

ZDZISŁAW KAJAK
Instytut Ekologii PAN
Warszawa

Uwagi o stanie i potrzebach badań produkcji wtórnej w ekosystemach słodkowodnych*

Wiemy już dziś dostatecznie jasno, że charakterystyka samej liczebności czy biomasy nie daje wystarczających podstaw do rozumienia zjawisk biologicznych, że na przykład organizmy o znikomej biomasy — nannoplankton, dzięki wysokiemu obrotowi (turnover) tej biomasy, wysokiej jej produkcji, zdolne są wyżywić wielokrotnie wyższą biomasę zooplanktonu.

Ocena produkcji biologicznej pozwala właściwie ocenić udział bardzo różnych grup organizmów w gospodarce zbiornika (Elster 1963, Vinberg 1967). Ta obiektywna ocena pozwala z kolei na lepsze zrozumienie prawidłowości rządzących rozwojem organizmów w zbiorniku i daje podstawę do ingerencji w gospodarkę zbiornika.

Jedną z podstawowych spraw dla ludzkości — dostateczna ilość czystej wody — zależy głównie od produkcji biologicznej, a w każdym razie przez odpowiednie pokierowanie procesem produkcji możemy się spodziewać oczyszczenia wód zanieczyszczonych.

Drugą podstawową dla ludzkości sprawą, na którą badania produkcyjne w zakresie hydrobiologii mogą zasadniczo wpłynąć, jest produkcja białka — w zbiornikach naturalnych głównie białka rybiego, w warunkach hodowlanych — także białka glonów.

Jeśli weźmiemy pod uwagę podstawowe równanie wyrażające użytkowanie przez organizm energii pobranej z pokarmu:

$$C = \underbrace{P + R + F}_A$$

gdzie, C — ilość spożytego pokarmu (konsumpcja), A — ilość zasymilowanego pokarmu, P — produkcja netto, R — część energii rozproszona przy oddychaniu (respiracja), F — niezasymilowana część pokarmu (fekalia), to możemy powiedzieć, że np. dla celów rybackich jesteśmy zainteresowani wysokim P , a niskim R , dla celów oczyszczania wód odwrotnie — wysokim R a niskim P .

W obrębie kierunku produkcyjnego (podobnie zresztą jak w innych dziedzinach) można wyróżnić różne podejścia badawcze:

- A. Oszacowanie produkcji,
- B. Analiza przyczyn i mechanizmów decydujących o wartościach produkcji, o charakterze przepływu energii,

* Referat wygłoszony na VII Zjeździe Hydrobiologów Polskich (Swinoujście, 20—23 IX 1967 r.).

C. Eksperymentalne wpływy na charakter przepływu energii.

Wszystkie te 3 typy podejścia mogą być z kolei stosowane na poziomie osobnika, populacji, zespołu, czy ekosystemu.

Zatrzymam się pokrótce nad każdym z tych punktów, przy tym głównie na sprawach produkcji wtórnej (czyli produkcji konsumentów) oraz charakteru przepływu energii przez ekosystemy i efektywności ekologicznej.

A. Oszacowanie produkcji

Zasada oceny produkcji netto, czyli produkcji biomasy jest bardzo prosta. Dla jej zilustrowania posłużę się prostym schematem (fig. 1). Dotyczy on sytuacji najprostszej, gdy mamy do czynienia z grupą osobników, które wyległy się w tym samym czasie i wszystkie jednocześnie i równomiernie się rozwijają, czyli z tzw. kohortą. Przyrost biomasy osobnika (ΔB) w dowolnym, niewielkim wycinku czasu stanowi jego

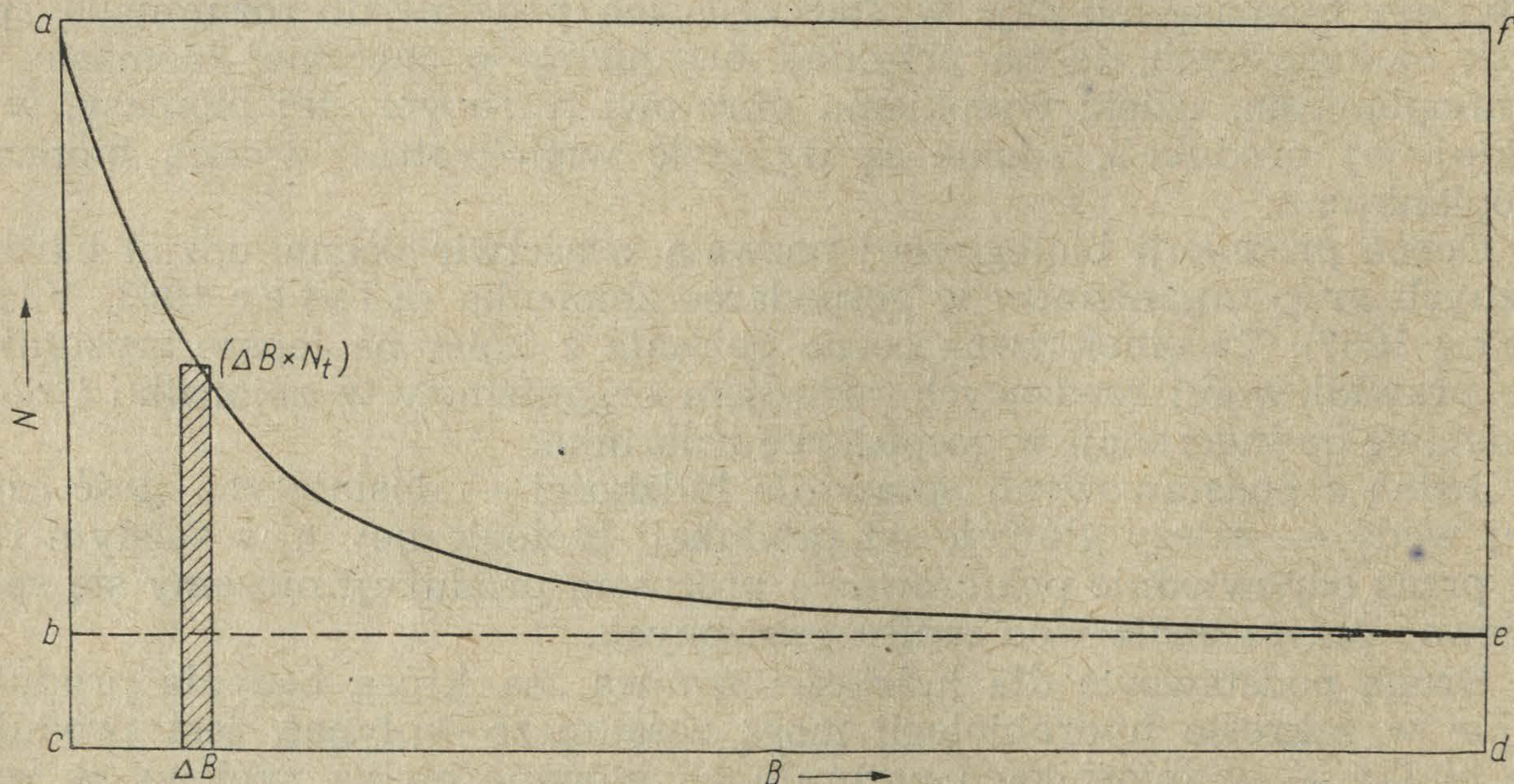


Fig. 1. Schemat zależności między zmianami liczebności kohorty i wagi osobnika (wg Nees i Dugdale 1959)

N — liczebność osobników, N_t — liczebność osobników w momencie t , B — biomasa osobnika

Scheme of the relation between numbers of individuals in the cohort and weight of an individual (after Nees and Dugdale 1959)

N — number of individuals, N_t — number of individuals at the moment t , B — biomass of an individual

produkcję netto w tym czasie¹. Wartość ta przemnożona przez liczbę osobników występujących w tym czasie w danym środowisku, daje produkcję netto całej kohorty. Suma takich iloczynów za cały okres życia generacji czy kohorty stanowi jej całkowitą produkcję netto.

Przedstawiony schemat pozwala uświadomić sobie także kilka innych interesujących pojęć z zakresu produkcji; tak więc pola określone niżej wymienionymi punktami stanowią:

acde — rzeczywistą produkcję netto,

¹ O ile w danym okresie zachodzi tylko wzrost biomasy osobnika, bez równoczesnych jej spadków; sytuacja z równoczesnymi lub następującymi po sobie przyrostami i spadkami biomasy („chudnięciami”) osobnika została szczegółowo omówiona przez Petrusевичa (1966).

- abe* — produkcję eliminowaną w zbiorniku przed osiągnięciem stadium dojrzałego,
acdf — potencjalną produkcję netto,
aef — produkcję nie zrealizowaną z powodu śmierci potencjalnych producentów.

W przypadku braku wyraźnych kohort lub zachodzenia na siebie kilku kohort tak, że trudno je wyróżnić, co często występuje w przyrodzie, zasada obliczania produkcji pozostaje oczywiście taka sama — mnożenie liczebności przez przyrost w danym czasie. Trudność natomiast polega na określeniu przyrostu: nie wynika on (jak w przypadku wyraźnie odgraniczonej kohorty — fig. 1) z danych terenowych, gdzie mamy jednocześnie osobniki różnego wieku, a więc rosnące w różnym tempie. W takiej sytuacji musimy uzyskać informacje o tempie rozwoju osobników różnego wieku na innej drodze. Sprawy te zostały szczegółowiej omówione w innych publikacjach (Kajak 1967, Hillbricht-Ilkowska i Patalas 1967, Backiel 1967). Wspomnę tylko, że wskaźnik P/B (stosunek produkcji do biomasy) za okres roczny, charakteryzujący intensywność produkcji, może wahać się w ogromnym zakresie: od poniżej 1,0, np. dla ryb, do wielu tysięcy razy dla organizmów drobnych — bakterii, pierwotniaków itd. (Vinberg 1962, 1964). Jednakże nawet dla tej samej grupy organizmów i tego samego typu zbiorników, np. jezior, wskaźnik P/B może wahać się znacznie.

