

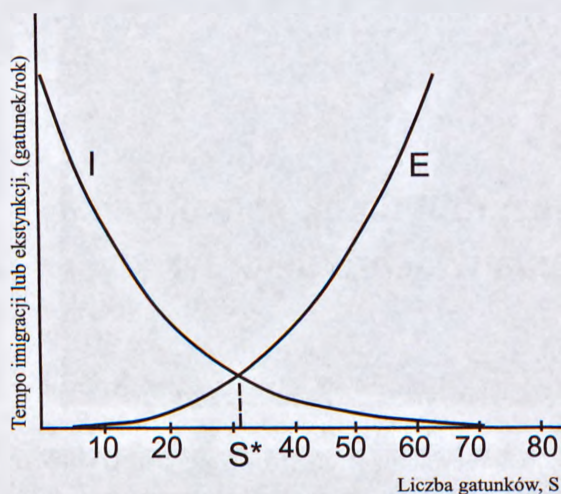
Teoria biogeografii wysp, jej założenia i zastosowania w ochronie przyrody

Teoria biogeografii wysp jest jedną z najbardziej eleganckich koncepcji odnoszących się do poziomu gatunkowego, wyjaśniających mechanizmy formowania się zespołów roślin i zwierząt w zależności od uwarunkowań przestrzennych. Traktuje ona o zmianach różnorodności gatunkowej flory i fauny wysp pod wpływem nachodzenia i wymierania gatunków. Sformułowana została w latach sześćdziesiątych XX w. przez dwóch wybitnych ekologów amerykańskich – Roberta H. MacArthura (Princeton University) i Edwarda O. Wilsona (Harvard University).

Teoria ta wyrosła na obserwacjach przeprowadzonych na wyspach prawdziwych – oceanicznych i morskich. Testowano ją najpierw na wyspach oceanicznych (MacArthur, Wilson 1967, Simberloff, Wilson 1969, Diamond, May 1976), ale z czasem także na „wyspach środowiskowych”, powstających na lądzie, najczęściej pod wpływem działalności człowieka (np. Banaszak 2002). Mogą to być np. kompleksy skalne otoczone równinami, nieosiągalne dla wielu gatunków nizinnych, ostro oddzielone od otoczenia jeziora i stawy, obszary bagien, torfowisk, czy wreszcie większe lub mniejsze fragmenty drzewostanów będących pozostałością po dawnych lasach, otoczone przez „morze” otwartych terenów rolniczych. Są podstawy, aby zakładać, że zachodzącymi w ich obrębie procesami zasiedlania i wymierania gatunków rządzą te same lub podobne prawa, jakkolwiek można mieć wątpliwości, czy dla wszystkich gatunków lądowych „wyspy środowiskowe” są istotnie wyspami.

Założenia teorii, obserwacje i doświadczenia

Według MacArthura i Wilsona (1967) liczba gatunków na wyspie jest wykładnikiem dwóch przeciwstawnych procesów: imigracji (i kolonizacji wyspy przez nowe gatunki) oraz wymierania (ekstynkcji) gatunków już obecnych na wyspie. Tempo imigracji (I) z czasem zrównuje się z tempem zanikania (E) gatunków występujących na wyspie, osiągając równowagę dynamiczną przy pewnej liczbie gatunków (S), jako wartości stałej dla danej wyspy (ryc. 1). Zatem teorię tę nazywa się niekiedy teorią równowagi gatunkowej. Wartość S jest wprawdzie cechą stałą dla wyspy, ale skład gatunkowy (jakościowy) w obrębie tej wartości ustawicznie się zmienia. W miarę zwiększania się liczby gatunków na wyspie maleje szansa osiedlenia się na niej nowych gatunków, wzrasta wtedy

