się w sporocystę,

w sporocystach zaś dojrzewają cerkaria. Dojrzałe cerkaria opuszczają muszlę racicznicy i dostają się do wody. Drugim żywicielem pośrednim najczęściej są ryby z rodziny karpowatych, u których cerkaria przekształcają się w metacerkaria. Żywicielem ostatecznym *B. polymorphus* są ryby drapieżne, takie jak sandacz, polujące na mniejsze ryby karpowate. W ciele drapieżników larwy przywry dojrzewają i stają się dojrzałe płciowo. Po zapłodnieniu cykl *B. polymorphus* zamyka się (LAJTNER i współaut. 2008). Zatem pojawienie się pierwszego żywiciela pośredniego (racicznicy zmiennej) oraz obec-

ność jej żywiciela ostatecznego (rodzimego dla Europy sandacza *Sander lucioperca*) pozwoliło *B. polymorphus* na rozprzestrzenienie się w wodach śródlądowych i doprowadziło do wysokiej śmiertelności lokalnych populacji ryb karpowatych (jako drugiego żywiciela pośredniego) (RICCARDI i MACISAAC 2011, RICCIARDI 2001). Co ciekawe, *B. polymorphus* jako żywiciela pośredniego wykorzystuje również ponto-kaspijskie babki oraz trawiankę, gatunki obce dla Europy Zachodniej (MÜHLEGGGER i współaut. 2009, KVACH i MIERZEJEWSKA 2011).

DUŻY APETYT A DUŻE MOŻLIWOŚCI

Na Wyspie Wiktorii (Argentyna), w Parku Narodowym Nahuel Huapi, niecałe sto lat temu zaintrygowano dwa gatunki jeleniowatych: jelenia szlachetnego (*Cervus elaphus*) i daniela (*Dama dama*) oraz wiele gatunków drzew iglastych z rodziny sosnowatych Pinaceae, m. in. *Pseudotsuga menziesii* i *Pinus ponderosa*. NUÑEZ i współaut. (2008) przeprowadzili eksperyment mający na celu sprawdzenie hipotezy, że nierodzimne gatunki jeleni mogą kontrolować populacje obcych gatunków Pinaceae. Tymczasem *C. elaphus* i *D. dama* preferowały dominujące rodzime gatunki drzew (*Austrocedrus chilensis* i *Nothofagus dombeyi*). Preferencje jeleniowatych potencjalnie sprzyjają rozprzestrzenianiu się obcych gatunków drzew sosnowatych, które uwolnione spod presji roślinożerców mogłyby rozszerzyć swój zasięg. Jednak liczebne populacje jeleni skutecznie ograniczają wzrost zarówno rodzimych, jak i obcych gatunków drzew z rodziny Pinaceae.

Przybrzeżne strefy rzek oraz tereny podmokłe Południowozachodnich Stanów Zjednoczonych oraz Australii zostały zajęte przez europejskie gatunki roślin z rodzaju tamaryszkowatych, *Tamarix* sp. Zakorzeniają się one głęboko, intensywnie pobierając wodę, przez co obniża się poziom lustra wody. Ich liście gromadzą duże ilości soli, które następnie opadają na ziemię zasalając glebę. Konsekwencją tych zmian jest zanik rodzimych gatunków roślin oraz związanych z nimi zwierząt. W USA pojawiające się w ten sposób wolne nisze zostały zajęte przez europejskie gatunki stokłosa *Bromus* sp. Z obcymi tamaryszkowatymi związany jest także żyjący wśród ich gałęzi obcy gatunek pluskwiaka *Opsius stactogalus* (rodzimy dla Europy). Pozytywne oddziaływanie pomiędzy grzybami a pluskwiakiem *Opsius stactogalus* wpływają na zmianę charakteru gleby, co umożliwia wyeliminowanie wszelkiej roślinności rozwijającej się w sąsiedztwie *Tamarix* sp. (SIMBERLOFF i VON HOLLE 1999).