Zatrzymam się pokrótce na sprawach, które nie zostały poruszone we wspomnianych referatach, mianowicie fizjologicznych wskaźnikach efektywności produkcji i opartej o nie fizjologicznej metodzie oceny produkcji. Są to 3 proste wskaźniki:

1. wskaźnik asymilacji pokarmu: $\frac{A}{C} = \frac{P+R}{C}$,
2. wskaźnik wykorzystania spożytego pokarmu na wzrost: $K_1 = \frac{P}{C}$,
3. wskaźnik wykorzystania asymilowanego pokarmu na wzrost:

$$K_2 = \frac{P}{A} = \frac{P}{P+R}$$

Wskaźnik 1 i 2 wiążą się ściśle ze sprawą „przejadania” się organizmów i zabezpieczenia pokarmowego w przyrodzie, która to sprawa budzi ciągle jeszcze ostre spory wśród hydrobiologów (Vinberg 1964, Smirnov 1967). Niewątpliwie trzeba tu jeszcze więcej informacji i materiałów, przy tym należy zwrócić uwagę na konieczność konfrontacji racji pokarmowej, czyli ilości pokarmu pobieranego w jednostce czasu, z zapotrzebowaniem pokarmowym, czyli asymilacją. Bardzo często racja pokarmowa jest odnoszona jedynie do wagi ciała, co jest wysoce niewystarczające. W każdym razie wskaźnik 1 i 2 mają dość szeroki zakres zmienności. Natomiast wskaźnik K_2 jest znacznie bardziej stały (Kručkova 1967). Waha się od ok. 0,8, która to wartość odnosi się do wzrostu embrionalnego, poprzez wartość około 0,6 dla organizmów młodych, szybko rosnących, do 0,0 u organizmów starych, nie rosnących. Jeśli zbadamy ogólne prawidłowości wskaźnika K_2 , tzn. jego wartości u poszczególnych grup organizmów różnego wieku i w różnych sytuacjach ekologicznych, o których to sprawach szereg informacji już posiadamy, będziemy mogli obliczyć produkcję, znając wartość metabolizmu. Wartość tę znamy już w wielu wypadkach, a co więcej, istnieją ogólne zależności

między wagą osobnika a intensywnością metabolizmu (V i n b e r g 1967). Możemy więc obliczyć produkcję wg wspomnianego wzoru:

$$K_2 = \frac{P}{A} = \frac{P}{P+R},$$

który po przekształceniu przyjmuje postać:

$$P = R \frac{K_2}{1 - K_2},$$

mając jedynie dane o liczebności i wadze organizmów. W populacji zróżnicowanej wiekowo K_2 waha się w granicach 0,2—0,4.

W zakresie metod obliczania produkcji sytuacja nie jest więc zła. Metoda fizjologiczna, którą tu pokrótce zreferowałem, znajduje się wprawdzie jeszcze w stadium prób i błędów, wydaje się jednak mieć perspektywy. Istotne jest to, że mamy już możliwości oceny produkcji na zupełnie różnych zasadach. Niemniej najpowszechniej stosowane są metody oparte na przyrostach biomasy i zmianach liczebności organizmów.

Jednak niezależnie od stosowanej metody obliczania produkcji, istnieje ogromna potrzeba uzyskania parametrów do obliczeń produkcji w warunkach naturalnych. Od tych parametrów zależy dokładność, a często i sens naszych wniosków. Chodzi tu o takie parametry jak długość życia i w związku z tym tempo przyrostów, ilość pobieranego i asymilowanego pokarmu, ilość energii rozpraszanej w procesach metabolizmu. Jest niezmiernie ważne, aby oszacować te parametry dla tych samych organizmów i sytuacji, co pozwoli na ich konfrontację i sprawdzenie oraz wykrycie ogólnych prawidłowości.

Jak istotna jest sprawa wzajemnego powiązania procesów wzrostu i metabolizmu (V i n b e r g 1966) i wynikającą stąd możliwość wzajemnego sprawdzania tych parametrów można zilustrować przykładem (fig. 2). Na podstawie zmian zapasów tłuszczu w ciele badanych skorupiaków (metoda ta okazała się miarodajna przy konfrontacji z metodą respirometryczną i wyliczeniową — z rozmiarów zwierząt) stwierdzono, że metabolizm w przyrodzie może ponad 30-krotnie przewyższać metabolizm w laboratorium. Możliwość zaistnienia takiej sytuacji okazuje się jednak wykluczona przy konfrontacji z intensywnością metabolizmu zwierząt tej wielkości. Wynika więc stąd, że metoda oceny metabolizmu oparta o zmiany ilości tłuszczu, miarodajna w laboratorium, jest niemiarodajna w warunkach terenowych.

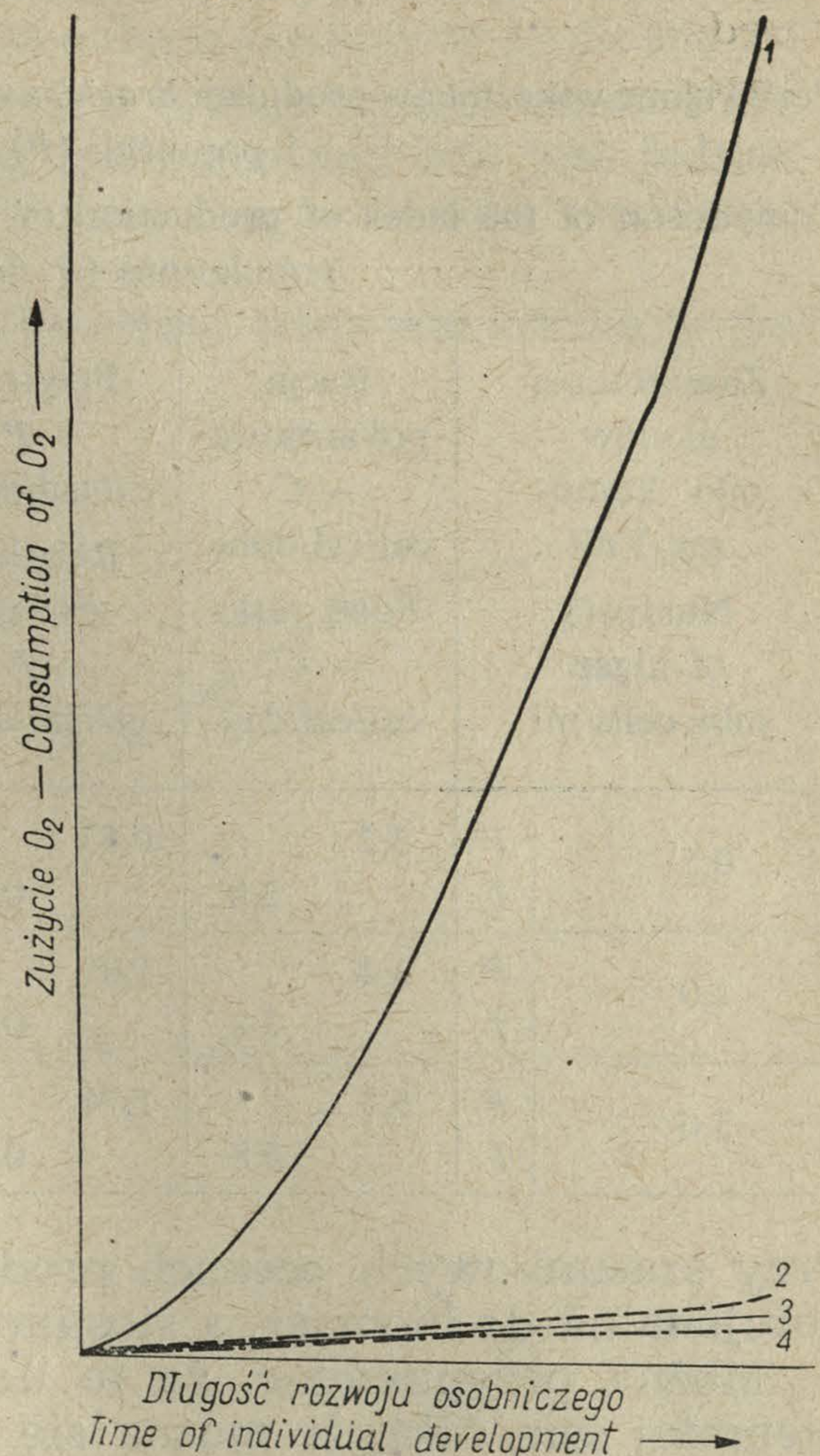
Ogromna większość uzyskanych dotychczas parametrów do obliczeń produkcji pochodzi z badań laboratoryjnych. Z podstawowych czynników decydujących o wartości tych parametrów zwracano uwagę głównie na czynnik termiczny, mniej na pokarmowy. Jeśli chodzi o rolę czynnika pokarmowego, w doświadczeniach laboratoryjnych wykazano, że ma on istotne znaczenie tylko przy pewnej minimalnej koncentracji pokarmu, co jest zresztą dość oczywiste. Jeśli jednak chcemy wykorzystać te wyniki do obliczeń produkcji z danych terenowych, musimy wiedzieć, jaką ilością pokarmu dysponują interesujące nas organizmy w warunkach naturalnych. Takich danych — o wybiórczości pokarmowej oraz o ilości pokarmu dostępnego dla konsumentów i pobieranego przez nie w warunkach terenowych — prawie nie mamy. Zresztą na ilość pobieranego pokarmu wpływa nie tylko jego koncentracja, ale i szereg innych czynników, np. zagęszczenie konsumentów. G a l k o v s k a j a (1963) wykazała, że w hodowli populacyjnej, złożonej z wielu osobników, wskaźniki

Fig. 2. Porównanie metabolizmu *Calanus helgolandicus* w warunkach naturalnych i laboratoryjnych (wg Petipa 1966)

