

ZBIGNIEW MACIEJ GLIWICZ
Katedra Hydrobiologii UW
Warszawa

Wykorzystanie produkcji pierwotnej przez konsumentów planktonowych w zależności od długości łańcucha pokarmowego

Przed wszystkim chciałbym trochę zawęzić temat zastrzegając się, że pominię całkowicie sprawy drapieżnictwa i ograniczę się do zagadnienia wykorzystywania produkcji pierwotnej pelagialu zbiorników wodnych przez planktonowych konsumentów I rzędu.

Praktycznie, przynajmniej w przypadku ekosystemów słodkowodnych, do zespołu konsumentów I rzędu zaliczymy prawie wszystkie zwierzęta planktonowe — pierwotniaki, wrotki, skorupiaki i larwalne stadia innych grup systematycznych. Nieliczne gatunki drapieżne nie są w zasadzie drapieżnikami obligatoryjnymi i w znacznym stopniu wykorzystują nie zwierzęce komponenty sestonu, dlatego cały zespół zooplanktonu jeziornego można traktować jako zespół konsumentów I rzędu.

Nasuwa się zatem pytanie: dlaczego ma być mowa o różnej długości łańcucha pokarmowego, skoro pomijamy sprawy drapieżnictwa i skoro rozpatrujemy wykorzystywanie produkcji pierwotnej przez konsumentów I rzędu, a więc zgodnie z klasycznymi schematami dwa sąsiednie ogniwą tego łańcucha, czy dwa kolejne piętra troficzne: producent — konsument I rzędu, fitoplankton — zooplankton.

Odpowiedź na to pytanie jest dość prosta. Wbrew klasycznym schematom łańcuchów pokarmowych już od dość dawna zwracano uwagę na to, że glony planktonowe nie są jedynym pokarmem zwierząt planktonowych, których większość odławia z wody cząstki pokarmu bez aktywnej wybiórczości, bowiem mechanizm tego odławiania polega na automatycznej filtracji, jak to ma miejsce u skorupiaków, czy automatycznej sedymentacji, jak u wrotków. Odławiane są więc cząstki pokarmu bez względu na to, czy są one żywymi komórkami glonów, bakterii, czy też cząstkami martwej materii organicznej — tryptonu.

Na pokarmowe znaczenie bakterii i tryptonu dla planktonowych filtratorów i sedymentatorów zwracało uwagę wielu badaczy, od Naumanna (1918, 1921, 1923) poczynając. Udowodnili oni, że wrotki i skorupiaki planktonowe mogą nie tylko zjadać komórki bakterii i cząstki tryptonu, ale również z powodzeniem je przyswajać. Kilku badaczy (np. Manuilova 1958, 1962) stwierdziło nawet, że dla pewnych gatunków skorupiaków bakterie i trypton mogą być pokarmem całkowicie wystarczającym dla normalnego rozwoju i to w koncentracjach wcale nie przewyższających koncentracji spotykanych w warunkach naturalnych.

Badania te wykazały więc niezbicie, że bakterie i martwa materia organiczna mogą być świetnie wykorzystane jako pokarm przez zwierzęta planktonowe. Brakowało jednak ciągle dowodu na to, że w rzeczywistości, w naturalnym środowisku zooplankton je wykorzystuje, i jeśli tak, to jaką stanowią część jego pokarmu.

Był to problem tym bardziej istotny, że analizy zawartości przewodów pokarmowych zwierząt odłowionych ze środowiska wykazują niezmiennie tylko obecność komórek roślinnych w przewodach, prawdopodobnie dlatego, że jedynie te komórki dają się zidentyfikować w zmacerowanej treści jelita czy żołądka.

Ponadto rozpoczęte jeszcze przez Harveya w 1933—1934 r. badania nad korelacją liczebności fito- i zooplanktonu znalazły szerokie rzesze zwolenników, którym najczęściej udawało się stwierdzić, że korelacja ta realizuje się jako korelacja odwrotna. Interpretowano to za Harveyem jako dowód intensywnego wyżywania fitoplanktonu przez zooplankton. W związku z tym nadal obowiązywały tradycyjne schematy łańcuchów pokarmowych — zooplankton pozostawał zespołem konsumentów I rzędu, zespołem roślinożerców.