ŚWIAT SZAKŁAKA – SKOMPLIKOWANA SIĘC ZALEŻNOŚCI TROFICZNYCH POMIĘDZY GATUNKAMI Z RÓŻNYCH REJONÓW ŚWIATA

HEIMPEL i współaut. (2010) przedstawili sieć pozytywnych oddziaływań pomiędzy gatunkami inwazyjnymi (w północno-centralnych Stanach Zjednoczonych Ameryki). W centrum tych zależności znajduje się szakłak pospolity (*Rhamnus cathartica*) oraz szkodnik soi z rodziny mszycowatych, *Aphis glycines*. Szakłak pospolity został sprowadzony z Europy i zaintrygowany w Ameryce Północnej na początku XIX w. jako roślina żywopłotowa, stosunkowo szybko jednak

„uciekł” i rozprzestrzenił się w środowisku naturalnym w stanie dzikim, szczególnie na obszarach o licznych populacjach dębu. Jego opadające liście tworzą idealne środowisko dla dżdżownicy *Lumbricus terrestris* (naturalnie występującej w Europie), której działalność dodatnio wpływa na wzrost i dyspersję szakłaka, m. in. poprzez recyrkulację nutrientów, która zapewnia warunki glebowe sprzyjające przetrwaniu i kiełkowaniu nasion. Równocześnie z *L. terrestris* roz-

przeprzenia się azjatycki płazinic *Bipalium adventitium*, który z konieczności żeruje na *L. terrestris*, ponieważ brak jest rodzimych gatunków dżdżownic. Rozszerzanie zasięgu szakłaka pospolitego wspierane jest za pośrednictwem ptaków, które roznoszą nasiona, w tym szpaka zwyczajnego (*Sturnus vulgaris*), który również pochodzi z Europy. W zimie szakłak pospolity stanowi miejsce schronienia dla dwóch obcych gatunków szkodników. Jednym z nich jest grzyb *Puccinia coronata*, patogen roślin, którego głównym żywicielem jest owies zwyczajny (*Avena sativa*). Drugim, wspomniany wcześniej *Aphis glycines*, szeroko rozpowszechniony szkodnik na polach uprawnych soi, która jest jego żywicielem. Ponadto, wiele obcych dla Ameryki Północnej owadów żywi się *A. glycines*, m. in. biedronka *Harmonia axy-*

ridis (rodzima dla wschodniej Azji) i drobny chrząszcz z rodziny biegaczowatych, skoropek *Agonum muelleri* (naturalnie występujący w Palearktyce). Równoległe (lub niewiele później) z introdukcją *A. glycines* pojawił się także jego pasożyt – bleskotek *Aphelinus certus*. Spośród jedenastu przedstawionych gatunków wchodzących ze sobą w pośrednie lub bezpośrednie interakcje, trzy, to celowo introdukowane gatunki, które stały się inwazyjne (*R. cathartica*, *S. vulgaris*, *L. terrestris*), pięć zostało wprowadzonych przypadkowo (*B. adventitium*, *A. glycines*, *P. coronata*, *A. muelleri* i *A. certus*) oraz dwa gatunki roślin uprawnych (soja oraz owies). Ostatnim, jedenastym gatunkiem jest *H. axyridis*, którego sposób introdukcji nie jest jednoznacznie określony (zaintryduktowany celowo lub incydentalnie).

BYWA, ŻE OBCY OBCEMU WILKIEM – PRZYKŁADY NIE WSPIERAJĄCE HIPOTEZY „INVASIONAL MELTDOWN”

W literaturze znajdziemy jednak wyniki badań wskazujące na negatywny wpływ introdukowanych gatunków na siebie. Jest to związane m. in. z tym, że gatunki obce mogą korzystać z tych samych zasobów lub zajmować te same nisze ekologiczne. Na wybrzeżu atlantyckim Ameryki Północnej w Nowym Jorku i w New Jersey w 1817 r. zaobserwowano kraba zielonego (*Carcinus maenas*) (rodzimego dla północno-wschodniego wybrzeża Oceanu Atlantyckiego oraz Morza Bałtyckiego), który do końca stulecia rozprzestrzenił się do Zatoki Maine. Obecność kraba zielonego negatywnie wpłynęła na liczebność rodzimych omułek jadalnych (*Mytilus edulis*), które stanowiły główny składnik jego diety. Na tym samym obszarze pojawił się w latach 80. XX w. krab azjatycki (*Hemigrapsus sanguineus*), który do Zatoki Maine dotarł w ciągu niecałej dekady. Oba gatunki krabów korzystają z tych samych zasobów, co spowodowało nie tylko zmniejszenie liczebno-