Zużycie tlenu przez skorupiaki: 1 — w morzu na podstawie ubytków tłuszczu, 2 — w laboratorium — dane respirometryczne, 3 — obliczone wg wzoru Vinberga, 4 — w laboratorium na podstawie ubytków tłuszczu

Comparison of metabolism of *Calanus helgolandicus* in natural and laboratory conditions (after Petipa 1966)

Consumption of oxygen by crustaceans: 1 — in the sea calculated according to fat depletion, 2 — in the laboratory data from respirometer, 3 — calculated according to Vinberg's formula, 4 — in the laboratory according to fat depletion



efektywności produkcji są wyższe niż przy hodowli pojedynczych osobników (tab. I). Z drugiej strony, przy hodowli na naturalnym pokarmie pojedynczych skorupiaków zooplanktonowych stwierdzono wyższą ich produkcję niż przy hodowli tych skorupiaków w naturalnym zagęszczeniu (Węgleńska, dane niepublikowane). Ponieważ produkcja i jej efektywność w warunkach naturalnych zależą od bardzo wielu czynników, a mechanizmy decydujące o produkcji są bardzo zmienne i skomplikowane, jesteśmy dopiero na wstępnym etapie ich badania. Pocieszające jest jednak to, że coraz częściej pojawiają się próby znalezienia pewnych ogólnych prawidłowości; tak np. na podstawie licznych prac o kaloryczności organizmów, Ostapenja i Sergeev (1963) mogli stwierdzić, że kaloryczność suchej masy bezkręgowców wodnych waha się znacznie, natomiast kaloryczność substancji organicznej (bezpopiołowej) jest w ogromnej większości wypadków dość stała i wynosi około 5600 cal/1 g. Nie ma więc potrzeby badać każdorazowo kaloryczności organizmów. Niektórzy z autorów radzieckich pokusili się nawet na sformułowanie matematycznej zależności między biomasą a produkcją planktonu w jeziorach. Tak np. Pečen' (1965) dla *Cladocera* w okresie lata podaje wzór $P = 4,05B^{0,91}$, Suškina (wg Vinberga i Koblenc — Miške 1966b) dla *Copepoda* — $3,63B^{1,34}$ zaś dla całego zespołu skorupiaków — $2,35B^{1,62}$. Według Grezego (1966) przyrosty względne *Copepoda* w bardzo różnych sytuacjach są dość mało zmienne i wynoszą 1—10% biomasy na dobę. Zajka i Malovickaja (1967) wykazali dla zooplanktonu Morza Azowskiego, że wahania biomasy i produkcji mogą być kilkadziesięciokrotnie, natomiast wahania wartości P/B nie więcej niż dwukrotnie.

Tabela I

Porównanie wskaźników produkcji *Brachionus calyciflorus* przy hodowli pojedynczych osobników (*I*) i populacji (*P*) (wg Galkovskej 1963)

Comparison of the index of production of *Brachionus calyciflorus* grown individually (*I*) and in populations (*P*) (after Galkovskaja 1963)

Zagęszczenie glonów mln. komó- rek/1 ml Numbers of algae mln. cells/ml		Racja pokarmowa — <i>C</i> cal/cal/dobę Food ratio — <i>C</i> cal/cal/day	Przyrost — <i>P</i> cal/cal/dobę Relative growth — <i>P</i> cal/cal/day	Metabolizm — <i>R</i> cal/cal/dobę Metabolism — <i>R</i> cal/cal/day	<i>K</i> ₁	<i>K</i> ₂	<i>A/C</i>
0,5	<i>P</i>	3,2	0,53	0,60	0,19	0,47	0,35
	<i>I</i>	2,6	0,16	0,62	0,04	0,20	0,30
1,0	<i>P</i>	3,4	1,01	1,08	0,26	0,57	0,52
	<i>I</i>	3,8	0,47	0,77	0,12	0,38	0,32
3,0	<i>P</i>	5,5	1,74	0,48	0,48	0,66	0,54
	<i>I</i>	5,8	0,47	0,77	0,08	0,38	0,21

Przy szacunkowych ocenach produkcji można przyjąć, że jest ona proporcjonalna do biomasy, a stosunek P/B jest wartością względnie stałą.

Można przypuszczać, że te uogólnienia zawierają wiele uproszczeń, niemniej sam fakt, że można się już kusić o tego typu uogólnienia, jest bardzo pocieszający. Ostatnio dokonano próby oceny produkcji wtórnej netto jeszcze na innej, bardzo prostej zasadzie: ilości C_{14} wykorzystanego na wzrost ze znakowanego pokarmu (Čmyr 1967). W odniesieniu do badań na naturalnych zespołach pokarmu można tu mieć bardzo wiele zastrzeżeń, natomiast dużym plusem metody jest jej szybkość i prostota.

Mówiliśmy do tej pory o produkcji w obrębie poziomu troficznego. Ciągłe niewiele jest prób oceny przepływu energii przez ekosystemy wodne. Można tu wymienić prace Oduma (1957), Teala (1957), Manna (1964), Vinberga i Anisimova (1966) oraz Sitaramaiah (1967). Wiadomo jednak, że wiele takich prac jest obecnie prowadzonych i prawdopodobnie już wkrótce będziemy dysponowali znacznie większym materiałem porównawczym. Ocena produkcji ekosystemu wymaga oczywiście pracy kompleksowej. Możliwe są tu różne zakresy badań, np. 1) ocena tylko krańcowych ogniw produkcji — produkcji pierwotnej oraz wyłowu i substancji organicznej wypadającej z obiegu, 2) ocena produkcji wszystkich poziomów troficznych, 3) pogłębienie badań przez analizę mechanizmów produkcji. Analizując udział poszczególnych poziomów troficznych czy zespołów w całym ekosystemie, musimy ocenić ich produkcję nie tylko np. na jednostkę objętości, ale także na jednostkę powierzchni zbiornika, a także wiedzieć jak dużą powierzchnię dany zespół zajmuje. Szczególnie ważne i interesujące są stosunki produkcji różnych poziomów troficznych. Omówienie szeregu wskaźników charakteryzujących te stosunki można znaleźć w podręczniku Oduma (1963), pracy Petrusewicza (1966) i opracowaniu Phillipsona (1967). Najważniejszy wydaje się tu wskaźnik P_t/P_{t-1} — stosunek produkcji netto danego poziomu troficznego do produkcji netto poprzedniego poziomu, jak

również wskaźniki omówione już dla organizmów i populacji: A/C , P/C i P/A , a mogące mieć zastosowanie także do całych poziomów troficznych.

Wskaźnik P_t/P_{t-1} według Slobodkina (1962) wynosi około 10%. Greze (1967) uważa tę wartość za bliską maksymalnej. Nie jest jednak jasne czy wskaźnik ten jest różny czy podobny dla poziomów wyższego i niższego rzędu.

Przytoczę tu 2 przykłady (fig. 3, tab. II) różnic tego wskaźnika w jeziorach różnych typów troficznych.

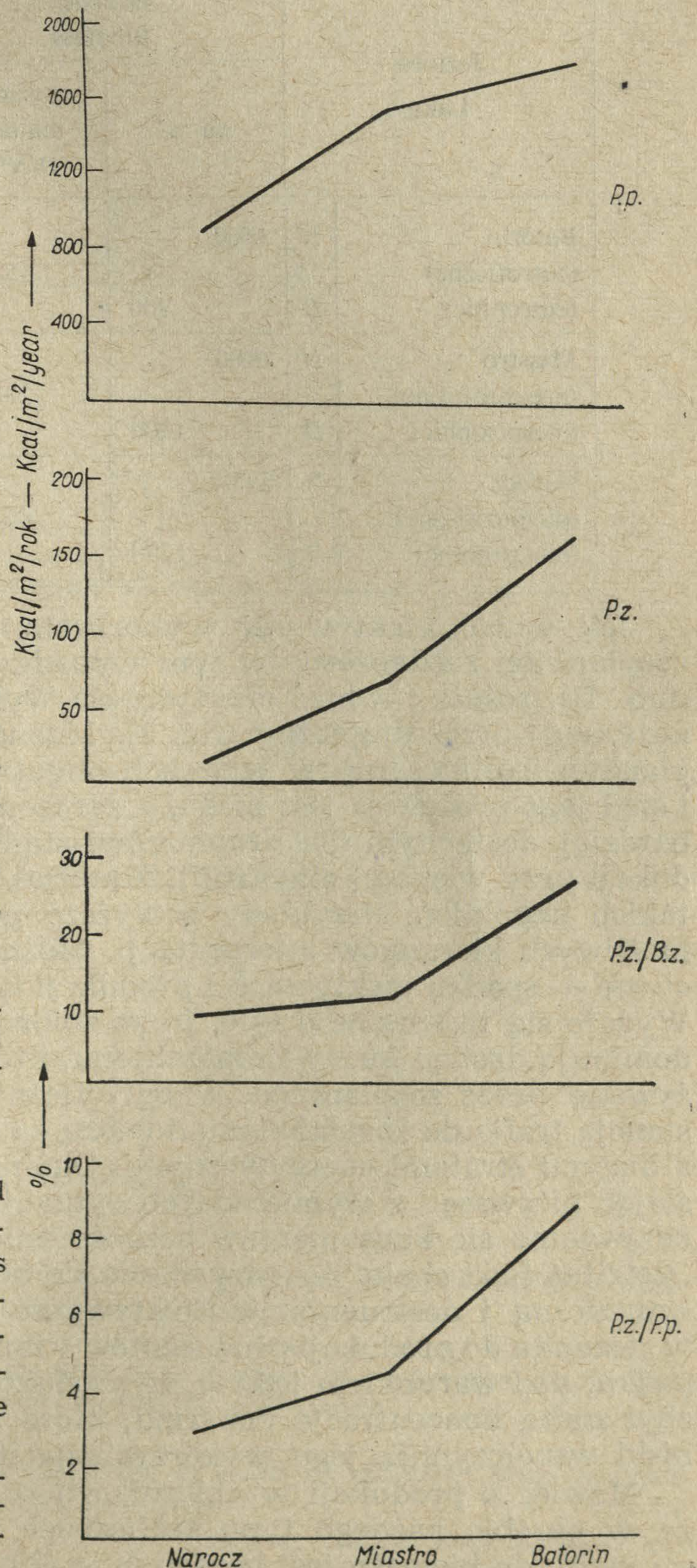


Fig. 3. Zależność między produkcją pierwotną i produkcją niedrapieżnego zooplanktonu w 3 jeziorach różnych typów troficznych. (wg Vinberga i Koblenc-Miške 1966a): Narocz — jezioro oligotroficzne, Miastro — j. mezotroficzne, Batorin — j. eutroficzne

