

ZDZISŁAW KAJAK
Instytut Ekologii PAN
Warszawa

Uwagi w sprawie metod badania produkcji bentosu

Celem referatu jest przedstawienie, na podstawie wybranych pozycji piśmiennictwa, sposobów i trudności oceny produkcji bentosu oraz potrzeb badawczych w tym zakresie. Referat winien stanowić podstawę do zapewnienia miarodajności i porównywalności wyników w zakresie badań nad produkcją bentosu oraz udziałem bentosu w przepływie energii przez badane ekosystemy, przy czym bynajmniej nie pretenduje do pełności przeglądu piśmiennictwa w zakresie omawianych zagadnień.

Omówione zostaną głównie zagadnienia oceny produkcji netto, czyli produkcji biomasy organizmów, w mniejszym stopniu sprawy metabolizmu, który łącznie z produkcją netto stanowi produkcję brutto — ogólną ilość energii przyswajanej (asymilowanej) przez organizmy czy populacje.

W pierwszej kolejności zatrzymam się na sprawach sposobów wyliczenia produkcji, następnie omówię proponowane metody zbierania i opracowywania materiału, niezbędne aby zapewnić porównywalność danych w zakresie prac nad bentosem z jednej strony oraz porównywalność z danymi o produkcji innych zespołów organizmów — z drugiej. Przy tym trzeba podkreślić, że jedynym rzeczywistym sposobem osiągnięcia pełnej porównywalności danych jest operowanie ocenami bezwzględными. Oceny względne, wskaźnikowe, zawsze zawierają duże niebezpieczeństwo nieporównywalności, ponieważ niemożliwa jest ocena stopnia odchylenia od rzeczywistego stanu w różnych środowiskach i sytuacjach.

W referacie będę się starał wskazać także na zagadnienia merytoryczne i metodyczne z zakresu oceny produkcji, wymagające zbadania. Będę się starał wskazać również na zagadnienia nie związane bezpośrednio z oceną, wyliczeniem produkcji, ale dotyczące analizy przyczyn i mechanizmów decydujących o produkcji.

Sposoby obliczania produkcji bentosu

W zasadzie nie ma specyficznych metod obliczania produkcji netto (produkcji substancji organicznej) organizmów bentosowych. Te same metody można stosować do wszystkich konsumentów (a ostatnio bywają stosowane także do producentów, jako sprawdzenie na innej drodze powszechnie przyjętej metody tlenowej). Niemniej dla pełności charakterystyki zagadnienia pokrótce omówię podstawowe z tych metod, zwracając uwagę na trudności i potrzeby badawcze przy ich zastosowaniu do bentosu.

Można wyróżnić 3 zasadnicze grupy metod oceny produkcji netto bentosu, oparte o:

a) szczegółową analizę dynamiki liczebności i zmian biomasy; często wiąże się to z analizą czynników powodujących te zmiany (śmiertelność naturalna, wyżeranie przez drapieżce, wyloty itd.);

b) analizę tempa przyrostów organizmów;

c) analizę zapotrzebowania pokarmowego ryb.

Ad a) Metoda ta nadaje się do oceny produkcji populacji o zwartym okresie rozmnażania i pojawu nowego pokolenia, po którym zachodzi już tylko spadek liczebności (B o r u c k i j 1939a, 1939b, K i r p i c h e n k o 1940, 1965, K u z n e c o v 1948, G r e z e 1951, B e k m a n 1959, C r i s p 1962 i inni). Z jednej strony chodzi tu o organizmy, z których biologii wynika taki właśnie przebieg cyklu życiowego (np. *Chaoborus* sp., *Dreissena polymorpha* itd.) oraz organizmy, które w określonych środowiskach wykazują tego rodzaju cykl życiowy (np. *Chironomidae* w profundalu jezior). Wyliczenie produkcji opiera się tu na równaniu B o j s e n - J e n s e n a (1919), które można wyrazić następująco:

$$P = (N_1 - N_2) \cdot \frac{W_2 - W_1}{2} + N_2 \cdot (W_2 - W_1).$$

gdzie: P — produkcja za okres t_2-t_1 , N — liczebność organizmów, W — waga osobnika odpowiednio w momencie t_2 i t_1 . Sumaryczna produkcja za dłuższy okres czasu lub cały cykl życiowy równa się oczywiście sumie produkcji w kolejnych krótszych odcinkach. Wyliczenie jest tym dokładniejsze, im więcej jest tych odcinków i im są one krótsze (im częściej pobierane są próby). Przytoczony wzór opiera się na założeniu, że redukcja liczebności zachodzi w obrębie czasu t_2-t_1 równomiernie, dzięki czemu można przyjąć, że organizmy, które ubyły w okresie t_2-t_1 (tzn. liczba organizmów N_1-N_2) przyrosły o połowę całkowitego przyrostu za ten okres, a więc:

$$\frac{W_2 - W_1}{2}.$$

Jak wiadomo, w rzeczywistości redukcja jest zwykle największa na najmłodszych stadiach i maleje z wiekiem organizmów. W praktyce jednak, zwłaszcza przy krótkich odcinkach czasu między kolejnymi pobraniami próby, błąd stąd wynikający może być bardzo mały. Metodę tę zastosował L u k a n i n (1957) do populacji *Chironomidae* o zachodzących na siebie pokoleniach. Autor dysponował jednak metodą (patrz dalsza część artykułu) dokładnego określania wieku larw, pozwalającą odróżnić poszczególne generacje, która nie jest możliwa do stosowania na szeroka skalę.

Do tej grupy metod można by zaliczyć także metody wprowadzone i stosowane przez R i c k e r a i E d m o n d s o n a do obliczeń produkcji ryb i zooplanktonu, a czasem także bentosu (T e a l 1957). Nie będę się jednak na nich zatrzymywał, ponieważ zostaną omówione szczegółowo w referatach o produkcji planktonu i ryb, a nie wydają się specjalnie przydatne do obliczeń produkcji bentosu, przy czym odznaczają się znacznie większą komplikacją wyliczeniową.

Ad b) Metoda ta, opierając się na tych samych zasadach co wyżej omówiona, jest jej ogólniejszą formą, nadającą się także do populacji z rozciągniętym w czasie rozmnażaniem i równoczesnym występowaniem

Tabela I

Produkcja biomasy larw *Microtendipes chloris* (Jezioro Mikołajskie, 4 m)
Przykład wyliczenia metodą Grezego (1965)

Production of biomass of *Microtendipes chloris* larvae (Mikołajskie Lake, 4 m)
Example of calculation using the Greze method (1965)

Klasa wielkości mm Class of size mm	Średnia długość mm Average length mm	Biomasa osobnika średniej długości, mg Biomass of a specimen of average size, mg	Dobowy przyrost biomasy osobnika średniej długości, mg Diurnal increase in biomass of individual of average size, mg	Średnia (za sezon) liczba larw na 1 m ² Average number (per season) of larvae per 1 m ²	Produkcja dobową ($d \times e$) mg/m ² Diurnal production mg/m ²	Średnia (za sezon) biomasa -B- ($c \times e$) mg/m ² Average (per season) biomass mg/m ²	Produkcja za sezon (100 dni) -P- mg/m ² Production per season (100 days) mg/m ²	P/B
<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>	<i>h</i>	<i>i</i>
1—3	2,5	0,05	0,015	2594	38,91	129,7	3891	30,0
4—7	5,1	0,46	0,056	1944	108,86	894,2	10886	12,2
8—11	8,5	2,15	0,23	407	93,6	875,1	9361	10,7
Łącznie dla wszystkich klas wielkości Jointly for all classes of size.						1899,0	24138	12,7

wszystkich stadiów rozwojowych. Podstawową trudnością jest uzyskanie danych o długości rozwoju poszczególnych stadiów w danych warunkach.

Mając te dane możemy powiedzieć, ile waży osobnik danego wieku, a następnie, odejmując od wagi osobnika w momencie t_2 jego wagę w momencie t_1 i dzieląc różnicę przez czas $t_2 - t_1$ (w dobach lub dla zwierząt o dłuższym cyklu życiowym — w tygodniach, miesiącach czy latach) uzyskujemy przyrost wagowy (czyli produkcję biomasy) osobnika danej klasy wielkości w ciągu danego okresu czasu. Przemnażając tę wartość przez liczbę osobników danej klasy wielkości, uzyskuje-

Tabela II

Produkcja biomasy *Dreissena polymorpha* (jezioro Tałtowisko)

Przykład wyliczenia metodą Grezego (1965)

Production of biomass of *Dreissena polymorpha* (lake Tałtowisko)

Example of calculation using the Greze method (1965)

Klasa wieku (lata) Class of age (years)	Liczebność na 1 m ² Numbers per 1 m ²	Średnia waga osobnika mg Average weight of a specimen mg	Przyrost roczny biomasy osobnika mg Increase of the biomass of a specimen per year mg	Biomasa sumaryczna (b × c) mg/m ² Total biomass (b × c) mg/m ²	Produkcja roczna (b × d) mg/m ² Production per year (b × d) mg/m ²	P/B
a	b	c	d	e	f	g
I	390	1,3	1,3	507,0	507,0	1,0
II	225	3,2	1,9	719,7	427,3	0,59
III	177	5,1	1,9	901,7	335,9	0,37
IV	169	11,3	6,2	1909,7	1047,8	0,55
V	138	17,9	6,7	2466,6	923,3	0,37
VI	121	26,3	8,4	3179,7	1015,6	0,32
VII	47	32,2	5,9	1507,0	276,1	0,18
VIII	21	34,9	2,7	725,9	56,2	0,08
IX	8	38,9	4,0	303,4	31,2	0,13
Łącznie dla wszystkich klas wieku Jointly for all age classes				12221	4620,3	0,38

my produkcję tej klasy w przyjętej jednostce czasu, a po przemnożeniu przez liczbę jednostek czasowych (dni, miesiące itp.) — produkcję tej klasy w interesującym nas okresie. Produkcja całej populacji będzie oczywiście równa sumie produkcji wszystkich klas wielkości. Przykład zastosowania tej metody przedstawia tabela I i II. Metoda ta została wprowadzona mniej więcej równocześnie przez szereg autorów (Nees i Dugdale 1959, Konstatinov 1960,

