

ZDZISŁAW KAJAK

W sprawie badań warunków życiowych bentosu

Liczebność bentosu, podobnie jak liczebność fauny innych środowisk wodnych i lądowych, wykazuje olbrzymie zróżnicowanie. Ilości *Tendipedidae* na przykład wahają się od kilku osobników do kilkunastu, a nawet kilkudziesięciu tysięcy osobników na 1 m² w naturalnych zbiornikach wodnych (Lepniewa 1950, Thienemann 1954, Żadin 1940, 1950 i inni), zaś w basenach oczyszczalni ścieków dochodzą nawet do kilkuset tysięcy osobników na 1 m² (Dzierżawin wg Konstantinowa 1951).

Duże zróżnicowanie wykazuje również przebieg zmian liczebności organizmów dennych w różnych środowiskach.

Sprawy te budzą zrozumiałe zainteresowanie przejawiające się wielką ilością prac nad bentosem, oraz szeregiem prób interpretacji jego liczebności i dynamiki.

Wydaje się jednak, że istnieje obecnie rozdźwięk między narastającą wiedzą o środowisku dennym i powiązaniach organizmów bentosowych ze środowiskiem, a metodologią badań oraz interpretacjami poziomu i dynamiki liczebności bentosu. Ten stan rzeczy i jego konsekwencje chciałbym nieco naświetlić w niniejszym artykule.

W pracach z zakresu fauny bentonicznej autorzy szukają zależności jej najczęściej od takich czynników jak tlen, procent substancji organicznej w osadach, temperatura, rzadziej od innych czynników, jak np. poszczególne składniki osadów dennych. Przy tym nawet w pracach uwzględniających te inne czynniki, rzadko zarysowuje się jakaś korelacja między nimi a fauną bentoniczną.

Niewątpliwie słuszne jest przyznawanie decydującej roli czynnikowi pokarmowemu w profundalu jezior ultraoligotroficznych i oligotroficznych, deficytowi tlenowemu w profundalu szeregu jezior eutroficznych itd. Jednak nawet w tych przypadkach czynniki te nie tłumaczą bez reszty stanu bentosu. Tym bardziej nie daje się nimi wyjaśnić większości sytuacji w bentosie (pod względem składu gatunkowego, stosunków ilościowych, poziomu i dynamiki liczebności) w przeciętnych warunkach środowiskowych. (Warunki przeciętne rozumiem tu jako przeciwieństwo skrajnych — w sensie ubóstwa, lub bogactwa troficznego, głębokości, budżetu tlenowego itp.). Natomiast, w oparciu o stwierdzenie w szeregu wypadków określania stanu bentosu przez zawartość tlenu, trofizm, czy inne wspomniane czynniki, interpretacje tego typu „siłą bezwładności“

przenosi się, bez dostatecznego uzasadnienia, na bardzo wiele obserwacji terenowych.

Ostatnio jednak, obok wielu prac interpretujących stan i dynamikę bentosu za pomocą trofizmu i związanego z nim deficytu tlenowego (kierunek typologiczny — Naumann, Thienemann, Lundbeck i inni; Žadin 1950, Brundin 1951 i inni), warunków termicznych (Lundbeck 1936, Miller 1941, Brundin 1951 i inni), głębokości średniej (Rawson 1955)¹, pojawia się szereg prac wykazujących niemożność wytłumaczenia zagadnienia tymi czynnikami. Tak na przykład Miller, wobec nasycenia tlenem całego hypolimnionu w pierwszej połowie lata, odrzuca zależność zróżnicowania pionowego bentosu od tego czynnika; spadkowi zawartości tlenu (w głębokim hypolimnionie do 2 ml/l) we wrześniu, nie towarzyszyły zmiany fauny. Owczinikow (1957) na Rybińskim zbiorniku zaporowym, obok wielu wypadków korelacji liczebności bentosu z trofizmem i natlenieniem, w szeregu innych stwierdził niską biomasę bentosu przy korzystnych warunkach troficznych i tlenowych; przypisuje to innym, jeszcze nieznanym czynnikom. Konstantinow (1953) stwierdził zróżnicowanie liczebności bentosu w kilku stawach, mimo wysokiego wszędzie stężenia tlenu; tłumaczy to zróżnicowanie niejednakową zawartością azotu w osadach poszczególnych stawów). Mundie (1955) stwierdził współwystępowanie gatunków charakterystycznych dla zbiorników eu- i oligotroficznyc; autor sugeruje, że rozmieszczenie bentosu jest warunkowane przez kompleks, a nie przez poszczególne czynniki, jak na przykład tlen czy temperatura. Stankovic (1951) wykazał, że w głębokim profundalu badanych jezior śródziemnomorskich nie występuje zjawisko poważnego spadku liczebności bentosu, mimo ubóstwa tlenowego; w analogicznych warunkach w jeziorach bałtyckich taki spadek liczebności fauny jest regułą. Deevy (1941) na materiale porównawczym z przeszło 100 jezior, wskazuje na brak korelacji z morfometrią jeziora, na duże zróżnicowanie jakościowe i ilościowe bentosu w poszczególnych typach jezior. To samo na jeszcze większym materiale kilkuset jezior wykazał Hayes (1957). Humphries (1936) stwierdza niezależność bentosu od zawartości substancji organicznej w osadach, na podstawie zróżnicowania pionowego bentosu w jeziorze, mimo mniej więcej tej samej zawartości substancji organicznej na poszczególnych głębokościach.

W wielu przypadkach, nawet przy bardzo niskim procencie substancji organicznej bentos występuje bardzo licznie (Žadin 1948, 1950).