P.p. — produkcja pierwotna (fitoplankton i makrofity), P.z. — produkcja, B.z. — biomasa niedrapieżnego zooplanktonu

Relation of primary production and production of nonpredatory zooplankton in 3 lakes of various types (after Vinberg and Koblenc-Miške 1966a): Narocz — oligotrophic lake, Miastro — mesotrophic lake, Batorin — eutrophic lake

P.p. — primary production (phytoplankton and macrophytes), P.z. — production, B.z. — biomass of nonpredatory zooplankton

Tabela II

Stosunek biomasy i produkcji niedrapieżnych (*N*) i drapieżnych (*D*) skorupiaków planktonowych w 3 jeziorach różnych typów troficznych (wg Vinberg, Pečen', Suškina 1965)

Relation of the biomass and the production of un predatory (*N*) and predatory (*D*) plankton Crustaceans in 3 lakes of different trophic types (after Vinberg, Pečen', Suškina 1965)

Jezioro Lake	Biomasa Biomass		Produkcja Production		
		cal/m ²	stosunek relation <i>D/N</i> %	cal/m ² /dzień cal/m ² /day	stosunek relation <i>D/N</i> %
Batorin (eutroficzne) (eutrophic)	<i>N</i>	6000	15	1060	6
	<i>D</i>	900		60	
Miastro (mesotroficzne) (mesotrophic)	<i>N</i>	6000	20	450	18
	<i>D</i>	1200		80	
Narocz (oligotroficzne) (oligotrophic)	<i>N</i>	2950	46	175	40
	<i>D</i>	1350		70	

Jak widać efektywność wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton roślinożerny w tym wypadku rośnie wraz z trofią zbiornika (tab. II), rośnie również efektywność wykorzystania zooplanktonu roślinożernego przez drapieżny (fig. 3). Można by postawić hipotezę, że zooplankton roślinożerny w jeziorach oligotroficznych ma warunki głodowe i stąd jego produkcja jest niska, a zarazem jego gorsza kondycja czyni go bardziej dostępnym dla drapieżców, stąd większa efektywność ich produkcji przy większej oligotrofii. Materiał jest jednak jeszcze za skąpy do takich uogólnień. Przykłady powyższe podaję raczej dla zilustrowania możliwych kierunków interpretacji. Można wskazać także na dane przeciwnie — spadku efektywności produkcji konsumentów ze wzrostem trofii. Wydaje się to słuszne o tyle, że w zbiornikach bardziej oligotroficznych dominują drobne formy fitoplanktonu, które mogą być bezpośrednio spożywane przez zooplankton, w eutroficznych formy duże, których substancja trafia do zooplanktonu dopiero za pośrednictwem bakterii, a więc z dużymi stratami energetycznymi. Ogólnie ujął to O d u m (1962), określając pierwszą z wymienionych sytuacji jako „grazing food chain” — odżywianie się konsumentów bezpośrednio producentami, drugą — jako „detritus food chain” — odżywianie się konsumentów martwą substancją organiczną i destruentami. Efektywność produkcji netto konsumentów w stosunku do produkcji producentów winna być wyższa w pierwszym wypadku, pod warunkiem jednak, że produkcja ta nie jest ograniczana przez zbyt niską koncentrację pokarmu, która może pociągać za sobą bardzo niski współczynnik jego wykorzystania na wzrost (C u s h i n g 1964).

Mówiąc o produkcji w zbiornikach o różnej trofii trzeba zaznaczyć, że w obrębie każdego typu troficznego zróżnicowanie produkcji i jej stosunku do biomasy jest bardzo duże (fig. 4).

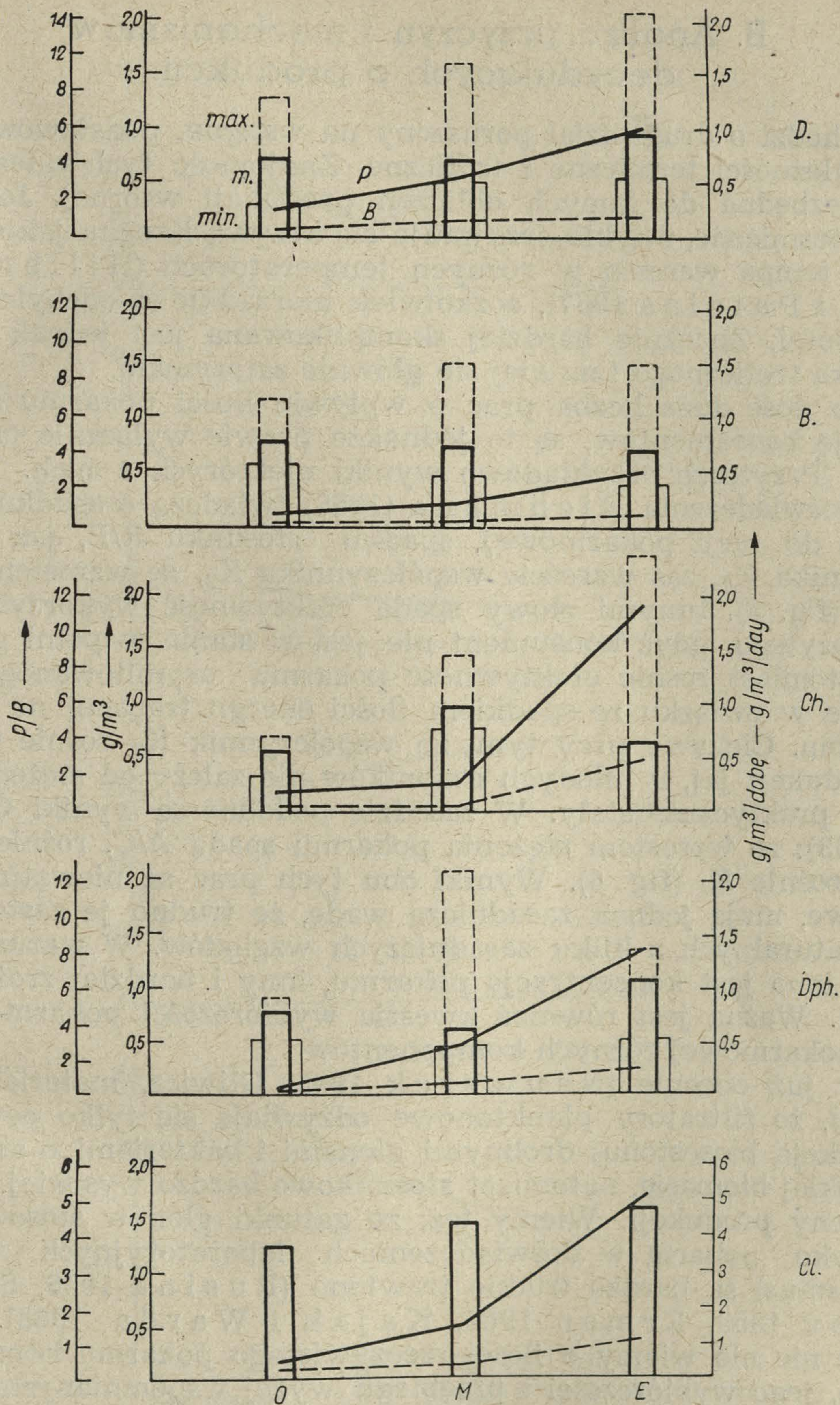


Fig. 4. Biomasa (B) i produkcja (P) Cladocera w jeziorach różnych typów troficznych (wg Pečen' 1965)

O — oligotroficzne, M — mezotroficzne, E — eutroficzne, max., m., min., — wartości maksymalne, średnie i minimalne P/B dla 28 jezior D. — Daphnia, B. — Bosmina, Ch. — Chydorus, Dph. — Diaphanosoma, Cl. — Cladocera

Biomass (B) and production (P) of Cladocera in lakes of different trophic types (after Pečen' 1965)

O — oligotrophic, M — mesotrophic, E — eutrophic, max., m., min. — maximal, mean and minimal values of P/B for 28 lakes. D. — Daphnia, B. — Bosmina, Ch. — Chydorus, Dph. — Diaphanosoma, Cl. — Cladocera

B. Analiza przyczyn i mechanizmów decydujących o produkcji

Jeśli chodzi o drugi dział poruszony na wstępie, podstawowe wydają się być zależności termiczne i troficzne. Znajomość tych zależności jest zresztą niezbędna do samych obliczeń produkcji wtórnej. Jeśli chodzi o sprawy termiczne, zwykle przyjmuje się krzywą Krogha jako podstawę do oceny tempa wzrostu w różnych temperaturach (Hillbricht-Ilkowsk i Patalas 1967), aczkolwiek nierzadkie są odchylenia od tej prawidłowości. Znacznie bardziej skomplikowana jest jednak zależność od czynnika troficznego i na niej się głównie zatrzymam.