Pierwszą pracą o trochę wywrotowym charakterze była publikacja Nauwercka (1963). Autor ten wykorzystał dawne spostrzeżenia planktonologów (m. in. Naumanna 1918, 1921, 1923 i Edmondsona 1957), z których wynika, że dla planktonowych filtratorów i sedymentatorów duże formy fitoplanktonu (większość sinic, okrzemek, bruzdnic) nie są jako pokarm dostępne i, że wykorzystane jako pokarm mogą być tylko formy drobne — tzw. nannofitoplankton. Nauwerck analizował produkcję drobnych glonów nannoplanktonowych i porównał ją z zapotrzebowaniem pokarmowym całego zespołu zooplanktonu, które wyliczył na podstawie pomiarów respirometrycznych metabolizmu tego zespołu.

Okazało się, że produkcja tych drobnych glonów jest o wiele za mała, by pokryć zapotrzebowanie pokarmowe zooplanktonu, nawet przy założeniu, że wszystkie drobne glony są zjadane i przyswajane w 100%. Wniosek był zatem oczywisty. Podstawową bazę pokarmową zooplanktonu stanowią nie fitoplankton, ale pozostałe komponenty organicznej frakcji sestonu — bakterie i martwa materia organiczna.

Wyniki badań Nauwercka udało się potwierdzić zupełnie inną metodą na materiałach z jezior mazurskich (Gliwicz 1968). Metoda ta polegała na równoległej ekspozycji in situ jeziora wody jeziornej z aktywnym, pobierającym pokarm zooplanktonem i wody jeziornej z zooplanktonem inaktywowanym, nie pobierającym pokarmu. Po określonym czasie ekspozycji wody w przezroczystych pojemnikach zamykających tę wodę automatycznie w chwili rozpoczęcia ekspozycji na określonej głębokości, wyliczano objętość fitoplanktonu, bakterii i tryptonu w obu wariantach. Różnica w objętości tych elementów w wariancie kontrolnym i wariancie eksperymentalnym mogła być interpretowana jako racja pokarmowa całego zespołu zooplanktonu. Znając objętość zjedzonych glonów, bakterii i tryptonu, można było obliczyć (w procentach) udział tych elementów w racji pokarmowej.

Okazało się, że w eutroficznym Jeziorze Mikołajskim głównym składnikiem pokarmu zooplanktonu są bakterie. Stanowią one 70—85% objętości całego pokarmu. Na trypton przypada 10—20%, a na fitoplankton tylko 5—15%.

Oczywiście można podać w wątpliwość, czy w rzeczywistości w takich właśnie procentach glony, bakterie i trypton wykorzystywane były przez zooplankton z energetycznego punktu widzenia, bowiem, po pierwsze, nie wiadomo, ile kalorii przypada na jednostkę objętości każdego z tych elementów, po drugie, trudno osądzić, czy zbliżony, czy różny jest stopień ich przyswajania przez zwierzęta.

Wiadomo jednak, że kaloryczność glonów i bakterii jest dość podobna, może tylko trypton ma kaloryczność istotnie mniejszą. Z drugiej strony trudno przypuszczać, że bardzo odmienny jest stopień przyswajania tych trzech rodzajów pokarmu.

Można więc stwierdzić, że przepływ energii od ogniwa, czy poziomu producentów, do poziomu konsumentów I, nie jest zupełnie bezpośredni, że stosunkowo niewielka tylko część energii związanej w procesie foto-