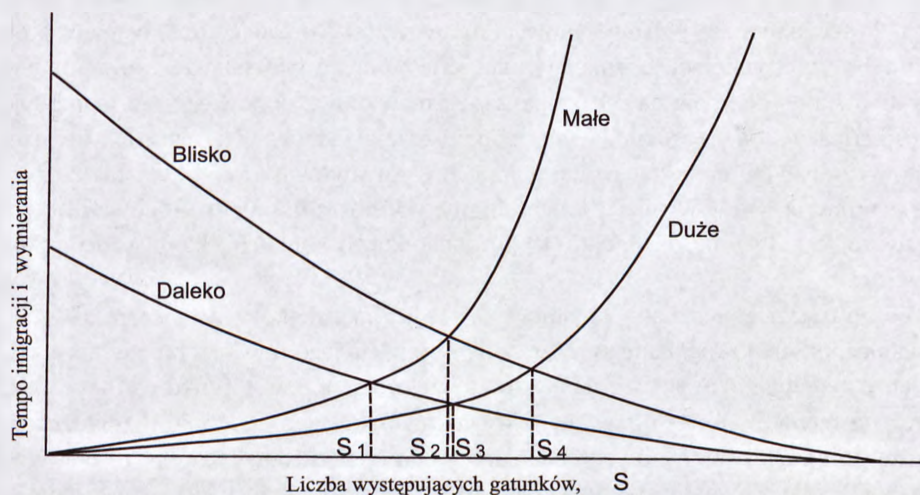


Ryc. 1. Krzywe rzeczywiste wymierania (E) i imigracji (I) wykreślone dla ptaków na jednej z mniejszych wysp Salomona wg Diamonda i May'a (1976). Stan równowagi gatunkowej na wyspie wyznacza $S^* = 32$.

konkurencja między gatunkami, na której tracą gatunki konkurencyjnie słabsze. Ubytki jednych gatunków stwarzają możliwości osiedlenia się innych, co prowadzi do ciągłej wymiany gatunków.

U podstaw tej teorii leży też znana w ekologii prawidłowość, że liczba gatunków zasiedlających wyspę, czy każdy inny obszar, wzrasta wraz z wielkością obszaru. Innymi słowy – liczba gatunków (S) jest funkcją powierzchni (A). Wzrost ten jest początkowo szybki, potem maleje, zbliżając się do maksymalnej liczby gatunków mogących występować na danym obszarze. Proces ten ma przebieg logarytmiczny; graficznie można go opisać krzywą logarytmiczną zmierzającą do pewnej asymptoty – na skali normalnej, lub linią prostą – na skali logarytmicznej. Prawidłowość ta pozwala nam w dużym przybliżeniu przewidzieć liczbę gatunków z danej grupy systematycznej czy ekologicznej na danej powierzchni.

Z modelu MacArthur'a i Wilsona wynika, że tempo wymiany gatunków i stan równowagi gatunkowej S na wyspie są uwarunkowane: (1) wielkością wyspy (efekt powierzchni) i (2) jej odległością od kontynentu, czyli geograficzną izolacją (efekt odległości). Tempo zanikania gatunków zależy od rozmiarów wyspy i jest większe na wyspach małych niż dużych, natomiast tempo kolonizacji (imigracji) zależy od odległości wyspy od kontynentu i jest większe na wyspach bliższych niż odleglejszych od lądu. Najniższy punkt równowagi dynamicznej S jest na wyspach małych i najbardziej odległych od lądu (izolowanych), najwyższy – na wyspach dużych i bliskich (ryc. 2). Im bliżej punktu równowagi S, tym zmniejsza się tempo kolonizacji wyspy, a wzrasta tempo zanikania. Nie ulega wątpliwości, że ważnym czynnikiem kolonizacji wysp jest również czas (przykład zasiedlania wulkanicznych wysp Krakatau); w tym jednakże modelu jest on dla



Ryc. 2. Tempo imigracji gatunków (krzywe opadające) i wymierania gatunków zasiedlających wyspę (krzywe wznoszące się) oraz punkty równowagi dynamicznej gatunków (S) dla czterech wariantów sytuacyjnych na wyspach (S1-S4). Tempo imigracji zależy od odległości wyspy od kontynentu, zaś tempo wymierania gatunków na wyspie zależy od jej rozmiarów. Punkt przecięcia krzywych imigracji i wymierania wskazuje na liczbę gatunków, które mogą egzystować na wyspie (MacArthur 1965).

przejrzystości wywodu zignorowany. Wyjaśnienie, dlaczego większe wyspy są łatwiej zasiedlane, wydaje się proste – są bowiem łatwiejszym celem dla gatunków podejmujących próby kolonizacji i są zwykle bardziej pojemne środowiskowo (m.in. większa mozaikowość siedlisk). Wyspę zasiedlają najpierw gatunki o wyższych zdolnościach lokomotorycznych, później mniej sprawni koloniści. Zdarzają się też kolonizacje zupełnie przypadkowe. W miarę nasycania wyspy gatunkami rośnie opór istniejących na niej zespołów ekologicznych wobec nowych przybyszy, toteż późniejsi przybysze mają większe trudności z jej zasiedleniem.