Northcote i Larkin (1956) sugerują, że zależność od poszczególnych czynników jest jedynie bardzo ogólna. Eggleton (1931, 1935) uważa, że nie można wskazać na określony czynnik jako decydujący, że decyduje cały kompleks warunków. Ten sam sens ma chyba teza, że charakter bentosu wiąże się z „indywidualnością“ zbiornika (Dunn 1954). Łastoczkin (1949) w oparciu o fakt istnienia poważnych różnic w bentosie podobnych środowisk, oraz na podstawie badań eksperymentalnych, doszedł do wniosku, że niemożliwe jest wytłumaczenie stanu bentosu warunkami termicznymi, tlenowymi i trofizmem; że konieczne jest

¹ Co zresztą w odniesieniu do bardzo głębokich dużych jezior, jak się autor zastrzega, wydaje się słuszne.

uwzględnianie składu jakościowego osadów. Podobne sugestie wysuwa Romaniszyn (1950). Również Lenz (1954) wskazuje na fakty trudne do wytłumaczenia i na konieczność szczegółowych badań chemicznych i bakteriologicznych, osadów. O roli specyfiki jakościowej mułów świadczą również inne wypadki bardzo różnego przebiegu dynamiki liczebności fauny w bliskich pod względem położenia i charakteru środowiskach (Bielawska i Konstatinow 1956, oraz nieopublikowane materiały autora).

Jak widać z tych przykładów, sytuacja pod względem czynników decydujących o stanie bentosu nie jest prosta i bezsporna. Sprobujmy się jednak zastanowić, czy w istocie można się spodziewać istnienia prostych zależności bentosu od najczęściej badanych, poszczególnych czynników środowiskowych. Niewątpliwie można w tych wypadkach, gdy badane czynniki grają dominującą rolę w porównaniu z innymi, bądź gdy przyjmują wartości skrajne. W ogromnej ilości wypadków jednak interpretacja taka jest zbyt dużym uproszczeniem rzeczywistości. Czynniki środowiskowe badane przeważnie w terenowych pracach nad bentosem są bowiem kroplą w morzu w porównaniu z rzeczywistą ilością czynników oddziałujących na bentos.

Zacznijmy od fizyko-chemii osadów. Jak już wspomniano, najczęściej bada się procent substancji organicznej, rzadziej prócz tego poszczególne składniki mineralne, jak CaCO_3 , SiO_2 itd. oraz zawartość ważniejszych biogenów (azot, fosfor itd.). Przy tym, o ile częste są próby tłumaczenia stanu fauny zawartością substancji organicznej, o tyle rzadsze — innymi ze wspomnianych czynników. Co więcej, stwierdzono (Stangenberg 1938, Konshin i Kuznecow 1937, wg Korde 1956), że typy osadów wyróżnione na podstawie dominującego składnika (substancja organiczna, Ca, SiO_2 itd.), nie korelują z typem troficznym jeziora (a przecież kierunek typologiczny wiąże ściśle trofizm jezior z charakterem ich bentosu). Jednakże i zależność bentosu od zawartości substancji organicznej w mule nie zawsze istnieje — w niektórych pracach jest ona rzeczywiście udowodniona, w wielu — bardzo problematyczna. Nie od rzeczy będzie tu przytoczyć zdanie Litynskiego (1952): „Gdyby przemiana materii przebiegała we wszystkich wodach w sposób analogiczny, gęstość zasiedlenia byłaby zapewne proporcjonalna do ilości nagromadzonych tam ciał organicznych. Ponieważ jednak (...) przeróbka szczątków organicznych jest procesem złożonym, postępującym zależnie od chemicznego środowiska w sposób różnorodny, łatwo zrozumieć, że stosunek powyższy może tylko w ogólnych zarysach odpowiadać rzeczywistości. Jeżeli ponadto weźmiemy pod uwagę jedynie ogólną masę ciał organicznych w osadach, bez uwzględnienia natury tych ciał, to może się okazać, iż osady najbardziej zasobne w materię organiczną będą właśnie najuboższe w znaczeniu biologicznym“. Trudno się nie zgodzić z powyższymi uwagami. Istniejące klasyfikacje mułów² są w istocie bardzo po-

² Najstarsza klasyfikacja, bardzo ogólna, na gytte (sapropel) i dy (tyrfopel) (H. v. Post, Potonié, Naumann — wg Naumanna, 1930), klasyfikacja chemiczna Potonié'go (1938 — wg Korde, 1956), chemiczno-strukturalna Lundquist'a (1927), klasyfikacja oparta o dominującą w osadach grupę glonów, z których te osady powstały (Korde 1956) i inne, nie mówiąc już o błędnych metodycznie klasyfikacjach, jak np. klasyfikacja Titowa (1947, 1949 — wg Korde 1956) oparta wyłącznie na składzie popiołu.