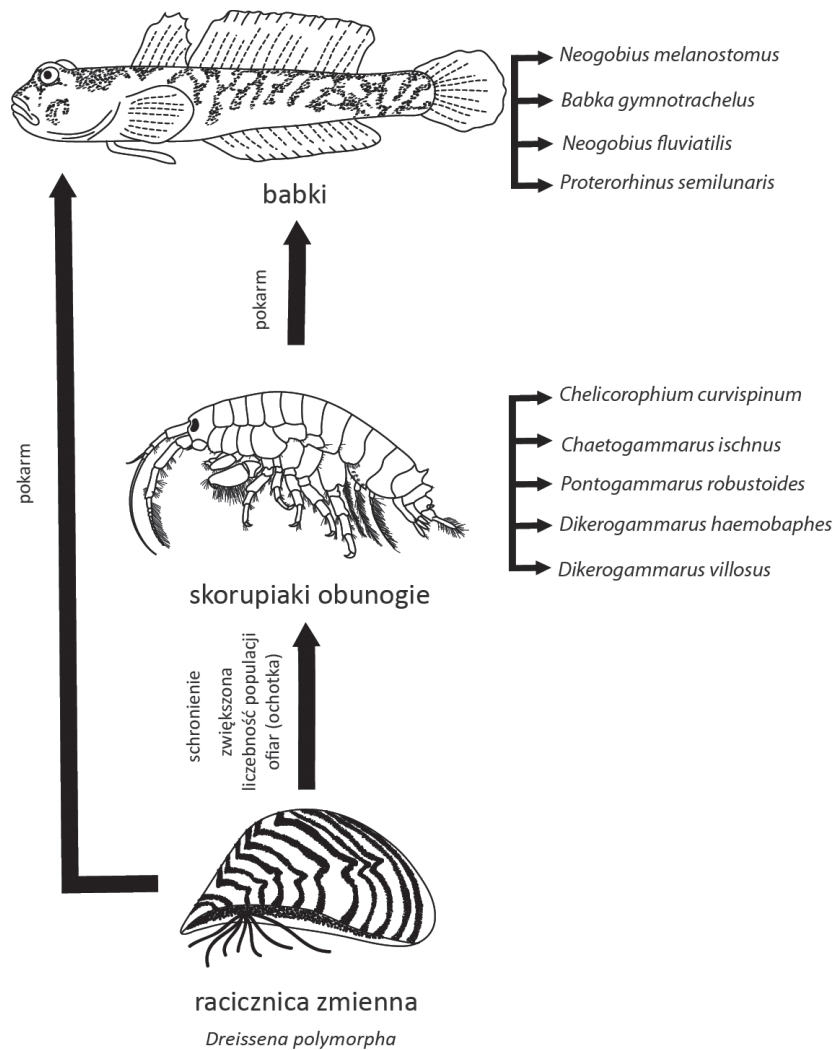
ści *M. edulis*, ale także redukcję liczebności *C. maenas*, który został na niektórych obszarach wyparty przez *H. sanguineus* (GRIFFEN i współaut. 2008).

Również bass wielkogębowy (*Micropterus salmoides*), zaintryduktowany w Jeziorze Naivasha (Kenia) w 1929 r., okazał się gatunkiem, którego liczebność znacznie spadła po pojawieniu się innych obcych gatunków. Początkowo dietę bassu stanowił m. in. rak luizjański (*Procambarus clarkii*), którego obecność związana była z nasileniem objawów eutrofizacji środowiska, m.in. zmętnieniem wody oraz częstymi zakwitami. Te zmiany umożliwiły szybki wzrost liczebności niektórych gatunków ryb karpowatych, w tym obcego dla Jeziora Naivasha karpia *Cyprinus carpio*. Natomiast dla bassu, który w lokalizacji pokarmu posługuje się głównie wzrokiem, takie zmiany w ekosystemie okazały się bardzo niekorzystne (BRITTON i współ. 2010).