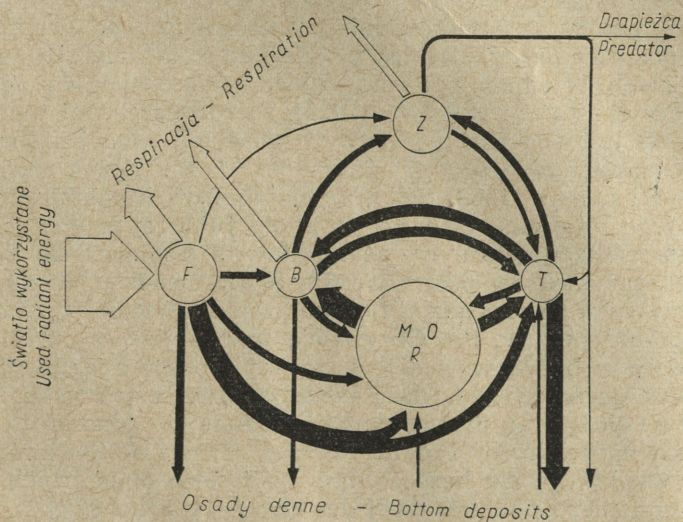


Fig. 1. Schemat dróg przepływu energii pomiędzy poziomem producentów i konsumentów planktonowych w pelagialu jeziornym

Objaśnienia w tekście

Plan of channels of energy flow between the level of producers and plankton consumers in a lake pelagial

The areas of the circles symbolize the amount of energy present in a given trophic level, or rather in some components of the seston — in phytoplankton (F), zooplankton (Z), bacteria (B), trypton (T) — dead particular organic matter in suspension, and in dissolved dead organic matter (MOR). Breadth of arrows symbolized the amount of energy which flows between components of the seston in a given time. Shaded arrows — chemically combined energy, unshaded arrows — energy in a different form: proportions between sizes of different areas and breadths of different arrows are only partly based on concrete materials

syntezy dociera do zwierząt bezpośrednio w postaci związków organicznych żywych komórek roślinnych, i że wobec tego znacznie większa część tej energii przepływa do konsumentów drogą okrężną, poprzez dodatkowe ogniwa.

Na załączonym schemacie (fig. 1) starałem się uwzględnić wszystkie główne drogi, którymi energia związana chemicznie może przedostać się do konsumentów I. Nazwa ta nie wydaje się zresztą w tym przypadku szczęśliwa, ze względu na te właśnie pośrednie ogniwa. Kojarzy się w zasadzie z roślinożercami, do których trudno w tej sytuacji zaliczyć zwierzęta planktonowe.

W schemacie tym obowiązują symbole Odumowsko-Tealowskie, to znaczy powierzchnie kół symbolizują pewną ilość energii znajdującej się na danym poziomie troficznym, czy raczej w jakimś komponencie sestonu — w fitoplanktonie (*F*), w zooplanktonie (*Z*), w bakteriach (*B*), w tryptonie (*T*), a więc martwej materii organicznej w postaci zawiesiny cząstek, i w martwej materii organicznej rozpuszczonej (*MOR*).

Natomiast szerokość strzałek symbolizuje tę ilość energii, która przepływa pomiędzy dwoma komponentami sestonu w jakimś określonym czasie (strzałki zaciemnione — to energia związana chemicznie, strzałki niezaciemnione — to energia w innej postaci).

Proporcje pomiędzy wielkościami poszczególnych powierzchni i szerokościami poszczególnych strzałek są tylko częściowo oparte na konkretnych materiałach. Wiadomo np. z prac takich badaczy, jak *K r o g h* i *L a n g e* (1931), czy *B i r g e* i *J u d a y* (1926), że rozpuszczonej materii organicznej (*MOR*) jest w wodach jeziornych znacznie więcej niż materii organicznej w postaci zawiesiny (*F + Z + B + T*). Można również przyjąć sugestię *E l s t e r a* (1963, 1965), że metabolizm fitoplanktonu stanowi około 40% jego produkcji brutto i, że około 10% tej produkcji usuwane jest w postaci rozpuszczalnych asymilatów z komórek do środowiska (*MOR*). Z eksperymentów pokarmowych przeprowadzonych na jeziorach mazurskich wynika z kolei udział fitoplanktonu, bakterii i tryptonu w pokarmie zooplanktonu itd., itd. Oczywiście trudno jeszcze określić, z jaką intensywnością zachodzą w wodzie jeziornej procesy koagulacji rozpuszczonej materii organicznej w duże konglomeraty, czy cząstki, *B a y l o r* i *S u t c l i f e* (1963) oraz inni stwierdzili jednak, że procesy te zachodzą w warunkach naturalnych. Trudno również stwierdzić, ile związków organicznych wypłukuje się bezpośrednio ze świeżo obumarłych komórek glonów, a ile dopiero po częściowej destrukcji tych komórek.