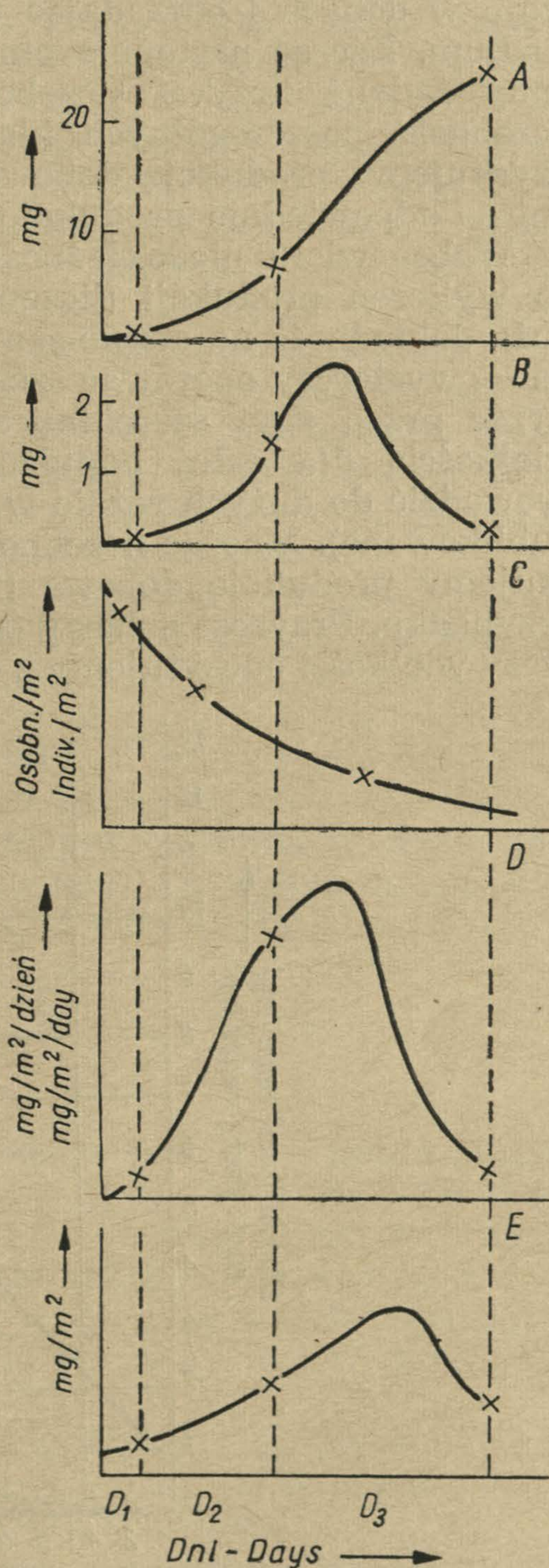
Konstantinova 1961, Greze 1965, Vinberg, Pečen, Šuškina 1965). W Polsce stosowali ją Kajak i Rybak (w druku) do *Chironomidae*, Hillbricht-Ilkowska i inni (w druku) do skorupiaków planktonowych, Stańczykowska (w druku) — do *Dreissena polymorpha*.

Fig. 1. Graficzny sposób obliczania produkcji

Oś pozioma — długość rozwoju poszczególnych stadiów (D_1, D_2, D_3) w dobach, A — krzywa zmian wagi osobnika z wiekiem, B — krzywa absolutnego przyrostu osobnika na dobę (różnica wagi osobnika między danym a poprzednim dniem, odczytana z wykresu A), C — krzywa „dobowej” liczebności poszczególnych stadiów (punkty do wykreślenia tej krzywej uzyskano przez podzielenie ogólnej liczebności danego stadium przez jego wiek w dniach i odłożenie uzyskanej wartości w połowie długości odcinka na osi „x”, odpowiadającego długości rozwoju danego stadium), D — krzywa produkcji dobowej poszczególnych stadiów (iloczyn liczebności osobników danej wielkości przez dobowy przyrost ciężaru jednego osobnika), E — krzywa biomasy (iloczyn liczebności osobników danej wielkości przez ciężar jednego osobnika)

Graphic way of calculating of production

Horizontal axis — length of development of different stages (D_1, D_2, D_3) in days, A — curve of changes in weight of an individual with age, B — curve of absolute growth of an individual per day (difference in weight of an individual between a given and the preceding day, taken from diagram A), C — curve of „diurnal” abundance of different stages (points for drawing this curve were obtained by dividing the total abundance of a given stage by its age in days and placing the value obtained halfway along a section on axis „x” corresponding to length of development of a given stage), D — curve of diurnal production of different stages (product of abundance of individuals of a given size by diurnal increase in weight of one individual), E — curve of biomass (product of abundance of individuals of a given size by weight of one individual)



Oczywiście konieczne jest takie dobranie okresów pobierania prób, aby prawidłowo ocenić liczebność poszczególnych klas wielkości, natomiast przy obliczeniach można operować średnimi za cały okres, w którym tempo rozwoju było takie same. Im węższe przyjąć poszczególne klasy wielkości, tym obliczenie będzie dokładniejsze, przy czym klasy nie muszą się pokrywać z naturalnymi stadiami rozwojowymi; te ostatnie można rozbić na kilka klas.

Niewątpliwie najdokładniejszym, ale też najbardziej pracochłonnym wariantem omawianej metody jest wariant graficzny (Vinberg, Pe-

čen, Šuškina 1965), w którym operuje się wiekiem organizmów (i odpowiednio przyrostami) z dokładnością do jednego dnia i wylicza produkcję dla poszczególnych jednodniowych „klas wieku”.

Krzywą liczebności poszczególnych stadiów wielkościowych możemy uzyskać dzieląc liczebność ogólną danego stadium przez długość jego rozwoju w dobach i odkładając tę wartość w środku okresu rozwoju tego stadium. Łącząc następnie punkty dla poszczególnych stadiów otrzymujemy żadaną krzywą liczebności osobników różnego wieku. Mnożąc liczebność poszczególnych klas wielkości przez ich przyrosty dobowe, uzyskujemy produkcję dobową (fig. 1), a przemnażając ją przez liczbę dni — odpowiednio produkcję za dany okres.

Wobec wielu niedokładności przy uzyskiwaniu danych wyjściowych do wyliczeń produkcji (liczebność, tempo wzrostu) wydaje się, że tak duża dokładność na etapie samego wyliczania produkcji nie jest konieczna — wystarczy operować szerszymi klasami wieku. Należy jednak przestrzec przed zbyt szerokimi klasami wieku, czy operowaniem średnią wielkością dla całej populacji, jak to robił Greze (1963). Może to prowadzić do dużych różnic w ocenie produkcji (Kajak — materiały niepublikowane). Mnożąc liczebność klas przez średni przyrost dobowy, uzyskujemy produkcję dobową (tab. I i II), podobnie jak w poprzednim przypadku. Przyrost dobowy osobników o wielkości przeciętnej dla danej klasy wielkości odczytujemy z wykresu (fig. 2).

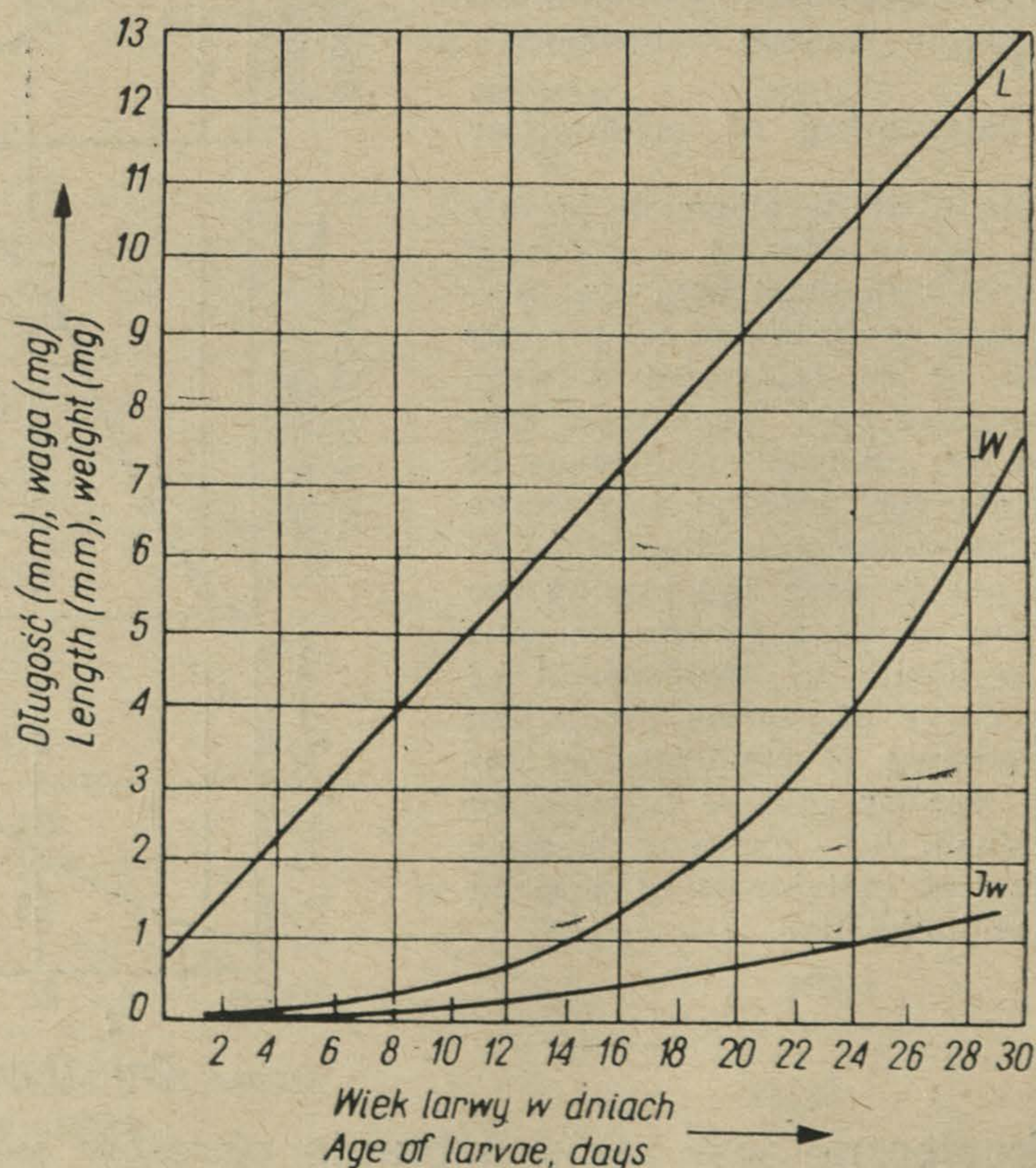


Fig. 2. Zmiany długości (L), wagi (W) i dobowego przyrostu wagi (I_w) larw *Chironomidae* w ciągu rozwoju larwalnego (Dla gatunków o maksymalnej długości 13 mm i okresie rozwoju larwalnego 30 dni)
Changes in length (L), weight (W) and daily increase in weight (I_w) of *Chironomidae* during the larval development (For the species of maximal length 13 mm and the period of larval development 30 days)

Udział poszczególnych klas wiekowych (wielkościowych) w ogólnej produkcji populacji zależy od liczebności tych klas oraz od bezwzględnych przyrostów wagowych. Dominującą w produkcji *Chironomidae* jest najstarsza klasa wiekowa (natomiast stosunek produkcji do biomasy jest największy u klasy najmłodszej, z powodu wysokich względnych przyrostów wagi — tab. I); jest to konsekwencją intensywnego wzrostu przez cały okres larwalny i dużych przyrostów bezwzględnych starszych larw (Konstantinov 1958a i b). Wynika z tego bardzo istotny wniosek praktyczny, że dla przybliżonej oceny produkcji populacji, przynajmniej w przypadku *Chironomidae*, nie jest konieczne uwzględnianie najmłodszych stadiów larwalnych, jak również jaj, których ocena liczebności nastęrcza ogromne trudności. (Jest to natomiast konieczne, jeśli chce się wniknąć w mechanizmy i przyczyny decydujące o wielkości i przebiegu produkcji, a nie tylko ograniczyć się do jej oszacowania).