„INVASIONAL MELTDOWN” W WODACH POLSKI

Obszar Polski także kolonizowany jest przez gatunki obce, a jednym z głównych źródeł organizmów nierodzimych jest region ponto-kaspijski. W ciągu ostatnich 200 lat powstało wiele sztucznych połączeń wodnych (łączyjących zlewiska mórz wcześniej izolowanych, np. Czarnego i Bałtyckiego), które

znacznie ułatwiły organizmom przemieszczanie się w obrębie wód śródlądowych Europy. Powstałe w ten sposób szlaki nazywane są korytarzami. Dla Polski szczególnie istotny jest tzw. korytarz centralny (Dniepr-Wisła-Odra-Łaba-Ren), którym wiele organizmów wodnych przemieszcza się na zachód, a także ko-



Ryc 1. Sieć pozytywnych oddziaływań pomiędzy pontokaspijskimi gatunkami zwierząt wodnych występujących w Polsce.

rytarz północny (Wołga-jeziorno Białe-jeziorno Onega-jeziorno Ładoga-Newa-Morze Bałtyckie) (BIJ DE VAATE i współaut. 2002). Obce gatunki słodkowodne pochodzenia ponto-kaspijskiego z sukcesem kolonizują obszar Polski. Także tu, racicznica zmienna jest gatunkiem, który opanował dno większości wód. Pierwsze wzmianki o pojawieniu się *D. polymorpha* pochodzą z początków XIX w. (PIECHOCKI i DYDUCH-FALNIOWSKA 1993). Niedługo po pojawieniu się *D. polymorpha*, odnotowano obecność dwóch gatunków ponto-kaspijskich obunogów (lata 20. XX w.): *Chelicorophium curvispinum* oraz *Chaetogammarus ischnus*. Późny wiek XX to okres sukcesywnych inwazji innych organizmów z tego rejonu, m. in. skorupiaków: *Pontogammarus robustoides*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *D. villosus* (GRABOWSKI i współaut. 2007). Dno usiane

koloniami *D. polymorpha* tworzy zupełnie nowe środowisko życia dla wielu organizmów. Dla kielży, racicznica jest nie tylko schronieniem. Eksperymenty laboratoryjne wykazały, iż w obecności *D. polymorpha* rośnie zagęszczenie larw Chironomidae, które stanowią pokarm skorupiaków obunogich (GREGS i ROTHHAUPT 2008). Dla *C. curvispinum* muszle racicznicy stanowią podstawę dla budowanych przez nie rurek mieszkalnych (GRABOWSKI i współaut. 2007). Ponadto, obce gatunki kielży są efektywniejszymi drapieżnikami niż rodzime (KRISP i MAIER 2005, VAN RIEL i współaut. 2006). Szczególnie introdukcja *D. villosus* zdaje się być niebezpieczna zarówno dla gatunków rodzimych, jak i obcych, gdyż drapieżnik ten dziesiątkuje populacje wielu organizmów wodnych. Przewiduje się, że *D. villosus*, rów-

niez w Ameryce Północnej, w niedługim czasie stanie się gatunkiem inwazyjnym (DICK i współaut. 2002). Także *Pontogammarus robustoides* może stanowić zagrożenie dla rodzimych gatunków kielży, jako wektor dla rozprzestrzeniania się obcych gatunków pasożytów (mikrosporidiów i gregaryn), nie zostało to jednak jeszcze potwierdzone (GRABOWSKI i współaut. 2007). Lata 90. XX w. to okres, kiedy w wodach Polski odnotowano cztery gatunki ryb z rejonu ponto-kaspijskiego: babki byczej (*Neogobius melanostomus*) (SKÓRA i STOLARSKI 1993), babki łysej (*Babka gymnotrachelus*) (DANILKIEWICZ 1996, KOSTRZEWA i współaut. 2004), babki szczupłej (*Neogobius fluviatilis*) (DANILKIEWICZ 1998, KOSTRZEWA i współaut. 2004) i babki rurkonosej (*Proterorhinus semilunaris*) (GRABOW-

SKA i współaut. 2008). Introdukcja obcych gatunków obunogów może mieć również inny aspekt, gdyż stanowią one nie tylko pokarm rodzimych gatunków ryb (m. in. KELLERHER i współaut. 1999), ale mają także znaczący udział w diecie ponto-kaspijskich babek (KOSTRZEWA i GRABOWSKI 2003, GRABOWSKA i GRABOWSKI 2005, KAKAREKO i współaut. 2005, GRABOWSKI i współaut. 2007). Przedstawione powyżej przykłady interakcji pomiędzy obcymi ponto-kaspijskim gatunkami zwierząt wodnych (Ryc. 1) mogą sugerować, że i w naszych wodach mamy do czynienia ze zjawiskiem „invasional meltdown”. Dostępne dane są jednak niewystarczające, aby jednoznacznie uznać przedstawioną sieć oddziaływań za potwierdzenie tej hipotezy.