Znaczenie teorii biogeografii wysp dla ochrony przyrody, zalecenia praktyczne

Model i dane empiryczne podbudowujące teorię MacArthura i Wilsona dostarczają nam wiele istotnych wniosków użytecznych dla ochrony przyrody. Idąc za Diamondem (1976), możemy postawić szereg pytań wymagających pilnych rozstrzygnięć, choćby takich: (1) jak wiele gatunków roślin i zwierząt puszczy amazońskiej będzie mogło przeżyć, jeśli chronionych będzie tylko 1% lasów deszczowych Amazonii; (2) w jakim tempie będą wygasały gatunki; (3) które gatunki będą miały większą szansę przeżycia na chronionym obszarze, a które poniosą największe straty? Teoria biogeografii wysp może też, przynajmniej w jakimś stopniu, podpowiedzieć nam jak rozwiązać na poszczególnych terenach dylemat: czy tworzyć jeden duży park/rezerwat przyrody, czy raczej kilka mniejszych?

Postawione wyżej pytanie stanowi podstawowy, i jak dotąd nierozstrzygnięty, problem ochrony obszarowej, ocenianej zwłaszcza z punktu widzenia zachowania fauny i szaty roślinnej. Nie ma nawet pewności, że prawidłowa odpowiedź jest jedna. Niemniej jednak teoria biogeografii wysp podpowiada, jakie mogą być zalety dużych rezerwatów czy parków narodowych (chronionych wysp środowiskowych), a jakie korzyści dla ochrony przyrody wynikają z ochrony małych obszarów (wysp środowiskowych). Rozważając tę kwestię, Diamond (1975) dochodzi do konkluzji, które warto przytoczyć:

- Wychodząc ze znanej nam prawidłowości, że liczba gatunków wyznaczająca stan dynamicznej równowagi danego rezerwatu jest funkcją jego powierzchni i izolacji, możemy stwierdzić, że większe rezerваты i bliżej położone w stosunku do innych tego typu rezerwatów mogą utrzymywać więcej gatunków niż podobnie rozmieszczone rezerваты małe. W niektórych badaniach zostało jednak dowiedzione, że bogactwo gatunkowe (np. awifauny lasów) w kompleksach rozdrobnionych wcale nie jest mniejsze, a może być nawet większe niż w jednym dużym kompleksie siedliskowym o tej samej łącznej powierzchni (zob. Cieślak 1985).
- Jeśli większość powierzchni danego siedliska jest zniszczona, a pewna jej część jest chroniona jako rezerwat (lub park narodowy), to rezerwat na początku będzie zawierał więcej gatunków niż mógłby pomieścić w stanie zrównoważenia (*equilibrium*). Ten nadmiar będzie jednak stopniowo zanikał. Im mniejszy będzie rezerwat, tym tempo ubywania w nim gatunków będzie większe, i odwrotnie.
- Różne gatunki wymagają różnej powierzchni minimalnej dla przeżycia. Zatem duże rezerваты gwarantują większe szanse przeżycia większej liczbie gatunków o wysokich zapotrzebowaniach przestrzennych niż rezerваты małe. Można dopowiedzieć, że gdyby prawdopodobieństwo przeżycia wszystkich gatunków w obszarze rezerwatowym było równe, ochronę przyrody satysfakcjonowałaby strategia tworzenia większej liczby małych rezerwatów, łatwiejsza do wprowadzenia na obszarach silnie zagospodarowanych i zaludnionych, np. w Europie.

Zalety dużych rezerwatów czy parków narodowych (z założenia nielicznych) podnoszone są nie tylko przez Diamonda (1975, 1976). Tacy badacze jak np. Terborgh (1976) sugerują tworzenie obszernych rezerwatów zwłaszcza dla ochrony gatunków wymagających dużych przestrzeni życiowych. Dotyczy to szczególnie dużych i mobilnych zwierząt, jak: słoń, wilk, tygrys, czy sokół wędrowny, których terytoria, a tym bardziej zasięgi penetracji osobniczej (ang. *home range*), wynoszą dziesiątki kilometrów kwadratowych i więcej. Zwierzętom tej grupy przysługują zwykle priorytety ochronne, a zarazem ich utrzymanie w wolnej przyrodzie stwarza najwięcej problemów. Strategia tworzenia dużych rezerwatów i parków narodowych nie ma lepszej alternatywy.