Inna metoda wyliczeń produkcji, oparta o zmiany liczebności poszczególnych stadiów wielkościowych w kolejnych momentach czasowych (Vinberg, Pečen, Šuškina 1965) wydaje się znacznie mniej wygodną, między innymi ze względu na to, że wymaga dokładnej oceny liczebności jaj i najmłodszych stadiów rozwojowych.

Mówiąc o produkcji jaj, należy jednak rozróżnić zwierzęta, których stadia imaginalne nie odżywiają się, a więc które produkują jaja kosztem substancji zapasowych nagromadzonych podczas rozwoju larwalnego (np. *Chironomidae*, jętki itd.) oraz zwierzęta produkujące jaja już po zakończeniu wzrostu (np. mięczaki, skorupiaki itd.). W pierwszym przypadku jaja nie stanowią już produkcji, w drugim stanowią dodatkowy składnik produkcji (obok przyrostów biomasy tkanek osobnika w czasie jego wzrostu, uwzględnionych wyżej opisaną metodą). Do obliczenia produkcji jaj można zastosować wzór (Vinberg, Pečen, Šuškina 1965):

$$P_e = \frac{Q \cdot I \cdot X \cdot R \cdot T}{De},$$

gdzie: P_e — produkcja biomasy jaj; Q — waga jaja; I — liczba osobników dorosłych; X — stosunek liczby samic do liczby osobników dorosłych, R — średnia liczba jaj na 1 samice; De — długość okresu między kolejnymi „kładkami” jajowymi, T — okres analizowany. Oczywiście im częściej są składane jaja i im większa ich waga, tym większy ich udział w produkcji; u gatunków składających jaja raz w życiu i w niewielkiej liczbie, być może można je nawet pominąć.

Wśród form, które składają jaja kosztem zapasów gromadzonych po zakończeniu rozwoju, należy jeszcze rozróżnić formy pobierające pokarm w tym okresie z zasobów zbiornika oraz spoza zbiornika.

Należy zwrócić uwagę, że przy obliczaniu produkcji metodami omówionymi w punktach a i b, sumaryczna produkcja bentosu jest sztucznie podwyższona, gdyż drapieżce bentosowe korzystają z produkcji form niedrapieżnych, która już raz została policzona. Łączna produkcja bentosu będzie więc w istocie równa produkcji form niedrapieżnych i drapieżnych, pomniejszonej o ilość pokarmu zjedzonego przez drapieżce.

Jak wspomniano, sprawą podstawową dla obliczeń produkcji zalecaną wyżej metodą jest uzyskanie wiarygodnych danych o długości rozwoju w warunkach naturalnych. O ile uzyskanie takich danych nie przedstawia żadnych trudności w przypadku populacji o zwartym okresie roz-

mnażania i długim cyklu życiowym, o tyle jest bardzo trudne w przypadku populacji rozmnażających się przez dłuższe okresy czasu. Przyjmuje się, że podstawowe czynniki wpływające na tempo rozwoju to temperatura, pokarm i zawartość tlenu.

Wpływ obu tych czynników na niektóre grupy organizmów analizował w eksperymentach laboratoryjnych Konstantinov (1958b i c). O ile można nie mieć zastrzeżeń do wyników w sprawie wpływu temperatury, o tyle budzą duże wątpliwości wyniki odnośnie warunków troficznych i tlenowych. Oczywiście istnieje szereg danych terenowych i eksperymentalnych wskazujących na szybszy rozwój w lepszych warunkach tlenowych i pokarmowych. Niestety, niewiele wiedząc o odżywianiu wielu zwierząt bentosowych, a także o jego związku z warunkami tlenowymi, nie możemy powiedzieć jakie jest w danych warunkach prawdopodobne tempo rozwoju. Pozostaje więc oparcie się na literaturze, obserwacje nad tempem rozwoju w terenie, które mogą niekiedy dać wyniki także odnośnie populacji o współwystępujących wszystkich stadiach wiekowych, oraz eksperymenty nad tempem rozwoju w warunkach zbliżonych do naturalnych.

Przeprowadzone obserwacje nad długością cyklu życiowego świadczą o dużym jego zróżnicowaniu u poszczególnych grup organizmów. Np. u *Chironomidae* może on trwać od kilkunastu dni (Sadler 1935, Konstantinov 1958b, Wójcik-Migała 1965b), poprzez około 1 miesiąc (Sokolova 1963, Tubb i Dorris 1965, Kajak i Rybak w druku i inni), 6—12 miesięcy (Sokolova i Koreneva 1959, Wülker 1961, Borodičova 1962, Boruckij 1963 i inni), aż do okresu 2 lat (Boruckij 1963, Jonasson 1965). U szeregu gatunków nawet o znanej długości całego cyklu życiowego, młode osobniki pojawiają się dłuższy czas i trzeba znać ich długość rozwoju. Cenne są w związku z tym informacje o stosunku długości rozwoju poszczególnych stadiów do długości całego cyklu życiowego. Wülker (1961) podaje, że długość rozwoju jaja i poszczególnych stadiów *Sergentia coracina* pozostaje w stosunku 3:4:13:30:50. Według Konstantinova (1958a) zależność długości larw od czasu rozwoju ma charakter linii prostej¹. Dzięki temu znając całkowitą długość rozwoju larw oraz ich długość w momencie zakończenia rozwoju (równą w przybliżeniu maksymalnym długościom obserwowanym w danych warunkach) można z prostego wykresu (fig. 2) odczytać przyrosty biomasy (i wiek) osobników o danej wielkości. (Sprawa zależności między długością a biomasą będzie omówiona dalej.) W oparciu o to Kajak i Rybak (w druku) dysponując danymi terenowymi o tempie rozwoju, obliczyli przyrosty dobowe dla larw *Chironomidae* różnej wielkości, a w oparciu o nie — produkcję larw. Lukanin (1957) na podstawie zabarwienia puszki głowowej *Chironomidae* zebranych w terenie, w oparciu o materiał porównawczy hodowli laboratoryjnych, ocenił wiek larw z dokładnością do 1 dnia. Oczywiście nie jest to metoda nadająca się do powszechnego stosowania.

¹ Oczywiście nie dotyczy to sytuacji, gdy wzrost na jakiś czas ulega zahamowaniu (np. z powodu deficytów tlenowych lub niskiej temperatury). Na ogół jednak trudności z określeniem przyrostów dotyczą nie tylko tych przypadków, a przypadków z równomiernym i stosunkowo szybkim rozwojem, gdy równocześnie występują wszystkie stadia rozwojowe.

Zagadnienia prawidłowości wzrostu i jego zależności od warunków środowiskowych wymagają niewątpliwie dalszych badań, zwłaszcza u gatunków dla których dane te nie wynikają z obserwacji nad zmianami struktury wielkościowej, tzn. gatunków z rozciągniętym okresem rozmnażania, oraz gatunków bardziej plastycznych, wykazujących wyraźną zależność tempa rozwoju od warunków środowiskowych. Do takich należy niewątpliwie zaliczyć *Chironomidae*, prawdopodobnie *Oligochaeta* i szereg innych. Przy tym należy zwrócić uwagę, że w wielu wypadkach dane o tempie i prawidłowościach wzrostu w warunkach laboratoryjnych, absolutnie nie dają się przenieść na warunki terenowe. Tak np. L u k a n i n (1957) stwierdził w laboratorium rozwój około 2-krotnie dłuższy niż w warunkach naturalnych. Z danych K o n s t a n t i n o v a (1960), zresztą wbrew jego intencjom i wnioskom, wynika niedwuznacznie wyraźnie wolniejszy rozwój w terenie niż w laboratorium. K a j a k (1964) i S o k o l o v a (1965) wykazali znaczne różnice we wzroście *Chironomidae* w klatkach eksperymentalnych na dnie jeziora i w ich sąsiedztwie. Tak więc sprawa ta wymaga jeszcze dokładniejszych badań.

Niemniej w oparciu o istniejące dane można z pewnym przybliżeniem przeprowadzać wyliczenie produkcji większości gatunków bentosowych.

Warto jeszcze wspomnieć o szczególnej sytuacji, z jaką mamy do czynienia w przypadku *Tubificidae*. Organizmy te, o długim, 1—2-letnim cyklu życiowym (P o d d u b n a j a 1959, 1962b, Č e k a n o v s k a j a 1962, B r i n k h u r s t i K e n n e d y 1965) nie zawsze są zjadane przez drapieżce w całości, często odgryzany jest tylko tylny koniec ciała, który następnie regeneruje (P o d d u b n a j a 1962a, K a j a k i W i ś n i e w s k i 1966). Produkcja odbywa się więc nie tylko przez wzrost nowych osobników, ale także przez przyrosty regenerujących osobników. Gdyby nie regeneracja, ich przyrosty byłyby minimalne lub nawet zerowe.