PODSUMOWANIE

Hipoteza „invasional meltdown” sugeruje występowanie korzystnych relacji między gatunkami obcymi. Przykłady badań przedstawionych wyżej zdają się ją potwierdzać. Co więcej, wskazują iż gatunki obce wspierające się wzajemnie w zwiększaniu swojego zasięgu, nie zawsze muszą pochodzić z tego samego rejonu świata. Czy zatem przedstawione wyżej przykłady badań potwierdzają hipotezę „invasional meltdown”? Możliwe, że pozytywne oddziaływania między obcymi gatunkami nie były do tej pory dostrzegane, ponieważ większą uwagę poświęcano konkurencyjności oraz negatywnemu wpływowi gatunków obcych. Z drugiej strony, może to być tylko zbieg okoliczności, któremu chcemy przypisać wpływ na ekspansję obcych gatunków.

W Polsce brak jest na razie jakichkolwiek bezpośrednich doniesień o potwierdzeniu się „invasional meltdown”. Nie oznacza to jednak, że w niedalekiej przyszłości naukowcy nie przedstawią przykładów weryfikujących tę hipotezę. Wyżej wymienione przykłady pokazują, że dalsze badania nad gatun-

kami inwazyjnymi są bardzo ważne zarówno dla poszerzenia naszej wiedzy jak i dla utrzymania różnorodności biologicznej fauny i flory nie tylko na poziomie lokalnym, ale także globalnym. Wiedza o pozytywnych relacjach pomiędzy konkretnymi obcymi gatunkami może w przyszłości pozwalać zapobiegać kolejnym inwazjom.

PODZIĘKOWANIA

Składam podziękowania Recenzentowi za uwagi wniesione do maszynopisu. Joannie Grabowskiej, Michałowi Grabowskiemu, Karolinie Bąceli-Spychalskiej oraz Bartoszowi Janicowi serdecznie dziękuję za cenne, krytyczne i merytoryczne komentarze dotyczące pracy. Artykuł powstał w związku z prowadzeniem badań w ramach realizacji grantu finansowanego przez Narodowe Centrum Nauki (NCN 2011/03/D/NZ8/03012) „Testowanie hipotezy *invasional meltdown* na przykładzie zespołu inwazyjnych gatunków ponto-kaspijskich w wodach śródlądowych Polski”.

„INVASIONAL MELTDOWN” ZBIEG OKOLICZNOŚCI CZY REGUŁA?

Streszczenie

Jedno z głównych zagrożeń dla różnorodności biologicznej stanowią gatunki obcego pochodzenia. W pracy zaprezentowano cztery hipotezy dotyczące możliwości osiedlania się gatunków obcych w nowych ekosystemach („biotic resistance”; „intermediate disturbance hypothesis”; „enemy release hypothesis”

oraz „invasional meltdown”), ze zwróceniem szczególnej uwagi na jedną z najnowszych - „invasional meltdown”. Fundamentalnym założeniem tej hipotezy jest występowanie pozytywnych interakcji pomiędzy gatunkami obcymi, które w ten sposób wzajemnie wspomagają się m. in. w rozszerzaniu swojego

zasięgu. Opisano przykłady zarówno potwierdzające hipotezę (np. sieć pozytywnych interakcji między gatunkami pochodzenia pontokaspjskiego w Wielkich Jeziorach Amerykańskich), jak również falsyfikującą ją (negatywny wpływ obcego dla USA kraba azjaty-

kiego na, również obcego dla tego rejonu, kraba zielonego). Przedstawiono także zależności pomiędzy gatunkami obcymi w wodach Polski, które mogą potwierdzać hipotezę „inwazyjnego meltdown”.

„INVASIONAL MELTDOWN” – COINCIDENT OR A RULE?

Summary

Non-indigenous species are one of the most important threats to biodiversity. The paper presents four hypotheses regarding possible establishment of alien species in the newly occupied ecosystems: “biotic resistance”, “intermediate disturbance hypothesis”, “enemy release hypothesis” and “invasional meltdown”. Particular attention is given to the “invasional meltdown” hypothesis, which suggests that positive interactions between non-indigenous spe-

cies may influence their invasion success. Examples supporting “invasional meltdown” hypothesis (i. a. positive interactions between pontocaspian species in the Great Lakes) as well as these rejecting this hypothesis (negative impact of alien Asian shore crab on non-indigenous green crab) are shown. Furthermore, relationships between alien species in Polish freshwaters, which may confirm “invasional meltdown” are also presented.