Istnieje dość duża liczba prac o wpływie ilości pokarmu na wzrost i produkcję konsumentów, są to jednakże prawie wyłącznie prace laboratoryjne. Przytoczę przykładowo wyniki niektórych z nich. Klasyczne już dziś doświadczenia Richmana (1958) świadczą o spadku stosunku asymilacji do racji pokarmowej, spadku stosunku R/P , jak również współczynnika K_1 , zaś wzroście współczynnika K_2 , ze wzrostem stężenia pokarmu (fig. 5). Innymi słowy spada efektywność wykorzystania pokarmu spożytego, gdyż konsument nie jest w stanie w pełni go spożytkować, natomiast rośnie efektywność pokarmu asymilowanego, prawdopodobnie w związku ze spadkiem ilości energii traconej na zdobywanie pokarmu. Ciekawe przy tym, że współczynnik K_2 rośnie wyłącznie dzięki produkcji jaj, u młodych osobników nie zależy od stężenia pokarmu i jest praktycznie stały. W zasadzie podobne są wyniki Gallovskej (1963): ze wzrostem stężenia pokarmu spada A/C , rośnie K_2 i początkowo rośnie K_1 (fig. 6). Wyniki obu tych prac są niewątpliwie bardzo ciekawe, mają jednak zasadniczą wadę, że trudno je zastosować do sytuacji naturalnych z kilku zasadniczych względów. W warunkach naturalnych inna jest koncentracja pokarmu, inny i bardziej zróżnicowany jego skład. Ważna jest również kwestia wybiórczości pokarmowej oraz wartości pokarmowej różnych komponentów.

Wiemy już obecnie (Nauwerck 1963, Gliwicz, materiały niepublikowane), że filtratory planktonowe odżywiają się tylko pewną, niewielką frakcją biosestonu: drobnymi glonami i bakteriami o stosunkowo bardzo niskiej biomacie, natomiast stosunkowo bardzo wysokiej, ale trudnej do oceny produkcji. Wiemy też, że gatunki glonów stosowane najczęściej jako pokarm w doświadczeniach laboratoryjnych (*Chlorella* i *Scenedesmus*) są bardzo trudno trawione (Rusina 1956, Sorokin i Meškov 1959, Erman 1962, Kajak i Warda 1968).

Prawie nic nie wiemy o ilości rzeczywistego pokarmu konsumentów w naturze, jego wybiórczości i przebiegu wyżej wspomnianych wskaźników w warunkach naturalnych. Na uwagę i poparcie zasługują badania nad tą sprawą. Tak np. Lebedev (wg Vinberga i Koblenck-Miške 1966) stwierdził wysoki stopień dodatniej korelacji biomasy fitoplanktonu i współczynnika K_2 — wykorzystania asymilowanego pokarmu na produkcję netto u filtratorów planktonowych (fig. 7). Jest to zgodne z niektórymi z wyżej omówionych wyników laboratoryjnych: pozytywną korelacją K_2 i stężenia pokarmu.

Zagadnienie to jest bardzo istotne i ciekawe będzie sprawdzenie, czy przytoczone wyniki stanowią ogólniejszą prawidłowość. Jak wiemy, nie ma w całych zespołach planktonu słodkowodnego form, które mogą się odżywiać dużymi formami fitoplanktonu. Dlatego są one odkładane na

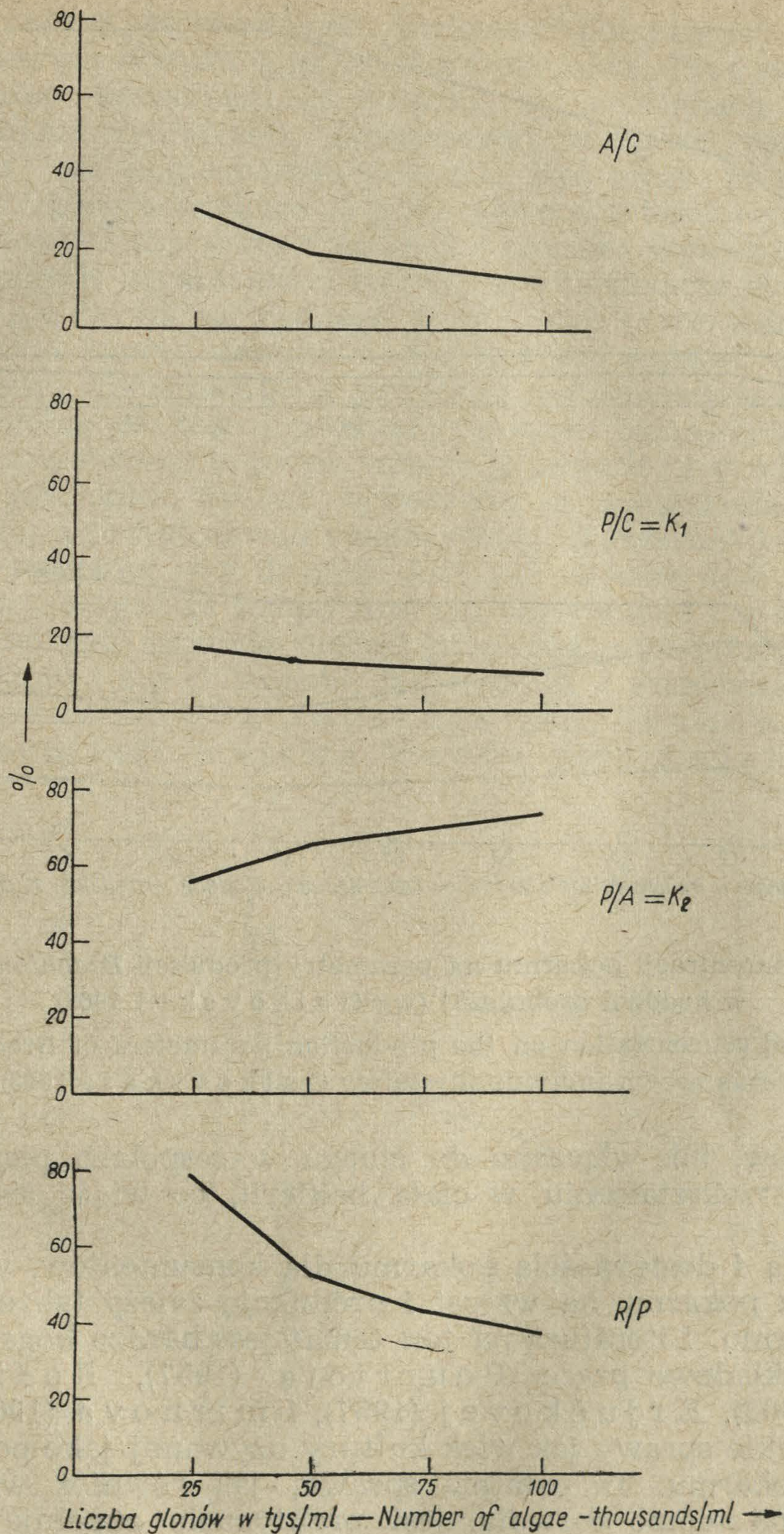


Fig. 5. Zależność wskaźników produkcji od stężenia pokarmu u *Daphnia pulex* w ciągu 40 dni rozwoju (wg Richman 1958)

A — asymilacja pokarmu, C — konsumpcja pokarmu, P — produkcja netto, R — metabolizm

Dependence of the parameters of production of *Daphnia pulex* on the concentration of food during 40 days of development (after Richman 1958)

A — assimilation of food, C — consumption of food, P — net production, R — respiration

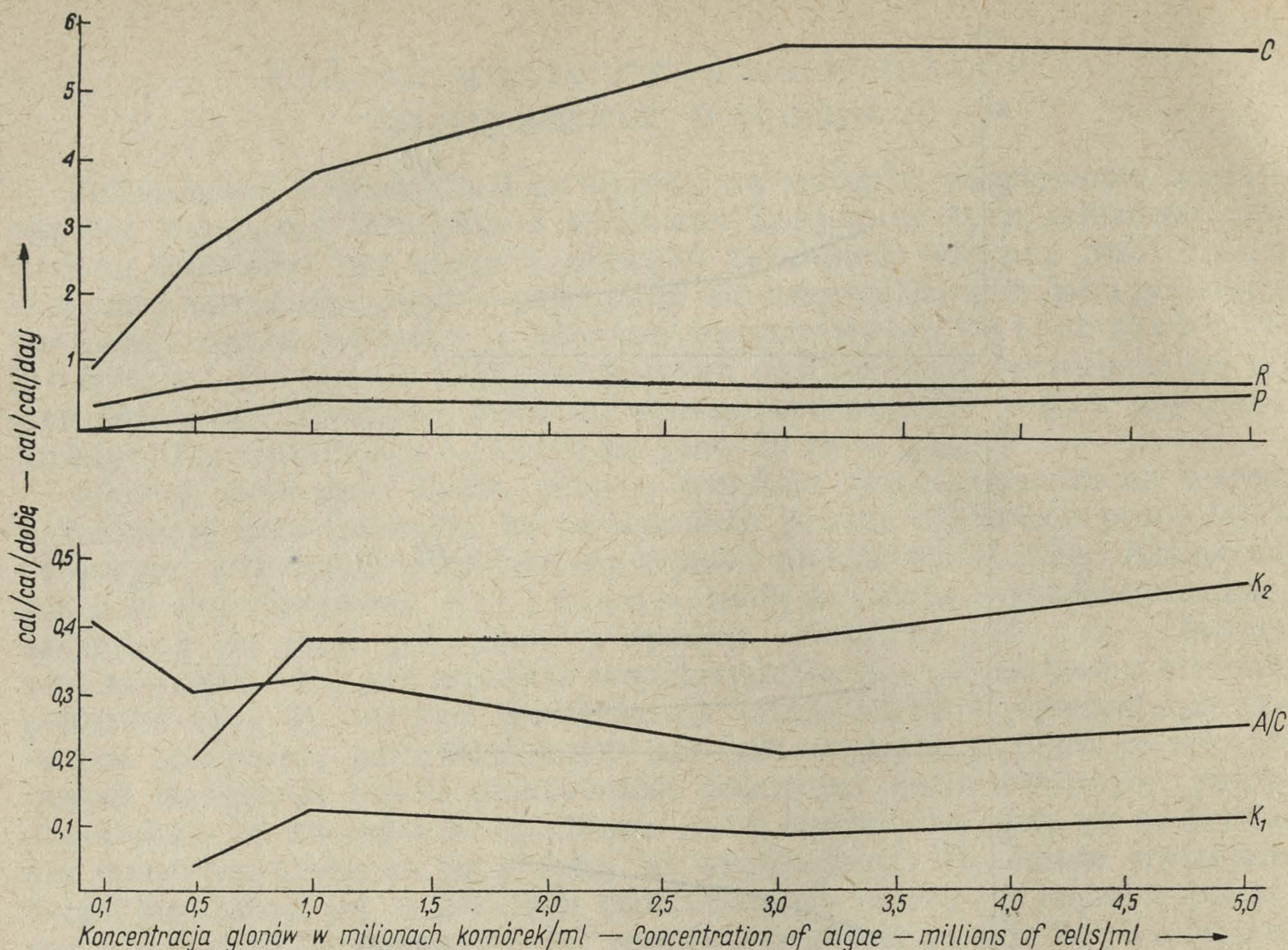


Fig. 6. Wpływ koncentracji pokarmu na parametry produkcji *Brachionus calyciflorus* w hodowli osobniczej (wg G a l k o v s k e j 1963)