Nie jest to jednak najważniejsze, ponieważ nie zamierzam tu ocenić, jaka część energii przepływa od fitoplanktonu do zooplanktonu każdą z możliwych dróg, ale raczej wskazać na różne kombinacje tych dróg i zatrzymać się przy zagadnieniu poruszonym w tytule, a mianowicie: od czego zależy stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez konsumentów planktonowych.

A więc wiadomo, że na skutek niedostępności dużych form fitoplanktonu dla zwierząt planktonowych tylko niewielka część produkcji pierwotnej netto może być przez zooplankton wykorzystana bezpośrednio, to znaczy zjedzona, z tym, że i z tej niewielkiej części nie wszystko zostaje przyswojone — część wraz z nieprzyswojoną masą bakterii i tryptonu wraca do wody w postaci nowych cząstek martwej materii organicznej.

Pozostała, duża część produkcji pierwotnej częściowo wypada ze strefy pelagialu w postaci opadających, żywych komórek glonów, częściowo wypłukana jest w postaci asymilatów do środowiska, częściowo dostaje się od razu do bakterii, częściowo, prawdopodobnie w największej swej części, przechodzi w stadium detrytusu — tryptonu, który z kolei częściowo wypada w postaci opadających na dno cząstek, częściowo staje się pokarmem zooplanktonu, częściowo substratem i materiałem energetycz-

nym dla bakterii, wreszcie część związków organicznych jest z niego wypłukana do środowiska i przechodzi w stan martwej materii organicznej rozpuszczonej. Z kolei rozpuszczona materia organiczna albo mechanicznie się koaguluje, albo staje się materiałem energetycznym dla bakterii. Następnie bakterie są częściowo zjadane przez zooplankton, częściowo opadają z pelagialu i opadają na dno wraz z cząstkami tryptonu, które często stanowią dla nich podłoże, częściowo, obumierając, stając się cząstkami tryptonu i wreszcie część związków organicznych wyprodukowanych przez nie dostaje się do środowiska w formie rozpuszczonych związków. Należy ponadto zwrócić uwagę na możliwość powrotu materii organicznej z dna, zarówno w postaci rozpuszczonych związków organicznych, jak też cząstek tryptonu. Ma to oczywiście miejsce przede wszystkim w czasie holomiksji, czyli całkowitej cyrkulacji wód zbiornika.

Przepływ energii pomiędzy poziomem producentów (*F*) i konsumentów (*Z*) może być zatem dość skomplikowany. Im więcej energii kieruje się na tę okreśną drogę, tym mniej energii pozostaje do wykorzystania dla zooplanktonu. Działają tu oczywiście przede wszystkim bakterie, które na skutek swego metabolizmu zwiększają entropię energii w całym układzie.

Stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton będzie więc w pierwszym rzędzie zależał od tego, jaka część produkcji netto będzie wykorzystana przez zwierzęta bezpośrednio, a jaka drogą pośrednią — poprzez dodatkowe ogniwa układu.

Zależy jest to przede wszystkim od:

1) dostępności komórek i kolonii fitoplanktonu dla zooplanktonu, a to zależy z kolei od tego, a) jaką część produkcji pierwotnej netto stanowią drobne, dające się zjeść glony, a jaką duże, niedostępne dla zooplanktonu formy, i od tego, b) czy w zespołach zooplanktonu dominują gatunki intensywniej odfiltrowujące drobne glony, czy też tak zwane mikrofiltratory, które bardziej intensywnie odfiltrowują jeszcze drobniejsze komórki bakterii;

2) stopnia przyswajania zjedzonych glonów (jeśli rozpatrujemy to pod kątem produkcji netto zooplanktonu, to też od tego, jaki jest energetyczny koszt odłowienia, trawienia i przyswajania pokarmu);