LITERATURA

- BIJ DE VAATE A., JAŹDZEWSKI K., KETELAARS H. A. M., GOLLASCH S., VAN DER VELDE G., 2002. *Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1159–1174.
- BRITTON J. R., HARPER D. M., OYUGI D. O., GREY J., 2010. *The introduced *Micropterus salmoides* in an eutropical lake: a paradoxical loser in an invasion meltdown scenario?* Biol. Invasions 12, 3439–3448.
- CASE T. J., 1990. *Invasion resistance arises in strongly interacting species-rich model competition communities*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 9610–9614.
- COLAUTTI R. I., RICCIARDI A., GRIGOROVICH I. A., MACISAAC H. J., 2004. *Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?* Ecol. Lett. 7, 721–733.
- COLLINS S. L., GLENN S. M., GIBSON D. J., 1995. *Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect*. Ecology 76, 486–492.
- CONNELL J. H. 1978. *Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs*. Science 199, 1302–1310.
- COPP G. H., BIANCO P. G., BOGUTSKAYA N. G., ERŐS T., FALKA I., FERREIRA M. T., FOX M. G., FREYHOF J., GOZLAN R. E., GRABOWSKA J., KOVÁČ V. i współaut., 2005. *To be, or not to be, non-native freshwater fish?* J. Appl. Ichthyol. 21, 242–262.
- DANILKIEWICZ Z., 1996. *Babka łysa (gołogłowa), *Neogobius gymnotrachelus* (Kessler, 1857) Perciformes, Gobiidae – nowy gatunek w ichtiofaunie zlewiska Morza Bałtyckiego*. Kom. Ryb. 2, 27–29.
- DANILKIEWICZ Z., 1998. *Babka szczupła, *Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1811), Perciformes, Gobiidae – nowy, pontyjski element w ichtiofaunie zlewiska Morza Bałtyckiego*. Fragm. Faun. 41, 269–277.
- DERMOTT R., WITT J., UM Y. M., GONZÁLEZ M., 1998. *Distribution of the Ponto-Caspian Amphipod *Echinogammarus ischnus* in the Great Lakes and Replacement of Native *Gammarus fasciatus**. J. Great Lakes Res. 24, 442–452.
- DICK J. T. A., PLATVOET D., KELLY D. W., 2002. *Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda)*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59, 1078–1084.
- ELTON C., 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- GARCIA-BERTHOUE E., 2007. *The characteristics of invasive fishes: what has been learned so far?* J. Fish Biol. 71 (Suppl. D), 35–55.
- GRABOWSKA J., GRABOWSKI M., 2005. *Diel-feeding activity in early summer of racer goby *Neogobius gymnotrachelus* (Gobiidae): a new invader in Baltic basin*. J. Appl. Ichthyol. 21, 282–286.
- GRABOWSKA J., PIETRASZEWSKI D., ONDRAČKOVÁ M., 2008. *Tube-nose goby *Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814) has joined three other Ponto-Caspian gobies in the Vistula River (Poland)*. Aquat. Invas. 3, 250–254.
- GRABOWSKI M., JAŹDZEWSKI K., KONOPACKA A., 2007. *Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda*. Aquat. Invas. 2, 25–38.
- GREGS R., ROTHHAUPT K. O. 2008. *Effects of zebra mussels on a native amphipod and the invasive *Dikerogammarus villosus*: the influence of biodeposition and structural complexity*. J. N. Am. Benthol. Soc. 27, 541–548.
- GRIFFEN B. D., GUY T., BUCK J. C., 2008. *Inhibition between invasives: a newly introduced predator moderates the impacts of a previously established invasive predator*. J. Anim. Ecol. 77, 32–40.
- GROSHOLZ E. D., 2005. *Recent biological invasion may hasten invasional meltdown by accelerating historical introductions*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 102, 1088–1091.
- HEIMPEL G. E., FRELICH L. E., LANDIS D. A., HOPPER K. R., HOELMER K. A., SEZEN Z., ASPLEN M. K., WU K., 2010. *European buckthorn and Asian soybean aphid as components of an extensive invasional meltdown in North America*. Biol. Invasions 12, 2913–2931.
- JUDE D. J., REIDER R. H., SMITH G. R., 1992. *Establishment of Gobiidae in the Great Lakes basin*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49, 416–421.
- KAKAREKO T., ZBIKOWSKI J., ŻYTKOWICZ J., 2005. *Diet partitioning in summer of two syntopic neogobiids from two different habitats of the lower Vistula River, Poland*. J. Appl. Ichthyol. 21, 292–295.
- KARATAYEV A., BURLAKOWA L. E., PADILLA D. K., 2002. *Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers*. [W:]

- Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impact and Management.* LEPPÄKOSKI E., GOLLASCH S., OLENIN S. (red.). Springer, 433–446.
- KVACH Y., MIERZEJEWSKA K., 2011. *Non-indigenous benthic fishes as new hosts for Bucephalus polymorphus Baer, 1827 (Digenea: Bucephalidae) in the Vistula River basin, Poland.* Knowl. Managt. Aquat. Ec. 400, 02.
- KELLEHER B., VAN DER VELDE G., GILLER P. S., BIJ DE VAATE A., 1999. *Dominant role of exotic mass invaders in the diet of important fish species of the River Lower Rhine, The Netherlands.* Crustacean Iss. 12, 35–46.
- KOSTRZEWA J., GRABOWSKI M., 2003. *Opportunistic feeding strategy as a factor promoting the expansion of racer goby (Neogobius gymnotrachelus Kessler, 1857) in the Vistula basin.* Lauterbornia 48, 91–100.
- KOSTRZEWA J., GRABOWSKI M., ZIĘBA G., 2004. *Nowe inwazyjne gatunki ryb w wodach Polski.* Arch. Pol. Fish. 12, 21–34.
- KRISP H., MAIER G., 2005. *Consumption of macroinvertebrates by invasive and native gammarids: a comparison.* J. Limnol. 64, 55–59.
- LAJTNER J., LUCIĆ A., MARUŠIĆ M., ERBEN R., 2008. *The effects of the trematode Bucephalus polymorphus on the reproductive cycle of the zebra mussel Dreissena polymorpha in the Drava River.* Acta Parasitol. 53, 85–92.
- MÜHLEGGGER J. M., JIRSA F., KONECNY R., SATTMANN H., FRANK C., 2009. *Bucephalus polymorphus Baer, 1827 – a new fish parasite in Austria?* Wiener klinische Wochenschrift 121 (Suppl. 3), 50–52.
- NUÑEZ M. A., RELVA M. A., SIMBERLOFF D., 2008. *Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina.* Austr. Ecol. 33, 317–323.
- PIECHOCKI A., DYDUCH-FALNIOWSKA A. (red.), 1993. *Fauna Śródkowodna Polski.* Polskie Towarzystwo Hydrobiologiczne. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- RICCIARDI A., 2001. *Facilitative interactions among aquatic invaders: is an “invasional meltdown” occurring in the Great Lakes?* Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58, 2513–2525.
- RICCIARDI A., MACISAAC H. J., 2000. *Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species.* Trends Ecol. Evol. 15, 62–65.
- RICCIARDI A., MACISAAC H. J., 2011. *Impacts of biological invasions on freshwater ecosystems.* [W:] *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton.* RICHARDSON D. M. (red.). Blackwell Publ. Ltd., 211–224.
- SIMBERLOFF D., 2006. *Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both?* Ecol. Lett. 9, 912–919.
- SIMBERLOFF D., VON HOLLE B., 1999. *Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?* Biol. Invasions 1, 21–32.
- SKÓRA K.E., STOLARSKI J., 1993. *New fish species in the Gulf of Gdańsk. Neogobius sp. [cf. Neogobius melanostomus (Pallas 1811)].* Bull. Sea Fish. Inst. 1, 83.
- SVENSSON J. R., LINDEGARTH M., JONSSON P. R., PAVIA H., 2012. *Disturbance-diversity models: what do they really predict and how are they tested?* Proc. R. Soc. B. doi: 10.1098/rspb.2011.2620.
- VAN RIEL M.C., VAN DER VELDE G., RAJAGOPAL S., MARGUILLIER S., DEHAIRS F., BIJ DE VAATE A. 2006. *Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader Dikerogammarus villosus.* Hydrobiologia 565, 39–58.