Nie znaczy to bynajmniej, że teoria i praktyka ochroniarska nie widzi zalet także w tworzeniu wielu drobnych rezerwatów. Jest to jednak temat wymagający osobnego rozważenia, i to w kontekście konkretnych celów i lokalnych priorytetów ochrony przyrody.

Konkluzje

Jak każdej teorii opartej na uproszczonych modelowaniach i doświadczeniach, tak i teorii biogeografii wysp można zarzucić szereg mankamentów pojawiających się na różnych etapach jej sprawdzania. Najczęściej zarzuca się jej ograniczoną stosowalność w odniesieniu do „wysp środowiskowych” na lądzie i nierówną sprawdzalność w obrębie różnych grup organizmów. Jej słabością jest pomijanie zróżnicowania siedliskowego wysp. Pewne zmiany składu i liczby gatunków na wyspie mogą następować bez związku z wielkością i izolacją wyspy. W rachubę wchodzi bowiem i takie przyczyny, jak choćby czasowa zmienność liczebności populacji poszczególnych gatunków w całym obszarze ich występowania, przemiany sukcesyjne i antropogeniczne, czyli zjawiska, jakie trudno oddzielić od procesów nachodzenia i wymierania w myśl założeń omawianej teorii. Padają też ostrzeżenia (np. Simberloff i Abele 1976), aby wniosków wyływających z tej teorii nie wprowadzać do ochrony przyrody przedwcześnie, gdyż wymaga ona jeszcze pełniejszego sprawdzenia.

Z teorii biogeografii wysp i koncepcji do niej nawiązujących nie wynika wprowadzie gotowa recepta na wyznaczanie rezerwatów i parków narodowych, ale teoria podpowiada, z jakimi konsekwencjami ekologicznymi i ochroniarskimi należy się liczyć, decydując o wielkości i rozmieszczeniu rezerwatów. Innymi słowy – teoria ta służy jako podstawa do optymalizacji systemu terenów chronionych względem stawianych priorytetów i precyzowanych celów ochrony gatunkowej czy biocenotycznej. Należy przy tym pamiętać, że jej istotą jest wyznaczanie poziomu zrównoważenia gatunków na wyspach i w siedliskach wyspowych, a różne gatunki cechuje różne prawdopodobieństwo przetrwania na wyspie (w rezerwacie) w zależności od jej powierzchni, kształtu i lokalizacji przestrzennej.

Zagadnienia/pytania problemowe

- Co to jest poziom zrównoważenia gatunkowego S i od jakich parametrów siedlisk wyspowych zależy?
- Dlaczego małe wyspy są uboższe w gatunki i bardziej narażone na ekstynkcje gatunków niż wyspy duże?
- Spróbuj ustalić i uzasadnij, czy dla ochrony różnorodności gatunkowej znanych ci roślin i zwierząt lepiej służyłyby rezerваты małe, czy duże, choć rzadsze od tych pierwszych.

Literatura polecana

- Banaszak J. (red.) 2002. *Wyspy środowiskowe. Bioróżnorodność i próby typologii*. Wyd. Akad. Bydgoskiej, Bydgoszcz.
- Cieślak M. 1985. *Influence of forest size and other factors on breeding bird species number*. *Ekol. Pol.* 33: 103–121.
- Diamond J.M. 1975. *The island dilemma: lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves*. *Biol. Conserv.* 7: 129–146.
- Diamond J.M. 1976. *Relaxation and differential extinction on land-bridge islands applications to natural preserves*. *Proc. 16th Intern. Ornith. Congress*, pp. 616–628.

- Diamond J.M., May R.M. 1976. *Island biogeography and the design of natural reserves*. In: *Theoretical ecology – principles and applications* (R.M. May – ed.). Blackwell Sci. Publ., Oxford, London, Edinburgh, Melbourne.
- MacArthur R.H. 1965. *Patterns of species diversity*. Biol. Rev. 40: 510–533.
- MacArthur R.H., Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press. Princeton, New Jersey.
- Simberloff D.S., Abele L.C. 1976. *Island biogeography theory and conservation practice*. Science 191: 285–286.
- Simberloff D.S., Wilson E.O. 1969. *Experimental zoogeography of empty islands*. Ecology 50: 278–296.
- Terborgh J. 1976. *Island biogeography and conservation: strategy and limitations*. Science 193: 1028–1030.