Produkcję większych zwierząt mikrobentosowych można prawdopodobnie obliczyć tą samą metodą co produkcję makrobentosu. Produkcję drobnych form mikrobentosowych (wrotki, pierwotniaki), o prawdopodobnie bardzo intensywnym rozmnażaniu, a zarazem trudnych do uchwycenia przyrostach biomasy osobników, można ocenić metodą G a l k o v s k i e j (1965):

$$P = \frac{N_0 + N_t}{2} \cdot \frac{1}{D} \cdot t,$$

gdzie: N_0 i N_t — odpowiednio liczebność (lub biomasa) początkowa i końcowa, D — czas „podwojenia się” osobnika, t — analizowany okres czasu. Podstawową trudnością jest tu również ocena tempa rozwoju, a jedynym godnym zalecenia sposobem analizy — eksperyment w warunkach bliskich naturalnym.

Brak dotychczas zadowalających sposobów wyliczania produkcji bakterii. Interesującą próbą jest niedawna publikacja G a m b a r j a n a (1965), która jednak z pewnością nie rozwiązuje sprawy. Wydaje się, że ocenę roli mikroorganizmów w produkcji zespołów bentosowych należy raczej oprzeć o metody chemiczne (zużycie tlenu, substancji organicznej itd.); oczywiście metody te szacują produkcję brutto.

Wadą omawianej metody oceny produkcji netto, opartej o liczebność i przyrosty biomasy, jest jej „globalność” — bez analizy dalszych losów tej produkcji. Dla wskazania dróg utylizacji oszacowanej produkcji ko-

nieczne byłyby badania nad śmiertelnością naturalną i tempem rozkładu osobników zdechłych, wyżeraniem przez drapieżce bezkręgowce, wyżeraniem przez ryby (przegląd piśmiennictwa Kajak 1966a, Kajak i Pieczyński 1966). Sprawa śmiertelności naturalnej jest w szeregu pracach uwzględniana. Odnośnie niektórych form różnicę całkowitej eliminacji i oszacowanej w przyrodzie śmiertelności naturalnej przypisuje się wyżeraniu przez ryby (Lebedev 1955, Bjuškova 1966).

W pracach eksperymentalnych nad wymienionymi sprawami bardzo istotne wydaje się zachowanie warunków zbliżonych do naturalnych (Kajak 1964, 1966b) oraz pełnej porównywalności wariantów kontrolnych. Np. w pracach nad wyżeraniem bentosu przez ryby wydaje się słuszniejsze porównywanie stanu bentosu w zagrodzeniach z rybami i bez ryb, niż w zagrodzeniach z rybami i w sąsiedztwie zagrożeń.

Ad c) W niektórych przypadkach, gdy zdecydowanie dominuje wyżeranie przez ryby nad innymi formami eliminacji, można stosować obliczanie produkcji na podstawie zapotrzebowania pokarmowego ryb. Metoda ta szczególnie nadaje się do stawów rybnych, gdzie właśnie ryby głównie redukują przyrosty biomasy bentosu i gdzie mamy najdokładniejszą ocenę produkcji ryb. Oprócz stawów (Levanidov i Levanidova 1962, Maksimova 1962) była jednakże stosowana także do rzek (Allen 1951, Horton 1961, Gerking 1964, Mann 1964). Znając stopień asymilacji spożytego przez ryby pokarmu oraz wiedząc jaka część asymilowanego pokarmu idzie na przyrost (produkcję netto), a jaka na metabolizm aktywny i pasywny, można obliczyć ile w sumie ryby zużyły pokarmu, a więc jaka była w przybliżeniu jego produkcja. Oczywiście dotyczy to, jak już wspomniano, sytuacji z bardzo silną presją ryb, sytuacji co do których można przypuszczać, że prawie cała produkcja fauny pokarmowej jest konsumowana przez ryby. Jeśli nawet założenie takie jest niesłuszne, nie ulega wątpliwości, że ilość pokarmu zjadanego przez ryby nie może przewyższać (o ile biomasa się nie zmniejsza) jego produkcji. Na obecnym etapie naszej wiedzy o produkcji, taka konfrontacja różnych sposobów jej obliczania jest niewątpliwie bardzo pożądana. Maksimova opierała się w swej pracy na wynikach Ivleva (1955) i Vinberga (1956) (cyt. wg Maksimovej 1962), stosując wzór:

$$R = \frac{P + T}{0,8},$$

gdzie: R — racja dobowa pokarmu, P — przyrost dobowy ciężaru, T — metabolizm dobowy (oddychanie), 0,8 — współczynnik asymilacji pokarmu. Metabolizm aktywny przyjęto 2-krotnie większy w stosunku do pasywnego, który wyliczano na podstawie wagi ryby.

Metoda obliczania produkcji bentosu na podstawie analizy produkcji i żerowania ryb ma tę istotną zaletę, że można tu operować produkcją bentosu jako całości, nie analizując szczegółowo poszczególnych gatunków. Natomiast można również analizować produkcję poszczególnych gatunków, na podstawie oceny ich udziału w zawartości przewodów pokarmowych ryb.

Wartości produkcji bentosu uzyskiwane tą metodą są zazwyczaj bardzo wysokie — stosunek produkcji do biomasy wynosi kilkanaście do kilkudziesięciu razy (przegląd piśmiennictwa — Davis i Warren 1965). Jest to zgodne z wynikami metody przyrostów biomasy (Kajak

i Rybak w druku) oraz oceny opartej na zupełnie innej zasadzie — mianowicie założeniu, że bentos po osiągnięciu pewnego poziomu obfitości sam ogranicza swą produkcję, a wyżeranie go przez ryby osłabia to limitujące działanie i stymuluje produkcję bentosu (Hayne i Ball 1956). Również Odum (1957) dla *Chironomidae* i chrzączek (co prawda naroślinnych) podaje stosunek produkcji do biomasy około 90 w ciągu roku.

Liczba organizmów i ich struktura wielkościowa

Jak wyżej wspomniano, dla celów obliczenia produkcji winno się dążyć do uzyskania danych jak najbardziej bliskich liczebnościom bezwzględnym. Rozważę tu szereg spraw metodycznych związanych z uzyskaniem takich danych.

Mimo pewnej liczby prac stanowiących próby dokładnej oceny miarodajności materiałów bentosowych (przeгляд piśmiennictwa — Kajak 1963, Špet i Rotovskaja 1962, Horak 1963), trudno byłoby podać jakieś recepty w tej sprawie, ze względu na dużą zmienność i różnice rozmieszczenia bentosu w różnych środowiskach. Można jednak ogólnie stwierdzić, że nie ma sensu pobierać mniej niż 4—5 prób na stanowisku, że wielkość prób należy uzależnić od liczebności organizmów i że ze względu na nierównomierne rozmieszczenie bentosu korzystniejsze jest, zwłaszcza w środowiskach bardziej zróżnicowanych, pobieranie większej liczby małych prób niż niewielu dużych. W przypadku badania liczebności i produkcji tylko na wybranych stanowiskach, wskazane jest ściśle oznaczenie miejsc pobierania prób ze względu na duże różnice liczebności (zwłaszcza form młodocianych) nawet w odległościach kilkumetrowych (Prejs w druku, Kajak, Dusoge, Prejs w druku).

W przypadku analizy liczebności bentosu w całym zbiorniku czy na przekroju przez zbiornik wchodzi jeszcze w grę sprawa zróżnicowania w obrębie zbiornika. Ponieważ ze względów czasowych nie jest na ogół możliwe zbieranie materiałów więcej niż na 1—2 przekrojach, konieczne jest poza tym 1—2 razy w roku zebrać materiał na kilkunastu przekrojach rozproszonych po całym zbiorniku, celem oceny reprezentatywności podstawowych przekrojów dla całego zbiornika.

Częstość pobierania prób dla zróżnicowanych zespołów bentosu nie powinna być, jak się wydaje, mniejsza niż 2 razy na miesiąc. Oczywiście im częstsze pobieranie prób, tym lepiej. Częstsze pobieranie jest konieczne w środowisku o dużej zmienności i obfitości bentosu, w tym w środowiskach o szybkim jego rozwoju, np. stawach wkrótce po napełnieniu wodą. Być może w profundalu jezior wystarczy pobieranie prób raz na miesiąc.

Aparaty do pobierania prób mogą być różne, byle zapewniały pobranie ilościowej próby z określonej powierzchni i do określonej głębokości osadu. Na miękkich osadach w pełni wystarczający jest chwytacz Ekmana, z odpowiednio silnymi sprężynami. Pożądane jest stosowanie tego chwytacza w modyfikacji Boruckiego, tzn. wysokości 35—40 cm, co zabezpiecza przed przelaniem się powierzchniowych warstw osadu przez wierzch aparatu, a zarazem zwiększa jego ciężar, umożliwiając odpowiednio głębokie wchodzenie w osad. Nie wskazane jest stosowanie aparatu z górnym otworem zakrytym siatką; siatka o dużych oczkach nie zabezpiecza przed przelaniem się osadu przez wierzch aparatu, siat-

ka gęsta powoduje rozmywanie powierzchniowych, najobficiej zasiedlonych warstw osadu. Na dnie twardszym wskazane jest stosowanie aparatów rurowych, z odpowiednim obciążeniem, lub — w płytszych środowiskach — na kiju (Ulomskij 1952, Morduchaj-Boltovskoj 1958, Kajak, Kacprzak, Polkowski 1965). Dobre wyniki daje, także chwytacz Ekmana w modyfikacji Wiktora (dane nie opublikowane), posługiwanie się nim jednak jest możliwe z większych jednostek pływających.

Próby powinny być płukane przez sita nie rzadsze niż 0,4—0,5 mm. Oczywiście przez sita tej gęstości przechodzą wszystkie formy młodociane i mniejsze gatunki mikro-bentosu. Do uchwycenia wszystkich form należałoby sortować materiały nie płukane (Kajak, Dusoge, Prejs w druku), gdyż nawet sito $0,2 \times 0,2$ mm zalecane przez Jonassona (1955, 1958), przepuszcza wiele stadiów młodocianych. Być może jednak sortowanie materiałów nie płukanych we wszystkich pracach będzie niemożliwe i trzeba będzie po prostu wprowadzić pewne poprawki w oparciu o materiały nie płukane opracowane w wybranych ośrodkach. Zresztą udział stadiów młodocianych w produkcji jest stosunkowo niewielki (tab. I).

Wydaje się, że należy tu rozróżnić 2 rzeczy: 1) Ocenę produkcji bentosu, do której uwzględnianie wszystkich stadiów młodocianych może nie być konieczne, w związku ze wspomnianym, stosunkowo małym ich udziałem w produkcji. Chcąc więc jedynie ocenić udział bentosu w bilansie energetycznym zbiornika, można chyba zrezygnować z oceny liczebności najmłodszych stadiów rozwojowych organizmów bentosowych. 2) Interpretację produkcji i dynamiki liczebności bentosu, do której konieczne jest zarówno określenie liczebności wszystkich stadiów rozwojowych, jak również czynników środowiskowych, a także analiza mechanizmów decydujących o zmianach liczebności (np. wyżeranie, konkurencja itd.). Sprawy te zostaną nieco szczegółowiej omówione w dalszej części referatu.