wierzchowne, wskaźnikowe. Wszystkie klasyfikacje o charakterze chemicznym, fizyko- czy strukturalno-chemicznym noszą w znacznej mierze charakter artefaktowy — po pierwsze znaczna część wykazywanych składników osadu, np. azotu, siarki, fosforu itd. (Szabarowa 1950, Vallentyne 1957) występuje w stanie naturalnym w postaci innych, zwykle bardziej skomplikowanych związków; po drugie, analizie poddaje się zwykle składniki występujące w stosunkowo znacznych ilościach, podczas gdy składniki występujące w ilościach znikomych mogą również odgrywać poważną rolę; wreszcie po trzecie — nie stosuje się z reguły szczegółowej analizy substancji organicznej, na którą składa się wielka ilość różnorodnych, często skomplikowanych i w znacznej mierze jeszcze nie zidentyfikowanych związków. Stwierdzono, że w mułach występują takie typy związków, jak np. bituminy, węglowodory, tłuszcze, cukry i inne węglowodany, białka, puryny, kwasy organiczne, a nawet witaminy, enzymy, toksyny, antybiotyki itd. O roli tych substancji dla życia organizmów nie ma chyba potrzeby mówić (szczegółowiej, patrz: Vallentyne 1957). Oczywiście jest, że na organizmy oddziałują te właśnie, konkretnie w warunkach naturalnych występujące substancje, które mogą pozostawać w bardzo różnych stosunkach ilościowych przy tych samych wskaźnikach już nie tylko procentu substancji organicznej, ale również azotu, fosforu itp. Substancje wykazywane w analizie są bowiem produktami rozpadu rzeczywistych składników mułu. Na przykład w pracy Mosiewicza i Alferowskiej (1955) wykazano, że przy tej samej zawartości ogólnej fosforu mogą występować bardzo różne ilości fosforu rozpuszczalnego; poza tym, autorzy podkreślają większe znaczenie procesów warunkujących krążenie fosforu, niż jego stanu ilościowego. Niewątpliwie jeszcze znacznie większe różnice istnieją między zawartością ogólną fosforu, a składającymi się na nią konkretnymi związkami. Korde (1956) stwierdza możliwość istnienia identycznego składu chemicznego zupełnie różnych mułów.

Z czynników fizycznych przykładowo można wskazać na różnice napięcia i mikroprądy elektryczne (Pelsz 1939), mogące również działać aktywizująco na organizmy. (Nie będę tu omawiał dodatkowo komplikującej sprawę, kwestii błędów metodyki analizy osadów, na co wskazują — Morgans 1956, Züllig 1956, oraz różnorodności i nieporównywalności metod — Vallentyne 1957).

Jednakże zróżnicowanie i bogactwo jakościowe osadów dennych oraz niedoskonałość metod ich badania to tylko jedna strona zagadnienia. Drugą sprawą to rola i sposób badania biocenozy zamieszkującej osady. Utało się w pracach bentosowych badać tylko makrofaunę i szukać jej korelacji ze środowiskiem dennym. Tymczasem makrofauna stanowi tylko część, czasem nawet niewielką, biocenozy dennej i jest ściśle uzależniona od reszty biocenozy. Niestety, prace dotyczące mikrobentosu, który ostatnio coraz częściej jest obiektem zainteresowania, podobnie jak prace nad szczegółowym składem chemicznym osadów, są przeważnie prowadzone bez związku z pracami nad makrobentosem. Wobec oczywistości oddziaływań wzajemnych makro- i mikrobentosu niewątpliwie słuszne i cenne są wypowiedzi niektórych badaczy (Łastocki 1949, Cejeb 1958) o potrzebie badania całości biocenoz dennych i szukania powiązań wzajemnych poszczególnych ich elementów.

W szeregu zbiorników stwierdzono wielką różnorodność i wielkie bogactwo mikrobentosu bakteryjnego (Henrici i Mc Coy 1938, Ekzerczew 1948, Kuznecow 1951, 1954, Razumowska i Ziablikowa 1945, Rodina 1951). Kuznecow (1949, 1951) stwierdza, że w pewnych przypadkach biomasa bakterii przewyższa do kilkudziesięciu razy, a produkcja jeszcze wielokrotnie więcej, biomasę i produkcję makrofauny bentosowej. Liczebność bakterii, które najobficiej rozwijają się w powierzchniowych warstwach mułu, dochodzi do miliardów osobników w 1 cm^3 , zaś wagowo stanowią one do 8% ogólnej ilości substancji organicznej osadów. Znając olbrzymią aktywność życiową bakterii (Kuznecow 1954, Vallentyne 1957, Rodina 1951) oraz wrażliwość ich na czynniki środowiskowe, łatwo sobie wyobrazić, jak olbrzymią rolę muszą one odgrywać w kształtowaniu warunków życiowych strefy dennej zbiorników.

Wielkie zróżnicowanie i bogactwo osiąga również fitobentos (Korde 1947, 1950, Manuczarowa 1950, Cejeb 1937, Nieizwiestnowa-Żadina i Lachow 1941). Często wykazuje on skomplikowaną strukturę, układ przestrzenny — np. sinice mogą występować w postaci kożucha na powierzchni pelogenu, bądź siateczki przeplatającej pelogen (Korde 1947, Manuczarowa 1950); poszczególne gatunki glonów, grzybów i bakterii wykazują często skomplikowany, piętrowy układ (Ekzerczew 1948). Niewątpliwie sposób rozmieszczenia tych organizmów wywiera także poważny wpływ na resztę biocenozy dennej.

Również mikrozoobentos różnych środowisk wykazuje (pod względem składu gatunkowego, liczebności, stosunków ilościowych) wielkie zróżnicowanie i olbrzymią często obfitość (Cole 1939, Cejeb 1937, 1958, Greze 1951, Łastoczkin 1949, Moore 1939, Nieizwiestnowa-Żadina i Lachow 1941, Sebestyen 1947, Szczerbakow 1955, i inni). Według Cejeba (1958) liczebność orzęsków dochodzi do kilku i więcej milionów na 1 m^2 ; w podobnych ilościach mogą występować wiciowce. Do setek tysięcy osobników na 1 m^2 dochodzą również korzenionózki, wrotki, nicienie, widłonogi, wioślarki i inne organizmy.

Mikrobentos może oddziaływać na całość biocenozy dennej co najmniej trojako:

- 1) przez kontakty bezpośrednie (zależności od struktury przestrzennej, konkurencja o miejsce itp.),
- 2) jako pokarm,
- 3) przez przekształcanie chemiczne środowiska.