Influence of food concentration on the production parameters of *Brachionus calyciflorus* grown individually (after G a l k o v s k a j a 1963)

dnie zbiorników, lub włączane do obiegu w zespołach planktonowych, jednakże po przekształceniu w ciała bakterii, co wiąże się z ogromną stratą energii.

Poza ilością i dostępnością pokarmu dla konsumentów, współczynnik wykorzystania pokarmu na wzrost i produkcję zależy także od wartości i składu pokarmu. Literatura na ten temat jest bardzo bogata, wspomnę tu tylko przykładowo prace Pourriota (1957), Rodiny (1957), Ermana (1962), Krjučkovej (1967), Smirnova (1967) itd. Ważne są nawet takie sprawy jak wiek kultury używanej jako pokarm, a także zmiany pokarmu. Ta ostatnia sprawa, jak również wpływ zmian temperatury na tempo rozwoju, jest praktycznie zupełnie niezbadana, a niewątpliwie w przyrodzie bardzo istotna. Na ogół badany jest tylko wpływ określonej intensywności danego czynnika na interesujące nas zjawiska, z pominięciem roli zmian tego czynnika.

Bardzo istotne jest zagadnienie zależności kondycji, a w efekcie także produkcji organizmów od warunków pokarmowych i warunków środowiskowych w ogóle (Węgleńska 1964, Šulman i Kokoz 1967).

Šulman i Kokoz (1967) stwierdzili przy różnych warunkach pokarmowych bardzo różną kondycję osobników (skład chemiczny ciała), mimo tej samej produkcji netto tych osobników. Niestety autorzy ci nie badali produkcji całej populacji.

Większość wyżej wspomnianych wniosków dotyczących wybiórczości i wartości pokarmu wynika z prac laboratoryjnych. Prac nad mechanizmami stosunków konsument — pokarm w warunkach terenowych, z uwzględnieniem wybiórczości pokarmowej, wartości pokarmu, jego strawności itd. jest ciągle bardzo niewiele. Być może, że dany gatunek konsumenta dysponuje wieloma w pełni równoważącymi rodzajami pokarmu i sezonowe czy przestrzenne, jak również wynikające z oddziaływań wzajemnych organizmów, zmiany w charakterze dostępnego pokarmu mogą nie wywierać żadnego efektu, być może jednak, że mają znaczenie bardzo istotne. Jeszcze ważniejsza jest sprawa, czy zanikanie jakiegoś gatunku konsumenta z przyczyn pokarmowych (lub innych), wpłynie na ogólną obfitość i produkcję zespołu konsumentów, czy też zostanie zrekomensowane przez wzrost liczebności i produkcji innych miejscowych gatunków. Tu już wchodzimy w zagadnienia konkurencji z jednej strony, a przystosowań ewolucyjnych do warunków troficznych, kompletności zespołów — z drugiej. Jest już obecnie dość obfita literatura świadcząca o tym, że tempo rozwoju, odżywianie i w konsekwencji produkcja przebiega zupełnie inaczej przy eksperymentach z pojedynczymi osobnikami i z populacjami, jak również z zespołami organizmów o różnym zagęszczeniu (Galkovskaja 1963, Ivanova 1963, Davis i Warren 1965, Kajak i Warda 1968, Kajak, Dusoge

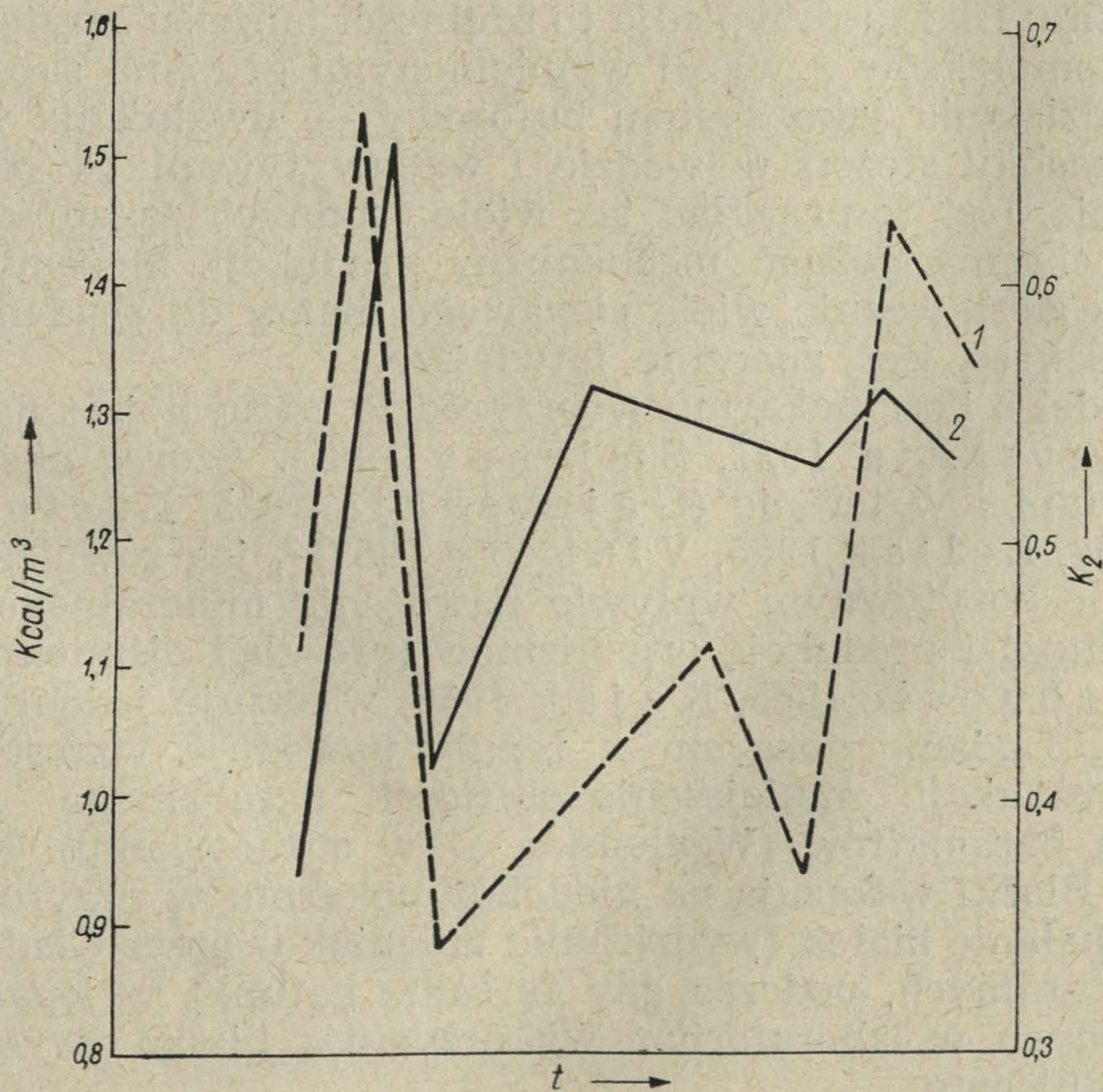


Fig. 7. Zmienność w czasie (t) biomasy fitoplanktonu (1) i współczynnika K_2 (wykorzystania pokarmu na wzrost) filtratorów zooplanktonowych (2). (Dane Lebedeva wg Vinberga i Koblen c-Miške 1966b)

Changes in time (t) of the biomass of phytoplankton (1) and the index K_2 (relation of the growth to the food assimilated) of zooplanktonic filtrators (2). (Lebedev's data after Vinberg and Koblen c-Miške 1966b)

i Stańczykowska 1968, Węgleńska, dane niepublikowane). Przykładowo można tu przytoczyć dane Galkovskiej (tab. I), aczkolwiek wydaje się, że częściej istnieje sytuacja odwrotna: pogorszenie, a nie polepszenie (jak u Galkovskiej) wyżej wymienionych wskaźników produkcji w hodowli populacyjnej, w porównaniu z osobniczą. Jak często występują różnice między hodowlą pojedynczych osobników i całych zespołów i jak są wielkie, wiemy jeszcze bardzo niewiele. W niektórych sytuacjach różnic tych w ogóle nie ma (Krjučkova 1967). Praca Krjučkovej stanowi przykład poprawnego wykorzystania wyników laboratoryjnych przy interpretacji badań terenowych. Autorka zbadła w warunkach laboratoryjnych, hodując pojedyncze osobniki, bilans energetyczny *Moina rectirostris* Leydig. Intensywność produkcji badanego gatunku w warunkach terenowych okazała się taka sama jak w laboratoryjnych, co potwierdza miarodajność tych ostatnich dla sytuacji naturalnych.