Dla pełności oceny obfitości fauny dennej konieczne jest uwzględnienie mikro-bentosu. Udział jego w niektórych sytuacjach jest bardzo duży, a rola ciągle jeszcze mało wyjaśniona. Między innymi okresowo „mikro-bentosowy” tryb życia prowadzi plankton skorupiakowy. Próby mikro-bentosu najlepiej pobierać chwytaczami rurowymi (Kajak, Kacprzak i Polkowski 1965), zbierając powierzchniową (ca 4 cm) warstwę osadu (Stańczykowska 1966). Możliwe jest również pobieranie wielu małych próbek (np. rurką 1—2 cm średnicy) z powierzchniowej warstwy mułu pobranego innymi chwytaczami, przed ich wynurzeniem z wody. Podobnie jak w przypadku makro-bentosu, konieczne jest pobieranie przynajmniej kilka prób na stanowisku. Próby należy przesiewać przez siatkę o otworach ok. 0,05 mm. Pożądane jest opracowanie części prób przed zakonserwowaniem, gdyż niektóre grupy po zakonserwowaniu stają się trudno dostrzegalne. Próby nie konserwowane należy opracować w ciągu kilku godzin po pobraniu i przechowywać w niskiej temperaturze (Stańczykowska 1966). Sortowanie mikro-bentosu metodą flotacji, stosowane np. przez Smyly (1964) według naszych doświadczeń nie zdaje egzaminu (Stańczykowska 1966), toteż pozostaje jedynie przeglądanie całego materiału.

Organizmy makro-bentosowe powinny być mierzone z dokładnością do 1 mm, mikro-bentosowe z odpowiednio większą dokładnością. Oczywiście konieczne jest oznaczenie materiału do gatunku, przynajmniej odnośnie form dominujących. Pomiarzy puszki głowowej *Chironomidae*, bar-

dzo przydatne dla określenia poszczególnych stadiów larwalnych, nie mogą zastąpić pomiarów długości, a to ze względu na długotrwałość i duże różnicowanie wielkości w obrębie poszczególnych stadiów larwalnych, zwłaszcza najbardziej długotrwałego stadium czwartego.

Biomasa, skład chemiczny, wartość kaloryczna

Dla określenia biomasy stosowane są pomiary: „mokrej” wagi, „suchej” wagi oraz wyliczanie biomasy z wielkości (na ogół długości) organizmów, na podstawie danych empirycznych. Pomiary „mokrej” wagi, poza pracochłonnością i trudnością operowania poszczególnymi gatunkami (a więc już po oznaczeniu i posegregowaniu), zwłaszcza w przypadku organizmów drobnych obarczone są dużym błędem, z powodu trudności oddzielenia wody zewnętrznej od wewnętrznej (B e r e z i n a 1940). Jeśli się operuje materiałem konserwowanym, dochodzą dodatkowo sprawy zmian wagi z tym związane (B o r u c k i j 1935, B o r o d i č o v a 1962). Co prawda wydaje się, że zmiany te nie są zbyt duże i można je pominąć wobec dużych błędów w innych momentach analizy materiału z punktu widzenia produkcji.

Ocena suchej masy jest niewątpliwie wskazana, jednak prawdopodobnie nie będzie możliwa we wszystkich pracach z powodu pracochłonności. Należy przy tym zwrócić uwagę, że do oceny suchej masy, a zwłaszcza składu chemicznego lub kaloryczności, nie mogą być użyte organizmy przechowywane w utrwalaczu, z powodu rozpuszczania się w nim niektórych substancji organicznych.

W świetle powyższego wydaje się godna zalecenia metoda wyliczeń biomasy z długości organizmów (M o r d u c h a j - B o l t o v s k o j 1954, B o r u c k i j 1958a i b, K o n s t a n t i n o v 1958a i b, B o r u c k i j i G r i s a 1961a, 1961b, B o n o m i 1962, L e v a n i d o v i L e v a n i d o v a 1962, S z u m i e c 1963, E n t z 1964 i inni). Oczywiście istnieje tu jeszcze szereg braków, np. nie wystarczające są dane odnośnie *Oligochaeta*. Jednak w przypadku form o prostej budowie ciała, jak właśnie *Oligochaeta*, *Nematoda*, *Chironomidae* itp. można stosunkowo łatwo wyliczyć, znając długość i średnicę, objętość organizmu, a następnie biomasę — przyjmując ciężar właściwy za równy 1,0.

W oparciu o dane piśmiennictwa (J a b l o n s k a j a 1953, Ž a d i n 1956, K o n s t a n t i n o v 1958b, B o r u c k i j 1959, B o r u c k i j i G r i s a 1961a i b, C z e c z u g a 1962, J o n a s s o n 1964, 1965, D a v i s i W a r r e n 1965 i inni) można następnie wyliczyć suchą masę, przyjmując, że średnio równa się ona 15% mokrej (oczywiście mowa o samym ciele organizmów, bez muszli, pancerzy itp.). Jest to w przybliżeniu słuszne w ogromnej większości wypadków. Wydaje się, że tylko w rzadkich wypadkach odchylenia bywają duże: sucha masa może stanowić zaledwie 4% świeżej, bądź dochodzić do 30%. W przypadku niemożliwości analizy suchej masy trzeba więc będzie oprzeć się o znajomość ogólnych prawidłowości zależności „suchej” i „mokrej” wagi. Np. prawdopodobnie spadek zawartości „suchej” wagi na miejsce w warunkach niskiego stężenia tlenu i związanego z tym głodowania organizmu (J o n a s s o n 1965).

Dla oceny udziału bentosu w bilansie energetycznym zbiornika konieczne jest wyrażenie jego produkcji w jednostkach porównywalnych z jednostkami oceny produkcji pierwotnej, dopływającej energii słonecznej itp., a więc najlepiej w kaloriach. W wielu wypadkach pro-

dukcję bentosu, wyrażoną w suchej masie, będzie można przeliczyć na kalorie po prostu przemnażając suchą masę przez jej wartość kaloryczną. Wartość kaloryczna substancji organicznej bezpopiołowej jest stosunkowo stała, jeśli małe są różnice zawartości tłuszczu. O ile bowiem białka i węglowodany mają zbliżoną wartość kaloryczną (odpowiednio — 5,65 i 4,1 Kcal/g), o tyle tłuszcz — 9,3 Kcal/g, a więc około 2 razy większą.

W przypadku średniej zawartości tłuszczu (10—14% substancji organicznej), średnia kaloryczność substancji organicznej wynosi 5,59 Kcal/g (Ostapenja 1963). Kostylev (1965) podaje tablice kaloryczności substancji organicznej w zależności od zawartości tłuszczu.

Jak wynika z piśmiennictwa, skład substancji organicznej i w związku z tym kaloryczność organizmów bentosowych niekiedy waha się dość znacznie (Geng 1925, Klust 1935, Žadin 1956, str. 322—323, Golley 1961, Slobodkin i Richman 1961, Čekanovskaja 1962, Birger i Maljarevskaja 1963, Machmudov 1964, Jonasson 1965, Kasymov 1965 i inni). Jednak w większości przypadków, u jednego gatunku i w sytuacjach dla niego przeciętnych, wahania składu chemicznego i kaloryczności nie są duże (Machmudov 1964). Jak już zresztą wspomniano, kaloryczność substancji organicznej bezpopiołowej waha się na ogół w niewielkich granicach i przeciętnie można przyjąć wartość około 5,6 Kcal/g, zaś suchej masy dla większości zwierząt (bez grubych skorup, muszli i pancerzy) — 4,7 Kcal/g (Golley 1961, Ostapenja i Sergeev 1963). Tubb i Dorris (1965) podają zresztą nawet dla suchej masy *Chironomidae* (a nie ich substancji organicznej) wysokie kaloryczności — 5350—5850 Kcal/g — być może jest to skutkiem wysokiej zawartości tłuszczu w ich materiałach.

Na podstawie powyższego można chyba powiedzieć, że dokładna charakterystyka kaloryczności bentosu wymaga każdorazowego badania składu chemicznego bądź bezpośrednio kaloryczności, że konieczne są badania prawidłowości i przyczyn decydujących o kaloryczności. Niemniej w przybliżeniu można przyjąć do przeliczeń cytowane wyżej dane z piśmiennictwa.

Straty energetyczne organizmów bentosowych w procesach metabolizmu

Omówiliśmy dotychczas pokrótce sprawy produkcji netto bentosu, tzn. produkcji substancji organicznej, która może być zużyta przez następne poziomy troficzne. Dla oceny roli bentosu w bilansie energetycznym zbiornika konieczne jest także uwzględnienie ilości energii rozchodowanej na procesy życiowe. Zebrane dotychczas dane na ten temat są dość rozbieżne (Walshe 1950, Odum 1957, Teal 1957, Konstantinov 1958b, Kasatkina 1960, Berg, Jonasson, Ockelman 1962, Golley, Odum, Wilson 1962, Kamljuk 1964, Patee 1964, Berg, Jonasson 1965, Edwards i Rolley 1965, Fowler i Goodnight 1965, Lavrovskij 1966). W pracy, gdzie konfrontowano produkcję netto i metabolizm organizmów bentosowych (Odum 1957, Teal 1957) metabolizm stanowił na ogół około 70—80% asymilowanej energii.

W innych pracach spraw tych nie konfrontowano, z orientacyjnych przeliczeń wynika jednak, że energia zużywana w procesach życiowych może stanowić w stosunku do produkcji netto od poniżej 100% do kilku

tysięcy procent. Konieczne jest tu jeszcze uzyskanie dalszych ścisłych danych. Większość dotychczasowych danych o metabolizmie organizmów bentosowych dotyczy sytuacji sztucznych, gdy zwierzę było izolowane od swego środowiska oraz przeważnie umieszczane w wodzie maksymalnie natlenionej. Nie tylko, że nie posiadamy dostatecznych danych o oddychaniu w warunkach naturalnych, ale nawet nie bardzo wiemy, z powodu trudności technicznych, w jakich warunkach tlenowych ono zachodzi. Ostatnio zaznaczył się pewien postęp w tej dziedzinie umożliwiający analizę stężenia tlenu przy samym dnie (R y b a k 1966).