Jeśli chodzi o znaczenie pokarmowe mikrobentosu, to przede wszystkim trzeba wspomnieć o intensywnie obecnie opracowywanej roli bakterii jako pokarmu. Eksperymentalnie stwierdzono, że *Chironomus*, karmiony wyłącznie bakteriami (Rodina 1949), a nawet tak specyficzną ich grupą jak bakterie celulozowe (Gorbunow 1946), może odbyć cały cykl życiowy. Stwierdzono również wybiórczość *Tendipedidae* w stosunku do poszczególnych gatunków bakterii (Gorbunow 1951, Rodina 1957), jak również innych rodzajów pokarmu (Sadler 1935, Konstantinow 1951). Znane jest także znaczenie pokarmowe mikrofitobentosu (Borodicz 1956, Pczółkina 1950, Rusina 1956, Sadler 1935, Thienemann 1954). Charakter pokarmu w istotny

sposób wpływa na rozwój zwierząt bentosowych — poszczególne rodzaje pokarmu przedstawiają bowiem różną wartość odżywczą (Rodina 1948, Borodicz 1956, Sadler 1935, Konstantinow 1951). Borodicz (1956) stwierdził na przykład szybszy wzrost *Chironomus* na mieszanym pokarmie glonowo-bakteryjnym, niż na samych glonach. Bakterie stanowią pokarm bardzo cenny, są źródłem witamin itd. (Żukowa 1957). *Tendipedidae* mogą się rozwijać masowo na gnijącej roślinności (Ioffe 1954) właśnie dzięki obfitości bakterii. Prawdopodobne jest, że w odżywianiu się zoobentosu większe znaczenie mają bakterie związane z cząsteczkami detrytusu, niż sam detrytus. Jak wiadomo, bakterie te występują w olbrzymich ilościach (Rodina 1951).

Jeśli chodzi o sposób żerowania *Tendipedidae* bentosowych, to znane jest zarówno żerowanie filtracyjne (Walsh 1952, Thienemann 1954, Szilowa 1955 i inni), jak i aktywne pobieranie pokarmu (glonów i cząstek detrytusu z bakteriami) z powierzchni mułu (Thienemann 1954, Szilowa 1955, Borodicz 1956). Możliwe, że słuszna jest teza Szilowej (1955), iż filtracja ma miejsce przy obfitości zawiesin w wodzie przydennej, a żerowanie aktywne — przy ich ubóstwie. Warunki pokarmowe są uzależnione od stosunków środowiskowych — na przykład przy małej ilości tlenu *Tendipedidae* tracą więcej czasu i energii na ruchy wentylacyjne (Walsh 1952); swoisty sposób izolowania się od niekorzystnych warunków chemicznych, przez budowanie wysokich rurek mułowych (Rossolimo 1939, Grandilewska-Deksbach 1939, Brundin 1951 i inni) określa zarazem miejsce, skąd czerpany jest pokarm.

Jeśli zestawimy olbrzymie znaczenie mikrobentosu, plastyczność a zarazem wybiórczość pokarmową jego konsumentów oraz różne wymogi pokarmowe różnych gatunków i poszczególnych stadiów rozwojowych (Sadler 1935, Thienemann 1954, Bielawska 1956, Bielawska i Konstantinow 1956 i inni) i różną wartość poszczególnych rodzajów pokarmu — z wyżej omówionym bogactwem i zróżnicowaniem mikrobentosu w czasie i przestrzeni, możemy sobie wyobrazić, jak wielka jest jego rola, tylko jako czynnika pokarmowego.

W związku z tym należy jeszcze zwrócić uwagę na rolę mikrofitobentosu (fotosynteza) i bakteriobentosu (głównie chemosynteza)³ w tworzeniu substancji organicznej. Stąd wydaje się, że, zwłaszcza w środowiskach płytkich i prześwietlonych do dna, większe znaczenie ma produkcja substancji organicznej przez autotroficzny zespół bentosowy, niż bogactwo troficzne osadów. Natomiast w osadach głębinowych olbrzymią rolę odgrywa niewątpliwie obfitość i charakter flory bakteryjnej.

Ważniejsza może jeszcze od roli pokarmowej, jest rola mikrobentosu w przekształcaniu środowiska. Wspominano już o olbrzymich ilościach i dużej aktywności bakterii w osadach mułowych. Jest oczywiste, że efekty ich działalności — produkty metabolizmu (Zo Bell i Feltham 1937, wg Żukowej 1957, Vallentyne 1957) i rozkład substancji organicznej, są wobec tego znaczne. Rola bakterii w krążeniu poszczególnych pierwiastków w jeziorze jest ogromna (Kuzniecowa 1954, Lepnieva 1950). Działalność bakterii i jej efekty zależą z kolei od wielu czyn-

³ Efekty jakościowe i ilościowe chemosyntezy (Sorokin 1955), a niewątpliwie również fotosyntezy, zależą od warunków środowiskowych, w tym od typu osadów.

ników, jak na przykład od stężenia różnych substancji, wzajemnego oddziaływania drobnoustrojów i oddziaływania ze strony glonów i zoobentosu (poprzez metabolity i chemiczne przekształcanie środowiska)⁴ itd.