Wracając do samego czynnika troficznego trzeba jeszcze wspomnieć o rozpuszczonej substancji organicznej, która przeważnie wielokrotnie przewyższa ilość substancji organicznej w sestonie, a która w pewnych warunkach ulega koagulacji i staje się dostępna dla konsumentów (Sheldon, Evelyn i Parsons 1967). O procesach tych wiemy jednak bardzo mało. Blažka (1966 oraz dane niepublikowane) zwraca uwagę, że koncentracja białek, węglowodanów i tłuszczów w sestonie waha się w ciągu roku znacznie mniej niż produkcja pierwotna czy ilość chlorofilu; Blažka przypisuje to zdolności humusu cząsteczkowego do tworzenia kompleksów z wyżej wymienionymi grupami substancji organicznych i działania jako system buforowy — uwalniania ich do wody w okresie spadku stężeń w wodzie i wychwytywania w okresie wysokiego stężenia. Jest to przykład jak wiele trudnych zagadnień stoi przed nami, jeśli chcemy poznać mechanizmy produkcji. Możemy się jednak pocieszyć, że dostatecznie wiele ciekawego mamy do zbadania na etapie prawidłowości, co jest znacznie łatwiejsze.

Jeśli chodzi o ilość pokarmu w przyrodzie, sprawa jest daleka od jasności (Gajevskaja 1961, Smirnov 1967). Szereg eksperymentów w laboratorium i w terenie (Gajevskaja 1945, Lastockin 1949, Kajak 1964, Lellak 1965, Vinberg 1967)², jak również bogate piśmiennictwo o pozytywnym wpływie nawożenia mineralnego i organicznego na obfitość i produkcję organizmów (przegląd piśmiennictwa Vinberg i Lachnovič 1965, Kajak 1966) wskazuje jednak, że jest ona ograniczona. Dodanie pokarmu z reguły powoduje wzrost liczebności, płodności, produkcji, zmniejszenie obfitości naturalnego pokarmu — spadek tych parametrów (Węgleńska — w opracowaniu). Eksperymentalne prace Blažki wskazują na niedobór pokarmu w przyrodzie; świadczy o tym spalanie białek (wydzielanie amoniaku) przez *Cladocera* w warunkach naturalnych, podczas gdy te same gatunki w lepszych warunkach troficznych w laboratorium wykorzystują białka wyłącznie jako materiał budulcowy.

Oczywiście mówiąc o limitującym działaniu pokarmu mam na myśli pokarm „dostępny”. Wiadomo bowiem, że w większości ekosystemów wodnych gromadzą się złoża osadów dennych, co jest efektem niepełności wykorzystania zasobów troficznych.

² W pracy obliczono, że cała woda w warstwie zasiedlonej przez zooplankton jest przezeń odfiltrowywana w ciągu doby, a więc środowisko pelagialne jest przeszukiwane pod kątem wykorzystania pokarmu z ogromną intensywnością.

C. Eksperymentalne oddziaływanie na produkcję

Zagadnienie wykorzystywania zasobów troficznych wchodzi już w zakres trzeciego punktu, na którym chciałem się zatrzymać — eksperymentalnych oddziaływań na produkcję w warunkach naturalnych. Eksperymenty terenowe, chociaż niekiedy krytykowane jako niepowtarzalne, mają kolosalną wyższość nad laboratoryjnymi, które z kolei cierpią na nierealność w odniesieniu do warunków naturalnych (Reynolds 1964). Przykładowo można tu wymienić: działanie drapieżców, introdukcję bądź aklimatyzację nowych gatunków, meliorację środowiska i przekształcanie środowiska przez gatunki dominujące. Jeśli chodzi o działanie drapieżców na produkcję, może być ono negatywne, jeśli wyżerany jest zbyt duży procent ofiar, może być jednak pozytywne, gdy wyżerany jest tylko pewien ich nadmiar, co osłabia bądź likwiduje konkurencję, poprawia warunki pokarmowe, odmładza populację i w efekcie intensyfikuje produkcję. Trzeba jeszcze zwrócić uwagę i na to, że często drapieżca może być elementem pozytywnym z punktu widzenia innych składników ekosystemu, nawet w sensie pokarmowym, ponieważ jest dostępny jako pokarm dla wyższych poziomów troficznych, podczas gdy drobne formy, którymi się odżywiał, nie były dostępne.

Introdukcja i aklimatyzacja nowych gatunków bardzo intensywnie rozwijana w ZSRR (Karpevič 1967) ma niewątpliwie sens wtedy, gdy gatunki te odżywiają się pokarmem nie wykorzystywanym przez formy miejscowe. Na przykład w wielu naszych zbiornikach prawdopodobnie może być celowa introdukcja detrytożerców dennych.

Melioracja środowiska jest zagadnieniem bardzo szerokim; mogą tu wchodzić w grę takie sprawy jak usuwanie hypolimnionu czy stymulowanie miksji, zmiany poziomu wody, podgrzewanie wód, nawożenie itd. Prześledzenie wpływu na produkcję tych czynników wydaje się szczególnie istotne, gdyż po pierwsze mamy możliwość śledzenia zjawiska w warunkach w pełni naturalnych, jego wpływu na cały ekosystem (Hassler 1964), po drugie zaś liczba tego typu oddziaływań na zbiorniki coraz bardziej wzrasta w związku z nasilającym się przekształcaniem przyrody przez człowieka i musimy wiedzieć, jakie to będzie miało skutki biologiczne. Jednym z najciekawszych kierunków wpływu na produkcję ekosystemu jest niewątpliwie wpływ poprzez organizmy żywe, przekształcające w silnym stopniu środowisko. Do takich można zaliczyć karpia, który, jak to wynika z badań Zakładu Gospodarki Stawowej IRS oraz szeregu innych prac — przy różnym zagęszczeniu obsady powoduje wytworzenie się różnych zespołów bentosu i planktonu i oczywiście różną produkcję tych zespołów (Wolny 1962, Hrbaček 1962, Hilbricht-Ilkowska 1964, Hrbaček i Novotná-Dvorková 1965, Wójcik-Migała 1965a, 1965b, Grygierek 1967).

Jednym z istotniejszych problemów będzie także przebadanie prawidłowości produkcji w wodach zanieczyszczonych jak również eutrofizowanych przez człowieka, w związku z nasilaniem się tych procesów oraz porównanie prawidłowości produkcji w tych zbiornikach i w zbiornikach nie podlegających takim wpływom.

Podstawowe novum kierunku produkcyjnego to ujmowanie procesu przepływu energii przez ekosystem. Zjawiska tego nie można obserwować, widzimy bowiem tylko kolejne stany, decyduje jednak ono o efektach biologicznych i gospodarczych działalności ekosystemu. Oczywiście

ocena roli danego gatunku czy zespołu w przepływie energii przez zbiornik, ocena ile energii pobiera on z poprzednich poziomów troficznych, ile rozprasza, ile może oddać do następnych poziomów, nie stanowi jeszcze panaceum na wszystko. Mogą być gatunki stanowiące stosunkowo małą pozycję w budżecie energetycznym, a decydujące np. o charakterze zespołu poprzez kształtowanie środowiska, oddziaływanie konkurencyjne itd. Stąd też bardzo istotne wydaje się uwzględnienie w całości kształcie badań produkcyjnych, oprócz wymienionego na wstępie punktu pierwszego — oceny produkcji, także dwóch pozostałych punktów — analizy przyczyn i mechanizmów decydujących o produkcji oraz badania reakcji całych ekosystemów na stosowane zabiegi.

Piśmiennictwo

- Backiel, T. 1967 — Szkic o metodach obliczania produkcji ryb — *Ekol. Pol. B*, 13: 197—211.
- Blažka, P. 1966 — Metabolism of natural and cultured populations of *Daphnia* related to secondary production — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 16: 380—385.
- Cushing, D. H. 1964 — The work of grazing in the sea — (Grazing in terrestrial and marine environments) — Oxford, 207—225 pp.
- Čmyr, B. D. 1967 — Radiouglerodnyj metod opredelenija produkcii zooplanktona v estestvennoj populacii — *Dokl. AN SSSR*, 173: 201—203.
- Davis, G. E., Warren, Ch. E. 1965 — Trophic relations of a sculpin in laboratory stream communities — *J. Wildlife Mgmt.* 29: 846—871.
- Elster, H. J. 1963 — Die Stoffwechselfynamik der Binnengewässer — *Verh. Dtsch. zool. Ges. (München)* 57: 335—387.
- Erman, L. A. 1962 — Pitanie i rozmnoženie planktonnych kolovratok *Brachionus calyciflorus* Pall. v massovych kulturach — *Dokl. AN SSSR* 144: 926—929.
- Gajevskaja, N. S. 1945 — Opyt ustanovlenija kormovogo koeficienta vodoroslevogo korma dlja *Daphnia magna* v polevych uslovijach — *Zool. Ž.* 14.
- Gajevskaja, N. S. 1961 — Nouvelles methodes pour l'etude de l'alimentation des animaux aquatiques et quelques resultats de leurs application — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 14: 999—1008.
- Galkovskaja, G. A. 1963 — Ob ispolzovanii pišči i ob uslovijach maksimalnogo vychoda produkcii kolovratki *Brachionus calyciflorus* Pallas — *Zool. Ž.* 4: 506—512.
- Greze, V. H. 1967 — Tempy produkcii v populacijach pelagičeskich *Copepoda* Bajkala (Krugovorot veščestva i energii v ozernych vodoemach) — Moskva, 182—191.
- Grygierek, E. 1967 — Formation of fish pond biocenosis exemplified by planktonic Crustaceans — *Ekol. Pol. A*, 15: 156—181.
- Hasler, A. D. 1964 — Experimental limnology — *Bio-Science*, 14: 36—38.
- Hillbricht-Ilkowska, A. 1964 — The influence of the fish population on the biocenosis of a pond using Rotifera fauna as an illustration — *Ekol. Pol. A*, 12: 453—503.
- Hillbricht-Ilkowska, A., Patalas, K. 1967 — Metody oceny produkcji i biomasy oraz niektóre problemy metodyki ilościowej zooplanktonu — *Ekol. Pol. B*, 13: 140—172.
- Hrbaček, J. 1962 — Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock — *Rozpr. Čsl. Akad. Véd. Umění*, 72: 1—116.
- Hrbaček, J. Novotná-Dvoráková, M. 1965 — Plankton of four back-waters related to their size and fish stock — *Rozpr. Čsl. Akad. Véd. Umění*, 75: 1—65.