Mając dane o prawidłowościach metabolizmu w różnych warunkach środowiskowych (głównie tlenowych i troficznych) oraz dla różnych grup organizmów i różnych klas wielkości, można będzie na podstawie danych terenowych o liczebności, strukturze wiekowej organizmów oraz warunkach środowiskowych, obliczyć ilość energii zużytej przez nie na oddychanie.

Komplikuje nieco sprawę i zasługuje na specjalne badania zagadnienie procesów beztlenowych w metabolizmie organizmów bentosowych. Dausend (1931, wg Berg i Jonasson 1965) utrzymuje (na podstawie wartości współczynnika oddechowego), że procesy beztlenowe u organizmów bentosowych zachodzą nawet przy pełnym natlenieniu, a nasilają się przy spadku stężenia tlenu w środowisku.

Oprócz metabolizmu poszczególnych gatunków konieczna jest ocena zużycia energii na procesy życiowe przez całe zespoły bentosowe. Nie sposób bowiem ocenić globalnego zużycia energii przez zsumowanie oddychania osobników wszystkich grup bentosu. Oddychanie makrobentosu w całkowitym metabolizmie bentosu jest oceniane na zaledwie kilka procent (Verduin 1956, Špet i Feldman 1961). Metabolizm całych zespołów bentosowych, któremu już pewną liczbę prac poświęcono (Hayes i Mac Aulaj 1959, Špet i Feldman 1961, Gambarjan 1962, Edwards i Rolley 1965, Verduin 1956, Rybak 1966), wymaga przede wszystkim analiz w warunkach naturalnych: przy różnym natlenieniu, różnej liczbie organizmów, dopływie tryptonu itp. Dotychczas analizowano z reguły ilość zużywanego tlenu. Prawdopodobnie należałoby także zbadać udział procesów beztlenowych w zużywaniu dopływającej do dna energii zawartej w substancji organicznej. Ilość tej substancji (tryptonu) musi być oczywiście mierzona w cyklu rocznym. Pomiaru te w hypolimnionie nie przedstawiają większych trudności (Ławacz — materiały nie opublikowane), natomiast w strefach płytszych, gdzie dochodzi światło i mają miejsce silne ruchy wody — są praktycznie niemożliwe. Trypton należy zbierać z raczej krótkich odcinków czasu (ca 2 tygodnie), aby zapobiec wtórnym zmianom, w naczynia wysokie, zwężone u góry, bez utrwalacza, gdyż ten powoduje masowe osadzanie się zooplanktonu. Dla celów bilansu energetycznego konieczna jest analiza kaloryczności tryptonu (jak również odpowiedniej warstwy osadów), ponieważ dopływająca tu substancja organiczna ma już na ogół niższą wartość energetyczną niż substancja, z której pochodzi.

Wspomniano wyżej, że metabolizm organizmów makrobentosowych stanowi zwykle tylko kilka procent ogólnego metabolizmu zespołów bentosu. Pojawia się jednak coraz więcej prac świadczących o bardzo wielostronnych efektach działalności makrobentosu — wzbogacaniu wody przydennej a zubożaniu mułu w różne substancje (Ganapati 1940, Tesenov 1964), stymulowaniu rozwoju bakterii i zmienianiu składu chemicznego osadów (Sinica 1941), zmniejszaniu mętności (Tubb i Dor-

ris 1965), itd. (przegląd piśmiennictwa do 1958 r. — K a j a k 1958). Coraz więcej pojawia się też prac o dużej roli oddziaływań wzajemnych bentosu na jego liczebność, wzrost itd. (K a j a k 1963, 1966, J o n a s s o n 1965, B r i n k h u r s t i K e n n e d y 1965, H a y n e i B a l l 1956 i inni). Niewątpliwie sprawy te mają ogromne znaczenie dla procesów życiowych w osadach dennych, a prawdopodobnie i dla całych zbiorników (O h l e 1958) i zasługują na wnikliwą analizę. Z tych też względów więcej uwagi należałoby poświęcić ilościowej analizie dynamiki liczebności organizmów, roli eliminacji (drapieżnictwa), dla produkcji, analizie czynników środowiskowych i biotycznych decydujących o występowaniu i obfitości bentosu itd.

Wreszcie na szczególne zainteresowanie zasługują badania eksperymentalne w szerokim znaczeniu tego słowa. Można tu zaliczyć z jednej strony eksperymenty nie zamierzone, np. zalewanie łądu przez zbiorniki zaporowe, okresowe osuszanie i zalewanie strefy przybrzeżnej tychże zbiorników, użyźnianie wód przez ścieki itd., a z drugiej — docelowe, np. nawożenie, wpływ przez obsady rybne (W ó j c i k - M i g a ł a 1965a i 1965b), bądź przez drobne zmiany stosunków środowiskowych powodujące poważne zmiany procesów biologicznych (K a j a k 1964, 1966a i 1966b, K a j a k i D u s o g e 1966), nieraz nawet zasadnicze zmiany składu jakościowego oraz stosunków dominacji, jak również ogólnej liczebności i produkcji.

Piśmiennictwo

- Allen, R. K. 1951 — The Horokiwi Stream — Fish. Bull. N. Z. mar. Dep. 10: 1—231.
- Bekman, N. J. 1959 — Nekotorye zakonomernosti raspredelenija i producirovanija massowych vidov zoobentosa v Malom More — Trudy bajkal. limn. Stanc. 17: 342—381.
- Berezina, N. A. 1940 — Vesovaja charakteristika *Chironomus plumosus* — Trudy Mosk. Techn. Inst. Rybn. Prom. i Choz. 3: 61—65.
- Berg, K., Jonasson, P. M. 1965 — Oxygen consumption of profundal lake animals at low oxygen content of the water — Hydrobiol. 26: 131—143.
- Berg, K., Jonasson, P. M., Ockelmann, K. W. 1962 — The respiration of some animals from the profundal zone of a lake — Hydrobiol. 19: 1—40.
- Birger, T. I., Maljarevskaja, O. J. 1963 — Pro zminu biochimičnogo składu dejakich vidiv bezchrebetnich ponizza Dnipro — Praci Inst. Hidrobiol. AN USSR 39: 111—117.
- Bjuškova, V. P. 1966 — Opyt opredelenija ubyli *Adacna vitrea* Eichw. i *Mono-dacna edentula* Eichw. v. uslovijach severnego Kaspija — Hidrobiol. Ž. 2: 58—62.
- Bojsen-Jensen, P. 1919 — Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food on the Limfjord 1909—1917 — Rep. Danish. biol. Stat. 20.
- Bonomi, G. 1962 — La dinamica produttiva delle principali popolazioni macrobentonice del lago di Varese — Mem. Ist. ital. Idrobiol. 15: 207—254.
- Borodičova, N. D. 1962 — Počet generacii hlavných predstaviteľov bentičských organizmov rybnika Mala Podvinica (Južne Čechy) — Práce Laboratoria Rybactva 1: 29—54.
- Boruckij, E. V. 1935 — K voprosu o technike količestvennogo učeta donnoj fauny — Trudy limn. Stanc. Kosino 19: 105—125.
- Boruckij, E. V. 1939a — Dinamika biomassy *Chironomus plumosus* profundali Belogo ozera — Trudy limn. Stanc. Kosino 22: 156—195.

- Boruckij, E. V. 1939b — Dinamika obščej biomassy profundali Belogo ozera — Trudy limn. Stanc. Kosino 22: 196—218.
- Boruckij, E. V. 1958 — K metodike opredelenija razmerno-vesovoj charakteristiki bespozvonočnych organizmow, služuščich piščej dla ryb. I, II. — Vopr. Ichtiol. 11.
- Boruckij, E. V. 1959 — O kormovoj baze — Trudy Inst. Morf. Živ. 13: 5—60.
- Boruckij, E. V. 1963 — Vylety *Chironomidae* (Diptera) kontinentalnych vodoemov raznyh klimatičeskich pojasov kak faktor ebespečennosti ryb piščej — Zool. Ž. 42: 233—247.
- Boruckij, E. V., Girsa, I. I. 1961a — K metodike opredelenija razmerno-vesovoj karakteristyki bespozvonočnych organizmov, služuščich piščej dla ryb — Soob. IV. Vopr. ichtiol. 17: 150—158.
- Boruckij, E. V., Girsa, I. I. 1961b — K metodike opredelenija razmerno-vesovoj karakteristiki bespozvonočnych organizmov, služuščich piščej dla ryb — Soob. V. Vopr. Ichtiol. 1 (19): 354—362.
- Brinkhurst, R. O., Kennedy, C. R. 1965 — Studies on the biology of the Tubificidae (Annelida, Oligochaeta) in a polluted stream — J. Anim. Ecol. 34: 429—443.
- Crisp, D. T. 1962 — Estimates of the annual production of *Corixa germari* (Fieb) in an upland reservoir — Arch. Hydrobiol. 58: 210—223.
- Czeczuga, B. 1962 — Ekologiczno-fizjologiczne aspekty rozsiedlenia larw niektórych gatunków *Tendipedidae* (Diptera) w zbiorniku wodnym — Roczn. Akad. Med. Białystok, Supl. 8: 1—99.
- Čekanovskaja, O. V. 1962 — Vodnye maloščetinkovye červi fauny SSSR — Moskva, Leningrad, 411 str.
- Davis, G. E., Warren, Ch. E. 1965 — Trophic relations of a Sculpin in laboratory stream communities — J. Wildlife Mgmt. 29: 846—871.
- Edwards, R. W., Rolley, H.L.J. 1965 — Oxygen consumption of river muds — J. Ecol. 53: 1—19.
- Entz, B. 1964 — Ernährungsuntersuchungen an Chironomiden des Balaton — Ann. Inst. biol. Tihany 31: 165—175.
- Fowler, D. J., Goodnight, D. J. 1965 — The effect of environmental factors on the respiration of *Tubifex* — Amer. Midl. Natural. 74: 418—428.
- Galkovskaja, G. A. 1965 — Planktonnye kolovratki i ich rol v produktivnosti vodoemov — Avtoref. Dissert. Minsk 20 str.
- Gambarjan, M. E. 1962 — K metodike opredelenija intensivnosti destrukcii organičeskich veščestv v donnych otloženijach glubokovodnych vodoemov — Mikrobiol. 31: 895—898.
- Gambarjan, M. E. 1965 — K metodike opredelenija vremeni generacii mikroorganizmov v donnych otloženijach — Mikrobiol. 34: 1070—1076.
- Ganapati, S. V. 1940 — Studies on the chemistry and biology of the slow sand filters at the Madras Water Works — Proc. nat. Inst. Sci. India 6: 237—400.
- Geng, H. 1925 — Der Futterwert der natürlichen Fishnahrung — Z. Fischerei 23: 137—165.
- Gerking, S. D. 1964 — Timing and magnitude of the production of a bluegill Sunfish population and its food supply — Verh. int. Vereinig. Limnol. 15: 495—503.
- Golley, F. B. 1961 — Energy values of ecological materials — Ecology 42: 581—583.
- Golley, F. B., Odum, H. T., Wilson, R. F. 1962 — The structure and metabolism of a Puerto Rican red mangrove forest in may — Ecology 43: 9—19.
- Greze, V. N. 1951 — Produkcija *Pontoporeia affinis* i metod ee opredelenija — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 3: 33—43.