Oczywiście dużą rolę w przekształcaniu środowiska dennego odgrywa również makrofauna — poprzez nagromadzenie ekskrementów, oraz potęgowanie wymiany między wodą a mułem; w eksperymentach z larwami *Tendipedidae* obserwowano znaczne zwiększenie zawartości amoniaku, fosforanów i żelaza w przydennej warstwie wody w wyniku działalności larw (Rossolimo 1939, Grandilewska-Deksbach 1939, Ganapatti 1949). To z kolei potęgowało procesy bakteryjne. Poza tym znamy szereg przykładów oddziaływań wzajemnych makrofauny, nie znając jednak ich szczegółowego mechanizmu; tak np. Suetow (1951) stwierdził zależność rozmieszczenia pionowego larw *Tendipes* od ich zagęszczenia, Sadler (1935), Konstantinow (1951), Kajak (w druku) — zależność stopnia śmiertelności, oraz dynamiki liczebności i biomasy od zagęszczenia; Hayne i Ball (1956) — większą produkcję bentosu przy wyżeraniu go przez ryby, niż przy braku wyżerania. Ta garść przykładowo przytoczonych faktów o oddziaływaniach i zależnościach wzajemnych mikro- i makrobentosu, jeśli uwzględnimy poza tym wielką zmienność w czasie, pozwoli wyrobić sobie wyobrażenie o niezmiernej złożoności i zmienności warunków, w jakich te organizmy bytują.

Wydaje się, że oddziaływanie wzajemne organizmów bentosowych poprzez przekształcanie chemiczne środowiska, jest w strefie dennej szczególnie silne z kilku względów:

1. Istnieje tu, jak w ogóle w środowisku wodnym, łatwość reakcji chemicznych oraz przenoszenia się różnych substancji i docierania ich do organizmów.

2. Wobec małej ruchliwości przydennej warstewki wody wytworzone tam warunki są względnie trwałe, znacznie trwalsze niż np. w pelagialu.

3. Stężenie substancji chemicznych jest tu (przynajmniej w większości wypadków) szczególnie duże, ze względu na bogactwo troficzne granicy woda—muł, oraz wyżej omówione bogactwo życia w tej strefie.

Po tym, co dotychczas powiedziano, staje się jasne, czemu w wielu wypadkach nie można znaleźć zależności stanu bentosu od najczęściej badanych czynników środowiskowych, takich jak tlen, zawartość substancji organicznej, poszczególne substancje biogenne itp. Korelacji takich nie stwierdza się z kilku względów:

1. Badany „czynnik“ (np. ‰ substancji organicznej) nie jest w istocie pojedynczym czynnikiem, ale skomplikowanym i zmiennym układem czynników. Jego wartość może być taka sama przy bardzo różnym stanie i układzie tych rzeczywiście oddziałujących na organizmy czynników.

2. Badany czynnik (np. całkowita zawartość azotu, fosforu, siarki itp.)⁵ jako taki w ogóle nie działa w naturalnym środowisku, a jest jedy-

⁴ Jest to obszerny i szeroko obecnie opracowywany dział; omawianie go tu zajęłoby zbyt wiele miejsca. Nieco szerzej porusza tę sprawę Vallentyne (1957).

⁵ Aczkolwiek w wypadkach skrajnego ubóstwa np. azotu, korelacja jego ogólnej ilości z bentosem może się zarysować (np. Konstantinow, 1953), podobnie jak w warunkach skrajnych istnieje zależność bentosu od ogólnej ilości substancji organicznej.

nie artefaktem powstałym w procesie analizy. Tu również te same wartości mogą mieć miejsce przy najrozmaitszych sytuacjach rzeczywistych.

3. Istnieją ogromne trudności w badaniu rzeczywistych warunków, z jakimi organizm się styka, ze względu na: a) mikro-zróżnicowanie środowiska; tak np. istnieje warstewka przydenna wody, o różnej w różnych sytuacjach grubości (w której warunki życiowe są w znacznej mierze wynikiem działalności życiowej bentosu), o specyficznej zawartości tlenu (Brundin 1949, Owczinnikow 1957), o dużym stężeniu biogenów, metabolitów i innych substancji; muł jest zróżnicowany, zwłaszcza pionowo, itd., b) szczególnie duże w tym środowisku bogactwo i różnorodność substancji chemicznych.

4. Jeśli nawet zbadamy szereg czynników rzeczywiście działających w środowisku, to będzie to niewielka część wszystkich czynników danego środowiska. Poza tym, te same wartości czynników zbadanych mogą występować przy różnym układzie pozostałych czynników, co oczywiście powoduje odmienność efektów działania na organizmy.

5. Stan środowiska dennego jest wypadkową długiego i skomplikowanego łańcucha reakcji zwrotnych między biocenozą denną i jej elementami a środowiskiem abiotycznym. Rzeczywiście działające w środowisku bentosowym czynniki, obok ich oddziaływania bezpośredniego na dany organizm, wywołują niekończące się łańcuchy reakcji wtórnych — przekształcania środowiska przez różne organizmy pod wpływem danego czynnika.

6. Skomplikowany układ stosunków i oddziaływań wzajemnych, wielkie bogactwo i różnorodność związków chemicznych oraz organizmów je wytwarzających, przekształcających i z kolei od nich zależnych, implikują wielką zmienność warunków.

Pomijam tu już, jako zagadnienie zbyt obszerne, kwestię zmienności wymogów organizmów bentosowych, zależności od poprzednich losów ich populacji, struktury biocenozy, kompleksu warunków środowiskowych itp.

Wyżej naszkicowany obraz warunków życia bentosu może nasuwać pesymistyczny wniosek o niemożliwości zbadania i zrozumienia oddziaływań tych warunków, w całej ich złożoności, na biocenozy denne. Wydaje się, że wniosek ten jest słuszny o tyle, iż rzeczywiście nigdy nie przebadamy i nie zrozumiemy całego kompleksu szczegółowych zależności organizm-środowisko, czy tym bardziej populacja-biocenoza-środowisko, w ich dynamice, w naturze. (Nie znaczy to, że nie potrafimy wykryć poszczególnych czynników środowiskowych, jakie tu działają, choć i do tego jeszcze nam bardzo daleko). Nie jest to jednak równoważne stwierdzeniu, że nie potrafimy wykryć prawidłowości i praw rządzących składem i dynamiką liczebności bentosu. Można bowiem wykryć prawa rządzące danym procesem, nie wnikając szczegółowo w jego mechanizm. Żeby jednak móc znaleźć właściwą drogę poszukiwania tych praw, żeby uniknąć rażących błędów, trzeba zdawać sobie sprawę ze złożoności badanych stosunków.