- Ivanova, M. B. 1963 — Rost i rozmnozenie *Eucyclops serrulatus* (Fish) v akvarialnych uslovijach pri razlichnoj aktivnoj reakcii s'redy — Dokl. AN SSSR, 153: 936—939.
- Kajak, Z. 1964 — Remarks on conditions influencing the appearance of new generations of *Tendipedidae* larvae — Ekol. Pol. A, 12: 174—183.
- Kajak, Z. 1966 — Obfitość i produkcja bentosu oraz czynniki na nią wpływające — Zesz. probl. „Kosmosu”, 13: 69—92.
- Kajak, Z. 1967 — Uwagi w sprawie metod badania produkcji bentosu — Ekol. Pol. B, 13: 174—195.
- Kajak, Z., Dusoge, K., Stańczykowska, A. 1968 — Influence of mutual relations of organisms (especially *Chironomidae*) in natural benthic communities, on their abundance — Ann. zool. Fenn. 5.
- Kajak, Z., Warda, J. 1968 — Feeding of benthic non-predatory *Chironomidae* in lakes — Ann. zool. Fenn. 5.
- Karpevič, A. F. 1967 — Razvitie rabot po aklimatizacii vodnych organizmov v SSSR — Vopr. Ichtiol. 7: 927—943.
- Krjučkova, N. M. 1967 — Ispolzovanije pišči na rost *Moina rectirostris* Leydig — Zool. Ž. 46: 1030—1036.
- Lastočkin, D. A. 1949 — Biocenozy sapropelej v ich vzaimootnošenii s sapropelevoj sredoj — Trudy Lab. saprop. Otlož. 3: 7—28.
- Lellak, J. 1965 — The food supply as a factor regulating the population dynamics of bottom animals — Mitt. int. Vereinig. Limnol. 13: 128—138.
- Mann, K. H. 1964 — The pattern of energy flow in the fish and invertebrate fauna of the river Thames — Verh. int. Vereinig. Limnol. 15: 223—241.
- Nauwerck, A. 1963 — Die Beziehungen zwischen Zooplankton and Phytoplankton in See Erken — Symbolae bot. Uppsal. 17: 1—163.
- 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.
- Odum, H. T. 1962 — Relationship between structure and function in the ecosystem — Jap. J. Ecol. 12: 108—118.
- Odum, H. T. 1963 — Podstawy ekologii — Warszawa, 560 pp.
- Ostapenja, A. P., Sergeev, A. I. 1963 — Kalorijnost' suchogo veščestva kormovyh vodnych bespozvonočnych — Vopr. Ichtiol. 3.
- Pečen', G. A. 1965 — Produkcija vestvistousych rakoobraznych ozernogo zooplanktona — Gidrob. Ž. 1: 19—26.
- Petipa, P. S. 1966 — Ob energetičeskom balanse u *Calanus helgolandicus* (Claus) v Černom More (Fizjologija morskich organizmov) — Moskva, 60—81 pp.
- Petipa, P. S. 1967 — Ob effektivnosti ispolzovanija energii v pelagičeskich ekosistemach Černogo Morja (Struktura i dinamika vodnych soobščestv i populacij) — Kiev, 44—65 pp.
- Petrusewicz, K. 1966 — Niektóre pojęcia w badaniach produktywności wtórnej — Kosmos, B, 15: 581—599.
- Philipson, J. 1967 — Ecological energetics — London and Beccles, 57 pp.
- Pourriot, R. 1957 — Influence de la nourriture sur l'apparition des femelles micrétiques cher deux especes et une variete de *Brachionus* (Rotiferes) — Hydrobiologia, 9.
- Reynoldson, T. B. 1964 — Evidence for intraspecific competition in field populations of Triclads — Suppl. to J. of Ecol. 52 and J. of Animal Ecol. 33; Jubilea Symp. Suppl. 187—201.

- Richman, S. 1958 — The transformation of energy by *Daphnia pulex* — Ecol. Monogr. 28: 273—291.
- Rodina, A. G. 1957 — Vozmožnost' ispolzovanija metoda mečenyh atomov dla rešenija voprosa o vybornosti pišči u vodnyh životnyh — Zool. Ž. 36: 337—343.
- Rusina, O. H. 1956 — Usvoenie otmeršich vodoroslej i dafnij ličinkami *Chironomus dorsalis* — Vopr. Ichtiol. 6: 165—173.
- Sheldon, R. W., Evelyn, T. P. T., Parsons, T. R. 1967 — On the occurrence and formation of small particles in sea water — Limnol. Oceanogr. 12: 367—382.
- Sitaramaiah, R. 1967 — Community metabolism in a tropical freshwater pond — Hydrobiologia, 29: 93—112.
- Slobodkin, L. B. 1962 — Energy in animal ecology (Advances in ecological research) — London — New York, 69—101 pp.
- Smirnov, N. N. 1967 — O značenii vidovoj specifiki v gidrobiologičeskich issledovanijach (Ekologo-fizjologičeskie voprosy gidrobiologii) — Moskva.
- Sorokin, J. I., Meškov, A. N. 1959 — O primenenii radioaktivnogo izotopa ugleroda dla izučenija pitanija vodnyh bespozvonočnyh — Trudy Inst. Biol. Vodochr. 2/5: 8—14.
- Šulman, G. E., Kokoz, L. 1967 — Ob obespečenosti piščeju Azovskoj i Černomorskoj ras Evropejskogo Ančousa — *Engraulis encrasicolus* (L.) — Dokl. AN SSSR, 172: 1427—1429.
- Teal, J. M. 1957 — Community metabolism in a temperature cold spring — Ecol. Monogr. 27: 283—302.
- Vinberg, G. G. 1962 — Energetičeskij princip izučenija trofičeskich svjazej i produktivnosti ekologičeskich sistem — Zool. Ž. 41.
- Vinberg, G. G. 1964 — Puti količestvennogo izučenija potreblenija i usvojenija pišči vodnymi životnymi — Ž. obšč. Biol. 25: 254—266.
- Vinberg, G. G. 1966 — Skorost' rosta i intensivnost' obmena u životnyh — Usp. sovr. Biol. 61: 274—293.
- Vinberg, G. G. 1967 — Osobennosti vodnyh ekologičeskich sistem — Ž. obšč. Biol. 28: 538—545.
- Vinberg, G. G., Anisimov, S. I. 1966 — Matematičeskaja model' vodnoj ekosistemy (Fotosintezirujuščie sistemy vysokoj produktivnosti) — Moskva, 213—223 pp.
- Vinberg, G. G., Koblenc-Miške, O. I. 1966a — Problemy pervičnoj produkcii vodoemov (Ekologija vodnyh organizmov) — Moskva, 50—62 pp.
- Vinberg, G. G., Koblenc-Miške, O. I. 1966b — Obzor simpozjuma „Pervičnaja produkcija i produkcija vodnyh životnyh“. Metody izučenija i rezultaty ich primenenija (Ekologija vodnyh organizmov) — Moskva, 168—186 pp.
- Vinberg, G. G., Lachnovič, V. P. 1965 — Udobrenie prudov — Moskva, 271 pp.
- Vinberg, G. G., Pečen', G. A., Šuškina, E. A. 1965 — Produkcija planktonnyh rakoobraznyh v trech ozerach različnogo tipa — Zool. Ž. 5: 676—687.
- Węgleńska, T. 1964 — Variation of incidence, size and fertility of plankton in space and time — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 12: 385—391.
- Wolny, P. 1962 — Wpływ gęstości obsad na wzrost i stopień przeżycia narybku karpia — Roczn. Nauk roln. B, 81: 171—188.
- Wójcik-Migała, I. 1965a — Wpływ dwuletniego zalewu stawów na faunę denną — Roczn. Nauk roln. B, 86: 215—227.
- Wójcik-Migała, I. 1965b — Wpływ narybku karpia na dynamikę fauny dennej — Roczn. Nauk roln. B, 86: 231—249.
- Zajka, V. E., Malovickaja, L. M. 1967 — Charakteristika izmenčivosti udelnoj produktivnosti u nekotorych populacii zooplanktona (Struktura i dinamika vodnyh soobščestv i populacii) — Kiev, 86—94 pp.

Remarks on the present state and requirements of research on secondary production in freshwater ecosystems

Summary

The aim of the paper was to present a review of current achievements, the prospects for and difficulties in research on production in hydrobiology. Attention was drawn to important achievements relating to methods of evaluating secondary production: many new methods based on different principles, making mutual comparison possible, and attempts at correlating biomass and production. Emphasis was also laid on the necessity for continuing the search for production parameters (rate of development, fecundity etc.) under natural conditions. The results of laboratory investigations, while undoubtedly essential and frequently irreplaceable, should be compared with field data, since we still know too little of the influence exerted by variations in conditions and their differences, food preferences, density of organisms etc. on production.

Examples were considered of differences in effectiveness of production of different food levels in bodies of water of different types, and the need for such research indicated. It would appear particularly important to analyze the effect of mutual relationships within population and biocenosis on production. These matters are considerably simplified in laboratory investigations.

Many data point to the limiting significance of the trophic factor in nature. Much attention has recently been paid to analyses of dissolved organic substance and its possible role as food.

The great importance was emphasised of analyses of production in ecosystems subjected as a whole to external influences, intended or otherwise (eutrophisation, warming of water, removal of hypolimnion water in lakes, introduction of large fish stocks etc.). Analysis of such situations would make it possible to understand the reaction of the whole ecosystem which cannot be foreseen on the basis of investigations of sections only of the ecosystem.