- Greze, V. N. 1963 — Metod rasčeta produkcii planktonnyh kopepod — Zool. Ž. 42: 1329—1337.
- Greze, V. N. 1965 — Temp rosta i produkcionnye vozmožnosti populjacij ryb — Hidrobiol. Ž. 1: 35—42.
- Hayes, F. R., Mac Aulaj, M. A. 1959 — Oxygen Consumed in Water over Sediment Cores — Limnol. Oceanogr. 4: 291—298.
- Hayne, D. W., Ball, R. C. 1956 — Benthic Productivity as Influenced by Fish Predation — Limnol. Oceanogr. 1: 162—175.
- Hillbricht-Ilkowska, A., Gliwicz, Z., Spodniewska, I. (w druku) — Production of zooplankton and some trophic relations in pelagial of two Masurian lakes — Verh. int. Vereinig. Limnol. 16.
- Horka, J. 1963 — To the statistical evaluation of the pond bottom fauna sampling accuracy — Vestn. čsl. zool. Spol. 27: 280—294.
- Horton, P. A. 1961 — The bionomics of brown trout in a Dartmoor Stream — J. Anim. Ecol. 30: 311—338.
- Jablonskaja, E. A. 1953 — Bentos nerestovo-vyrastnogo chozjajstva Azovo-Dolgi — Trudy VNIRO 24: 71—101.
- Jonasson, P. M. 1955 — The efficiency of sieving techniques for sampling freshwater bottom fauna — Oikos 6: 183—207.
- Jonasson, P. M. 1958 — The mesh factor in sieving techniques — Verh. int. Vereinig. Limnol. 13: 860—866.
- Jonasson, P. M. 1964 — The relationship between primary production and production of profundal bottom invertebrates in a Danish eutrophic lake — Verh. int. Vereinig. Limnol. 15: 471—479.
- Jonasson, P. M. 1965 — Factors determining population size of *Chironomus anthracinus* in lake Esrom — Mitt. int. Vereinig. Limnol. 13: 139—162.
- Kajak, Z. 1958 — W sprawie badań warunków życiowych bentosu — Ekol. Pol. B 4: 189—201.
- Kajak, Z. 1963a — Analysis of quantitative benthic methods — Ekol. Pol. A 11: 1—56.
- Kajak, Z. 1963b — The effect of experimentally induced variations in the abundance of *Tendipes plumosus* L. larvae on intraspecific and interspecific relations — Ekol. Pol. A 11: 355—367.
- Kajak, Z. 1964 — Experimental investigations of benthos abundance on the bottom of Lake Śniardwy — Ekol. Pol. A 12: 11—31.
- Kajak, Z. 1966a — Obfitość i produkcja bentosu oraz czynniki o niej decydujące („Produktywność Ekosystemów Wodnych”) — Zesz. probl. Kosmosu 13: 69—92.
- Kajak, Z. 1966b — Field experiment in studies on benthos density of some Masurian lakes — Gewässer u. Abwässer 41/42: 150—158.
- Kajak, Z., Dusoge, K. 1967 — The influence of artificial increase in *Chironomus plumosus* numbers on benthos — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, 15: 27—33.
- Kajak, Z., Dusoge, K., Prejs, A. (w druku) — Uwagi w sprawie zastosowania metody flotacyjnej do sortowania bentosu, ze szczególnym uwzględnieniem stadiów młodocianych — Ekol. Pol. A.
- Kajak, Z., Kacprzak, K., Polkowski, R. 1965 — Chwytnacz rurowy do pobierania prób dna — Ekol. Pol. B 11: 159—165.
- Kajak, Z., Pieczyński, E. 1966 — Wpływ drapiezców bezkręgowych na liczebność organizmów bentosowych (głównie *Chironomidae*) — Ekol. Pol. B 12: 175—179.
- Kajak, Z., Rybak, J. I. (w druku) — Production and some trophic relations of benthos, and some general production regularities in several Masurian Lakes — Verh. Intern. Ver. Limnol. 16.
- Kajak, Z., Wiśniewski, R. 1966 — Próba oceny intensywności wyżerania *Tubificidae* przez drapieżce — Ekol. Pol. B 12: 181—184.

- Kamljuk, L. V. 1964 — Polarografičeskij metod izmeranija gazoobmena u vodnych organizmov (Trudy X. nauč. konf. po probl. vnutr. vodoj. Pribaltiki) — Minsk, 282—290.
- Kasatkina, N. 1960 — Zavisimost' meždu vesom i intensivnost' ju gazoobmena u ekologičeski različnyh chironomid — Dokl. Akad. Nauk SSSR 135: 182—184.
- Kasymov, A. T. 1965 — Biologičeskij režim Mingečauruskogo vodochranilišča — Baku, 89 p.
- Kirpičenko, M. L. 1940 — Donnye tvarini naselenija zaplavnich vodoemov r. Dnepra — Trudy gidrobiol. Stanc. AN USSR 19: 1—82.
- Kirpičenko, M. L. 1965 — Metodika izučenija čislennosti i produkcii vodnyh životnyh — Vopr. gidrobiol. (Tezisy dokl.), 208—209.
- Klust, G. 1935 — *Tubifex* als Nahrung des Karpfens — Z. Fischerei 33: 393—400.
- Konstantinov, A. S. 1958a — O tipe rosta ličinok chironomid — Dokl. Akad. Nauk SSSR 120: 1151—1154.
- Konstantinov, A. S. 1958b — Biologija chironomid i ich razvedenie — Trudy saratov. Otd. VNIORCh. 5, 368 p.
- Konstantinov, N. S. 1958c — Vlijanie temperatury na skorost' rosta i razvitija ličinok chironomid — Dokl. Akad. Nauk SSSR 120: 1362—1365.
- Konstantinov, A. S. 1960 — K metodike opredelenija produkcii kormovyh dla ryb životnyh — Nauč. Dokl. Vysšej Šk. Biol. Nauk. 4: 59—62.
- Konstantinova, N. S. 1961 — O tempe rosta vetvistousykh račkov i opredelenii ich produkcii — Vopr. Ichtiol. 1. (19): 363—367.
- Kostylev, E. F. 1965 — K metodike opredelenija summarnykh i udelnykh kaloričnostej biologičeskikh obektov — Gidrobiol. Ž. 1: 61—65.
- Kuznecov, V. V. 1948 — Biologija i biologičeskij cikl *Lacuna pallida* v Barenčovom more — Sb. „Pam. Akad. Zernova“ 72—93.
- Lavrovskij, V. A. 1966 — Ob učasti gemoglobina v transporte kisloroda u ličinok chironomid — Ž. obšč. Biol. 27: 128—130.
- Lebedev, N. 1955 — O metodach učeta vyedanija bentosa rybami — Trudy Sovešč. ichtiol. Kom. 6: 108—123.
- Levanidov, V. J., Levanidova, I. M. 1962 — Nerestovo vyrastnye vodoemy Teplovskogo rybovodnogo zavoda i ich biologičeskaja produktivnost' — Izv. tichookean. nauč. — issled. Inst. rybn. Ch. 48: 3—66.
- Lukanin, V. S. 1957 — Produkcija chironomid pribojnoj zony skalistogo poberežja Azovskogo morja — Mosk. Techn. Inst. Rybn. prom. i choz. Sb. Raboty Stud. nauč. Obšč. 23—32.
- Machmudov, A. M. 1964 — O chimičeskom sostave bentosa srednego i južnogo Kaspija — Zool. Ž. 43: 1265—1275.
- Maksimova, L. P. 1962 — Vyedanie korma segoletkami gibridnyh karpov v prudach severo-zapada SSSR — Trudy Sovešč. Ichtiol. Kom. 14: 41—47.
- Mann, K. H. 1964 — The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the river Thames — Verh. int. Vereinig. Limnol. 15: 485—495.
- Morduchaj-Boltovskoj, F. D. 1954 — Materialy po srednemu vesu vodnyh bezpozvonočnyh basejna Dona — Trudy probl. Sovešč. 2: 223—241.
- Morduchaj-Boltovskoj, F. D. 1958 — Usoveršenstvovannaja sistema trubčatogo dnočerpatela — Bjull. Inst. Biol. Vodochr. 1: 47—49.
- Nees, J., Dugdale, R. C. 1959 — Computation of production for populations of aquatic midge larvae — Ecology 40: 425—430.
- Odum, H. T. — 1957 — Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida — Ecol. Monogr. 27: 55—112.
- Ohle, W. 1958 — Die Stoffwechselfynamik der Seen in Abhängigkeit von der Gasausscheidung ihres Schlammes — Wasser 25: 127—149.