PIŚMIENNICTWO

1. Bielańska, Ł. I., Konstantinow, A. S. 1956 — Pitaniye liczinok *Procladius choreus* Meig. i uszczerb nanosimyj imi kormowej bazie ryb. — Wopr. Ichtiol. 7.

2. Borodicz, N. D. 1956 — O pitanii liczinok *Chironomus* f. 1. *plumosus* i o zimowkie ich w gruntach spuszczonech rybowodnych prudow. — Tr. Wsies. Gi-drobiol. Obszcz. 7.
3. Brundin, L. 1949 — Chironomiden und anderen Bodentiere der Südswe-dischen Urgebirgsseen. — Rep. Inst. freshw. Res. Drottning 30.
4. Brundin, L. 1951 — The relation of O₂ microstratification at the mud surface to the ecology of the profundal bottom fauna. — Rep. Inst. freshw. Res. Drottning 32.
5. Cejeb, J. J. 1937 — K mietodikie koliczestwiennogo uczota mikrofauny pie-łogena w swiazi s jejo primienienijem na solenych ozierach Kryma. — Zool. Żurn. 16.
6. Cejeb, J. J. 1958 — Sostaw i koliczestwiennoje razwitije fauny mikrobientosa nizowjew Dniepra i wodjomow Kryma. — Zool. Żurn. 37.
7. Cole, G. A. 1955 — An ecological study of the microbenthic fauna of two Minnesota lakes. — Amer. Midland Natural. 53.
8. Deevy, E. S. 1941 — Limnological studies in Connecticut. VI. The quantity and composition of the bottom fauna of thirty six Connecticut and New York lakes. — Ecol. Monogr. 11.
9. Dunn, D. R. 1954 — Notes on the bottom fauna of twelve Danish lakes. — Vidensk. Meddel. Dansk naturh. Foren. 116.
10. Eggleton, F. 1931 — A limnological study of the profundal bottom fauna of certain fresh-water lakes. — Ecol. Monogr. 1.
11. Eggleton, F. 1935 — A comparative study of the benthic fauna of four Northern Michigan lakes. — Pap. Mic. Ac. Sci. 20.
12. Ekzercew, W. A. 1948 — Opriedielenije moszcznosti mikrobiologiczeski aktiw-nogo słoja ilowych otłozenij niekotorych ozier. — Mikrobiol. 17.
13. Ganapatti, S. V. — 1949 — The role of the blood-warm *Chironomus plu-mosus*, in accounting for the presence of phosphates and excessive free ammonia in the filtrates from the slow sand filters of the Madras Water Works. — J. zool. Soc. India 1.
14. Gorbunow, K. W. 1946 — Celluloznyje bakterii kak zwieno w puszczewoj cepi priesnych wodjomow. — Mikrobiol. 15.
15. Gorbunow, K. W. 1951 — Rasprostranienije *Azotobacter chroococcum* w wo-dojomach i poczwach dielty Wolgi i jejo znaczenije kak faktora produktiw-nosti. — Mikrobiol. 20.
16. Grandilewska-Deksbach, M. Ł. 1939 — K woprosu o wyżiwaniu liczinok *Chironomus* w isskustwiennych usłowijach. — Zool. Żurn. 18.
17. Greze, W. N. 1951 — Pridonnyj plankton, jejo rol w pitanii ryb i mietodika uczota. — Zool. Żurn. 30.
18. Hayes, F. R. 1957 — On the variation in bottom fauna and fish yield in relation to trophic level and lake dimensions. — J. Fish. Res. Board Ca-nada 14.
19. Hayne, W., Ball, R. C. 1956 — Benthic productivity as influenced by fish predation. — Limnol. Oceanogr. 1. (wg Sport Fish. Abstr. 2).
20. Henrici, A. T., Mc Coy, E. 1938 — The distribution of heterotrophic bacteria in the bottom deposits of some lakes. — Trans. Wisconsin Ac. Sci. 31.
21. Humphries, C. F. 1936 — An investigation on the profundal and sublittoral fauna of Windermere. — J. anim. Ecol. 5.
22. Ioffe, C. I. 1954 — Powyszenije kormowej bazy prudow organiczeskimi udo-brienijami. — Tr. Probl. Tiem. Sowieszcz. 2.

23. K a j a k, Z. — Próba interpretacji dynamiki liczebności fauny bentonicznej w wybranym środowisku łąchy wiślanej Konfederatka. — Ecol. Pol. A. (w druku).
24. K o n s t a n t i n o w, A. S. 1951 — O razwiedienii liczinok chironomid kak korma iskusstwiennno wyraszcziwajemoj mołodi ryb. — Tr. Sarat. Otd. Kasp. Fil. W. N. I. R. O. 1.
25. K o n s t a n t i n o w, A. S. 1953 — Niekotoryje itogi kompleksnogo rybochoziajstwiennogo obsledowanija wyrostnych prudow tiepłowskogo rybopitomnika. — Tr. Sarat. Otd. Kasp. Fil. W. N. I. R. O. 2.
26. K o r d e, N. W. 1947 — Donnyje siniezielonyje wodorosli sapropelewych ozier. — Dokł. AN SSSR. 58.
27. K o r d e, N. W. 1950 — Donnyje siniezielonyje ozier Załuczja. Soobszcz. 1. — Tr. Sapro. Łab. 4.
28. K o r d e, N. W. 1956 — O nomienklaturie i tipologii sapropielewyc otłozenij. — Tr. Łab. Sapro. Otłoz. 6.
29. K u z n i e c o w, S. I. 1949 — Osnownyje itogi i oczerednyje zadaczi mikrobiologiczeskich issledowanij. — Tr. Wsies. Gidrob. Obszcz. 1.
30. K u z n i e c o w, S. I. 1951 — Rol mikroorganizmow w obrazowanii sapropelewyc otłozenij. — Mikrobiol. 20.
31. K u z n i e c o w, S. I. 1954 — Sootnoszenija miezdu pierwicznej produkcijej i baktieriami. — Tr. Probl. Tiem. Sowieszcz. 2.
32. L e n z, F. 1954 — Gedanken zur Wertung ökologischer Faktoren. — Naturw. Rundschau. 8.
33. L e p n i e w a, S. G. 1950 — Žizń w ozierach. — Žizń priesnych wod SSSR. 3. Moskwa-Leningrad.
34. L i t y ń s k i, A. 1952 — Hydrobiologia ogólna. — Warszawa.
35. L u n d b e c k, J. 1936 — Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. — Arch. Hydrobiol. Suppl. B. 1.
36. L u n d q u i s t, G. 1927 — Bodenablagerungen und Entwicklungstypen der Seen. — Die Binnengewässer 2. Stuttgart.
37. Ł a s t o c z k i n, D. A. 1949 — Biocenozy sapropielej w ich wzaimootnoszenii s sapropielewoj sredoj. — Tr. Łab. Sapr. Otłoz. 3.
38. M a n u c z a r o w a, E. M. 1950 — O wodoroslewoj florie niekotorych sapropielewyc ozier Załuczja. — Tr. Sapr. Łab. 4.
39. M i l l e r, R. B. 1941 — A contribution to the ecology of the *Chironomidae* of Costello Lake, Algonquin Park, Ontario. — Univ. Toronto Stud. Biol. Ser. 49. Publ. Ont. Fish. Res. Lab. 60.
40. M o o r e, G. M. 1939 — A limnological investigation of the microscopic benthic fauna of Douglas Lake, Michigan. — Ecol. Monogr. 9.
41. M o r g a n s, J. E. 1956 — Notes on the analysis of shallow water soft substrata. — J. anim. Ecol. 25.
42. M o s i e w i c z, M. A., A l f e r o w s k a, M. M. 1955 — Sojedinienija fosfora w wodie i gruntach ozier. — Izw. WNIORCh. 36.
43. M u n d i e, J. H. 1955 — On the distribution of *Chironomidae* in a storage reservoir. — Proc. intern. Ass. theor. appl. Limnol. 12.
44. N a u m a n n, E. 1930 — Einführung in die Bodenkunde der Seen. — Die Binnengewässer. 9. Stuttgart.
45. N i e i z w i e s t n o w a - Ž a d i n a, E. S., L a c h o w, S. M. 1941 — Dinamika donnych biocenzow rieki Oki w swiazi s dinamikoj gidrologiczeskich faktorow. — Tr. Zool. Inst. AN SSSR. 7.

46. Northcote, T. G., Larkin P. A. 1956 — Indices of productivity in British Columbia lakes. — J. Fish. Res. Bd. Canada. 13.
47. Owczinnikow, I. F. 1957 — Porszniewyj batometri i riezultaty jego primienienija pri izuczenii gazowego riezima pridonnoego sloja wody w rybinkom wodochraniliszczu. — Tr. Probl. Tiem. Sowieszcz. Zool. Inst. 7.
48. Pczol'kina, N. W. 1950 — O pitanii niekotorych wodnych liczinok dwukrylych. — Tr. Wsies. Gidrob. Obszcz. 2.
49. Pelsz, A. D. 1939 — O nieadnorodnosti zidkoi fazy ilita (gidrochimizieskaja rol mikroorganizmow). — Ucz. Zap. Leningr. Gos. Uniw. 30. Sier. bioł. 8.
50. Rawson, D. S. 1955 — Morphometry, as a dominant factor in the productivity of large lakes. — Verh. int. Ver. Limnol. 12.
51. Razumowska, Z. G., Ziablikowa, O. P. 1945 — Mikrobiologiczeskije nabludienija na pojmiennych ozierach. — Mikrobiol. 14.
52. Rodina, A. G. 1948 — Baktierii kak piszczu dla priesnowodnych molluskow. — Mikrobiol. 17.
53. Rodina, A. G. 1949 — Rol baktierij w pitanii liczinok tiendipedid. — Dokł. AN SSSR. 67.
54. Rodina, A. G. 1951 — O roli otdielnych grupp baktierij w produktiwnosti wodojomow. — Tr. Probl. Tiem. Sowieszcz. Zool. Inst. 1.
55. Rodina, A. G. 1957 — Wozmożnost' ispolzowanija mietoda mieczonych atomow dla rieszenija woprosa o wybornosti piszczu u wodnych žiwotnych. — Zool. Žurn. 36.
56. Romaniszyn, W. 1950 — Sezonowe zmiany w jakościowym i ilościowym rozmieszczeniu chironomidów jeziora Charzykowo. — Inst. Bad. Leśn. — Prace badawcze. Jezioro Charzykowo. Cz. I.
57. Rossolimo, Ł. 1939 — Rol liczinok *Chironomus plumosus* w obmienie wieszczestwom mieżdu ilitowymi otłozenijami i wodoj oziera. — Tr. Limn. St. w Kosinie. 22.
58. Rusina, O. N. 1956 — Uswojenije otmierszych wodoroslej i dafnij liczinkami *Chironomus dorsalis* Meig. — Wopr. Ichtiol. 6.
59. Sadler, W. 1935 — Biology of the midge, *Chironomus tentans*. — Mem. Cornell Univ. agric. exp. Stat. 173.
60. Sebestyen, O. 1947 — *Cladocera* studies in Lake Balaton. 1. Mud living *Cladocera* and muddy bottom as environment. — Arch. Biol. Hungar. 2.
61. Sorokin, J. I. 1955 — Opriedielenije wielicziny chemosintieza w wodie Rybinskogo wodochraniliszczu s primienienijem C^{14} . — Dokł. AN SSSR. 105.
62. Stangenberg, M. 1938 — Skład chemiczny osadów głębinowych jezior Suwalszczyzny. — Inst. Bad. Lasów Państw. Rozpr. Sprawozd. A. 31.
63. Stankovic, S. 1951 — Le peuplement bentique des lacs Egéens. — Verh. int. Ver. Limnol. 11.
64. Sujetow, S. W. 1951 — Potrieblenie rybami liczinok chironomid w akwarialnych usłowijach. — Tr. Wsies. Gidrob. Obszcz. 3.
65. Szabarowa, N. T. 1950 — Azotistyje wieszczestwa sapropela. — Tr. Łab. Sapr. Otłoz. 4.
66. Szczerbakow, A. P. 1955 — Dynamika mikrobientosa Głubokogo Oziera. — Tr. Wsies. Gidrob. Obszcz. 6.
67. Szilowa, A. I. 1955 — O filtracionnom sposobie pitanija motyla. — Dokł. AN SSSR. 105.
68. Tadajewski, A. 1956 — Osady jeziora Druzno jako siedlisko fauny dennej. — Ekol. Pol. A. 4.