- Ostapenja, A. P. 1963 — Fotometričeskie metody opredelenija chimičeskogo sostava vodnych organizmov (X Nauč. Konf. po vnutr. vodoemam Pribaltiki. Tezisy dokl.) — Minsk, 31—32.
- Ostapenja, A. P., Sergeev, A. I. 1963 — Kalorijnost' suchogo veščestva kormovyh vodnych bespozvonočnyh — Vopr. Ichtiol. 3: 26—29.
- Pattee, E. 1964 — Méthodes de mesure du métabolism respiratoire dur les animaux aquatiques — Hydrobiol. 19: 255—255.
- Poddubnaja, T. L. 1959 — O dinamike populacii tubificid (*Oligochaeta, Tubificidae*) v Rybinskom vodochranilišče — Trudy Inst. Biol. Vodochr. 2 (5): 102—108.
- Poddubnaja, T. L. 1962a — O potreblenii *Tubificidae (Oligochaeta)* rybami — Vopr. Ichtiol. 2: 560—562.
- Poddubnaja, T. L. 1962b — Issledovanija po biologii massovyh vidov Tubificid (*Limnodrilus newensis* Mich i *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap.) Rybinskogo vodochranilišča — Avtoref. dissert., Moskva, 13 str.
- Prejs, A. (w druku) — Uwagi w sprawie zróżnicowania liczebności bentosu w jeziorze i miarodajności oceny liczebności bentosu — Ekol. Pol. A.
- Rybak, J. I. 1966 — Methods of analysing the microdifferentiation of near-bottom layer of water — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II 14: 321—325.
- Sadler, W. 1935 — Biology of the midge *Chironomus tentans* — Mem. Cornell agric. Exp. Stat. 172.
- Sinica, T. L. 1941 — Izmenenie soderžanija nekotoryh organičeskich veščestv pod vlijaniem processov piščevarenija u ličinek *Chironomidae* — Trudy Lab. Gen. Sapropele. 2: 159—167.
- Slobodkin, L. B., Richman, S. 1961 — Calories/gm in species of animals — Nature, Lond. 191 (4785): 299.
- Smyly, W. J. P. 1964 — An investigation of some benthic *Entomostraca* of three lakes in northern Italy — Mem. Ist. ital. Idrobiol. 17: 33—56.
- Sokolova, N. J. 1963 — Fauna zaroslej nekotoryh makrofitov Učinskogo vodochranilišča — Sb. „Učinskoe i Možajskoe Vodochr”, Moskva, 108—153.
- Sokolova, N. J. 1965 — Eksperimentalnye issledovanija vyedaniya bentosa ryboj v Učinskom vodochranilišče — Gidrobiol. Ž. 1: 52—61.
- Sokolova, N. J., Koreneva, T. A. 1959 — Biologičeskie cikly nekotoryh massovyh tendipedid Učinskogo vodochranilišča — Bjul. Mosk. Obšč. Ispyt. Prir. Otd. biol. 44: 67—78.
- Stańczykowska, A. 1966 — Some methodical problems in zoomicrobenthos studies — Ekol. Pol. A 14: 385—393.
- Stańczykowska, A. (w druku) — Einige Gesetzmässigkeiten des Vorkommens von *Dreissena polymorpha* Pall. — Verh. int. Vereinig. Limnol. 16.
- Špet, G. I. i Feldman, M. B. 1961 — Kirslorodnyj režim prudov v uslovijach intensivnogo karpovogo chozjajstva — Kiev.
- Špet, G. I., Rotovskaja, U. S. 1962 — O dostovernosti gidrobiologičeskich prob v ocenke kormovoj bazy ryb — Vopr. Ichtiol. 2: 745—747.
- Szumiec, J. 1963 — Wpływ roślinności wynurzanej i sposobu jej koszenia na faunę denną stawów rybnych — Acta Hydrobiol. 5: 315—335.
- Teal, J. M. 1957 — Community metabolism in a temperate cold spring — Ecol. Monogr. 27: 283—302.
- Tessenov, v. U. 1964 — Experimentaluntersuchungen zur Kieselsäurerückführung aus dem Schlamm der Seen durch Chironomidenlarven (*Plumosus*-Gruppe) — Arch. Hydrobiol. 60: 497—504.
- Tubb, R. A., Dorris, T. C. 1965 — Herbivorous insect populations in oil refinery effluent holding pond series — Limnol. Oceanogr. 10: 121—133.

- U l o m s k i j, S. N. 1952 — Opyt količesvennogo učeta bentosa na plotnyh rečnyh gruntach — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 4.
- V e r d u i n, J. 1956 — Energy fixation and utilization by natural communities in western lake Erie — Ecology 37: 40—50.
- V i n b e r g, G. G., P e č e n, G. A., Š u š k i n a, E. A. 1965 — Produkcija planktonnyh rakoobraznyh v trech ozerach raznogo tipa — Zool. Ž. 44: 676—687.
- W a l s h e, B. M. — 1950 — The function of haemoglobin in *Chironomus plumosus* under natural conditions — J. exp. Biol. 27: 73—95.
- W ó j c i k - M i g a ł a, I. 1965a — Wpływ narybku karpia na dynamikę fauny dennej — Roczn. Nauk. roln. 86B: 195—214.
- W ó j c i k - M i g a ł a, I. 1965b — Wpływ dwuletniego zalania stawów na faunę denną — Roczn. Nauk roln. 86 B: 215—227.
- W ü l k e r, W. 1961 — Studien zur Morphologie, Biologie und Verbreitung der Gattung *Sergentia* Kieff. (Dipt., Chironomidae) — Arch. Hydrobiol. Suppl. 25 (4): 307—331.
- Ž a d i n, V. I. 1956 — Metodika izučenija donnoj fauny vodoemov i ekologii donnyh bezpozvonočnyh (Žizn presnyh vod SSSR, 4) — Moskva, Leningrad, 279—282.

Remarks on methods of investigating benthos production

S u m m a r y

The paper contains a review, based on literature and the author's own data, of ways of calculating net production applicable to benthos and of collecting and obtaining data on the abundance, biomass and age structure of these organisms. Literature concerned with the chemical composition and calorific value and also the metabolism of benthos, is presented. Methods are discussed for calculating production based on analysis of: 1) changes in abundance and in biomass, applicable to cases with a short period of appearance of young, 2) rate of growth of the organisms, 3) food requirements of fish.

The method based on abundance, age structure and increase in biomass of the individual in a defined unit of time would seem to be the one of most universal use. This method, used by several authors, has recently been converted to a simple and convenient form by Vinberg (Vinberg, Pečen, Šuškina 1965). The calculation and graphic variants of this method can be used (Fig. 1). In view of the many inaccuracies in estimating abundance and rate of growth of organisms, the author considers the use of classes of size (e. g. every few mm) and the „numeral” variant of the method as sufficiently accurate in estimating production (Tab. I and II).

In particular situations — in which it is possible to assess the total consumption of the fish population and take for granted that the majority of the benthos production is liquidated by fish, benthos production can be estimated on the basis of data on production and consumption of fish (Mann 1965). Comparison of results obtained by means of this method and that for calculating production discussed previously appear very desirable.

As the greatest absolute increases in the organisms usually take place in the older stages of development it would not appear essential to make an exact assessment of the abundance of the juvenile stages (which as is well known, presents many difficulties) in order to estimate production itself, although this is necessary in order to understand the regularities and causes of production.

Attention is drawn to the need to take into consideration egg production in the case of organisms which produce eggs at the expense of food consumed after completion of growth.

The combined production of benthos amounts to the production of non-predatory and predatory forms minus the amount of food eaten by predators.

The fundamental difficulty in calculations of net production is the obtaining of reliable data on length of development and growth of organisms (particularly of species with an extended period of reproduction) under natural conditions. These questions are especially difficult and little investigated in relation to microbenthos. It would appear that particularly in the case of benthos the use as a basis of data obtained under simplified laboratory conditions may be very far from reflecting real relations. Many of the data in literature form evidence of great differences in rate of development under natural conditions.

Estimation of the production of micro-organisms in a bottom habitat is very difficult. The methods involving assessment of oxygen consumption or organic substance consumption would appear useful in estimating their gross production.

Attention has been drawn in the section on the number of organisms and their size structure to the great spatial differences of benthos and in consequence of this the need for exact marking of a place and the collection of not less than 4—5 samples on the station. In order to check whether the station is representative of the whole body of water it is recommended that material should be taken twice a year on a large number of stations over the whole area of the water. Frequency of sampling should be adjusted to the intensiveness of variations and development rate of the organisms in a given habitat; this may vary from several days to about one month. Sampling apparatus may differ, but the use of apparatus covered from the top should be avoided; even when a net is used for covering the top of the apparatus this can cause the superficial layer of sediment to be washed away. For this reason when using samplers of the Ekman type it is desirable to apply Borucki's modification (a tall box) without a net. Tube samplers are recommended for hard bottoms.

The error involved in using a sieve with 0.4—0.5 mm mesh is probably relatively small, as the absolute percentage of juvenile stages in the total production of the population is, on account of their very small dimensions, relatively small. The youngest stages may in fact be taken into consideration in analysing microbenthos, samples of which should be washed through very fine sieves, with mesh of about 0.05 mm (Stañczykowska 1966). Measurement of macrobenthos organisms with accuracy to 1 mm, and microbenthos with appropriately greater accuracy is recommended.

It is desirable to determine the dry weight of organisms; probably however in the majority of situations the ratio of dry weight to fresh weight is fairly constant, about 15%, and it is therefore sufficient for an approximate assessment of biomass, to determine fresh weight, or even calculate it from the size of the organisms. Further analysis of these matters is essential. In view of the relatively constant calorific value of benthos organic substance, its calorific content can be estimated, taking the calorific value of 1 g of organic substance as about 5600 calories.

A matter which has been least investigated is the metabolism of benthos organisms. The number of studies on this subject is small, and there are probably no studies at all on the metabolism of benthos under natural conditions. The drawing of conclusions on benthos metabolism under natural conditions on the basis of laboratory results is probably pointless.

In addition to investigations of the metabolism of different species, the evaluation of metabolism, the utilization of organic substance reaching the bottom, by the

whole benthos association is important, of course in connection with an evaluation of the quantity and quality of the substance reaching the bottom.

Apart from the evaluation itself of production, investigations of the factors determining production are important: the influence of habitat conditions and biotic relations (feeding out by predators, competition etc.).

In the case of calculations of production based on variations in abundance and biomass the formula, deriving from the Bojsen-Jensen formula (1919) is appropriate:

$$P = (N_1 - N_2) \cdot \frac{W_2 - W_1}{2} + N_2 \cdot (W_2 - W_1),$$

where P — production for the period t_2-t_1 ; N_1 and N_2 — numbers of specimens according to the moment t_1 and t_2 ; W_1 and W_2 — weight of a specimen according to the moment t_1 and t_2 .

Egg production may be calculated using the formula:

$$P_e = \frac{Q \cdot I \cdot X \cdot R \cdot T}{D_e},$$

where P_e — production of egg biomass, Q — weight of an egg, I — numbers of imagines, X — ratio of the number of females to the total number of imagines, R — average number of eggs per 1 female, D_e — period between successive egg-layings, T — period under consideration.

To assess the production of small microbenthic forms (*Rotifera*, *Protozoa*) with probably reproduce very intensively, and which simultaneously have biomass increases difficult to grasp, the Galkovskaja (1965) method may prove useful:

$$P = \frac{N_0 + N_t}{2} \cdot \frac{1}{D} \cdot t,$$

where P — production, N_0 and N_t — initial or final numbers (or biomass), D — period of „doubling” of an individual, t — period under consideration.

In order to calculate benthos production on the basis of consumption by fish it is essential to know the food ration of fish which, according to Ivlev (1955) and Vinberg 1956 (cited after Maksimova 1962) is:

$$R = \frac{P + T}{0.8},$$

where R — ration of food per day, P — increase in biomass per day, T — metabolism (respiration) per day.