69. Thienemann, A. 1954 — *Chironomus*. — Die Binnengewässer, 20. Stuttgart.
70. Vallentyne, J. R. 1957 — The molecular nature of organic matter in lakes and oceans, with lesser reference to sewage and terrestrial soils. — J. Fish. Res. Bd. Canada 14.
71. Walshe, B. M. 1952 — Autecology of *Chironomus plumosus*. — Coll. int. Centre Rech. sci. Ecologie 33.
72. Züllig, H. 1956 — Sedimente als Ausdruck des Zustandes eines Gewässers. — Schweiz. Z. Hydrologie 18.
73. Żadin, W. I. 1940 — Fauna riek i wodochraniliszcz. — Tr. Zool. Inst. AN SSSR. 5.
74. Żadin, W. I. 1948 — Donnaja fauna Wołgi ot Swijagi do Żigulej i jejo wożmożnyje izmienenija. — Tr. Zool. Inst. AN SSSR. 8.
75. Żadin, W. I. 1950 — Żizń w riekach. Żizń priesnych wod SSSR. 3. Moskwa-Leningrad.
76. Żukowa, A. L. 1957 — Znaczenije mikroorganizmow dla kormowej bazy ryb. — Wopr. Ichtiol. 9.

ON THE INVESTIGATION OF THE LIVING CONDITIONS OF BENTHOS

Summary

The great differences occurring in the numbers of benthos are most often attributed to environment factors such as oxygen, percentage of organic substance, temperature etc. In many cases the basic dependences on these factors have been proved to exist, in many others they are problematical; in addition there is a whole series of works demonstrating the impossibility of proving that the quantity of benthos is due to these factors. It is for this reason that certain authors refer to the complexity of the action of environment factors, the "individuality" of lakes etc. Łastoczkin (1949), Litynski (1952) and others rightly stress the necessity of taking into account the complicated qualitative composition of muds, and the heterogeneity of the processes taking place in them.

In reality the methods of examining the environment conditions of benthos and the existing classifications of sediments (see Naumann 1930, Korde 1956) are far from exact in relation to the actual conditions with which the benthos organisms come into contact. As a rule certain indicators are examined, e.g. the percentage of organic substance, the total contents of nitrogen, phosphorus, sulphur etc., whereas these substances in fact occur in the form of very heterogeneous chemical compounds. An especially great variety of components, of the utmost importance to the organisms, occurs in organic substance (Vallentyne 1957).

This complicated system of chemical compounds is to a considerable extent the work of benthos organisms (decomposition of organic substance, emission of metabolites, mechanical transformation of environment). Microbenthos (bacteria, algae and animals) is specially distinguished by its abundance, and in consequence, its significance in these processes. It is unfortunate that research work on microbenthos is so rarely connected with examination of macrobenthos.

The chemical action of the environment, including that resulting from the action of the biocenosis, is probably especially strong in areas at the bottom, or near the bottom. Food dependences are also complicated.

With such complicated relations in the bottom environments, the inadequacy and simplicity of the examination methods used is striking, e. g.:

1. The same organic substance contents may occur in the most varied system of quantitative relations of the organic compounds which form it.

2. Certain of the factors examined do not as such occur at all in the given environment, but become evident during the process of analysis (e. g. total contents of nitrogen, phosphorus, etc.). Their identical values may correspond to greatly varying systems of substances actually existing in the environment.

3. On account of the microstratification of the bottom environment and the abundance, heterogeneity and variability, already mentioned, of its physico-chemical and biocenotic conditions, it is extremely difficult to examine the actual living conditions of benthos.

The state of the bottom environment is the resultant of a long and complicated chain of reciprocal reactions between the biocenosis and its components, and the abiotic environment.

It would seem that we shall never be in a position to examine and grasp all the factors of the bottom environment in their variability and mutual dependence on the benthos biocenosis. This pessimistic conclusion does not, however, mean that we cannot discover the principles and laws governing the composition and dynamics of the numbers of benthos, since it is possible to discover the laws governing a given process without penetrating in detail into its mechanism. In order to find the proper way to discover these laws, and in order to avoid glaring mistakes, it is necessary to be fully aware of the complexity of the relations examined.