3) intensywności wypadania żywych glonów ze strefy pelagialu; energia zmagazynowana w tych opadających komórkach może trafić do zooplanktonu dopiero po częściowej redukcji w osadach w czasie najbliższego krążenia wód;

4) intensywności wydzielania asymilatów do środowiska przez żywe komórki glonów; im większe jest to wydzielanie, tym mniej zostaje do bezpośredniego skonsumowania — przynajmniej w przypadku nanoplanktonu, bo w przypadku niejadalnego fitoplanktonu sieciowego jest odwrotnie, im większe jest wydzielanie, tym więcej pozostaje w pelagialu dla bakterii i do ewentualnej koagulacji.

Stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton zależy oczywiście nie tylko od tego, czy duża część tej produkcji jest wykorzystana bezpośrednio. Będzie on również zależny od intensywności innych procesów, a mianowicie od:

1. intensywności metabolizmu mikroorganizmów; im ten metabolizm jest większy, tym mniej energii pozostaje w wiązaniach chemicznych i tym większa jest entropia układu;

2. intensywności (stopnia) przyswajania przez zwierzęta pokarmu w postaci bakterii i tryptonu;

3. intensywności działania czynników stymulujących procesy koagulacji organicznej materii rozpuszczonej;

4. tempa rozkładu tryptonu — obumarłych komórek glonów i bakterii oraz intensywności wypłukiwania z tych komórek związków organicznych (im intensywniejsze są procesy rozkładu i wypłukiwania, tym mniej materiału opada na dno jako trypton, a więcej pozostaje w pelagialu w postaci materii organicznej rozpuszczonej, z drugiej jednak strony, im te procesy są mniej intensywne, tym więcej cząstek tryptonu dostępnych dla zwierząt pozostaje do dyspozycji zooplanktonu);

5. wreszcie od intensywności sedymentacji materii organicznej, tempa jej rozkładu w osadach dennych oraz intensywności powrotu jej do pelagialu.

Najlepszym wskaźnikiem stopnia wykorzystania produkcji pierwotnej przez planktonowych konsumentów byłby stosunek:

$$\frac{\text{produkcja konsumentów planktonowych brutto}}{\text{produkcja fitoplanktonu netto}}$$

brakuje jednak w piśmiennictwie liczb, które mogłyby posłużyć dla wyliczenia tego wskaźnika. Niełatwo jest bowiem wyliczyć produkcję brutto całego zespołu zooplanktonowego (tzn. sumę produkcji netto, ekskrementów i respiracji), jak również niełatwo zmierzyć czystą produkcję fitoplanktonu. Znane są jednak nieliczne dane, z których można wyliczyć inny wskaźnik charakteryzujący stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton, ale tylko na produkcję biomasy:

$$\frac{\text{produkcja zooplanktonu netto}}{\text{produkcja fitoplanktonu netto}}$$

Wartość produkcji netto fitoplanktonu i zooplanktonu dla trzech jezior o odmiennej trofii podaje Petrovič (1961). Wyliczając z jego materiałów wartości tego wskaźnika (w %) dla wszystkich trzech jezior otrzymujemy dla oligotroficznego jeziora Narocz — 4,5%, a dla eutroficzných jezior Miastro i Batoryn odpowiednio 1,3% i 1,4%. Wartości te są prawdopodobnie zbyt wysokie, interesujący jest jednak wniosek, jaki się tu nasuwa, a mianowicie, że stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton jest znacznie większy w jeziorze oligotroficznym niż w eutroficznym.

Wydaje się to zrozumiałe w świetle badań nad udziałem drobnych, dostępnych dla zooplanktonu glonów w produkcji pierwotnej pelagialu jezior o różnej trofii (Gliwicz 1967b). Z badań tych wynika, że udział drobnych glonów w produkcji pierwotnej jest większy w oligotrofii niż w eutrofii, że zatem większa część produkcji pierwotnej może być przez zwierzęta wykorzystana bezpośrednio w jeziorach oligotroficzných niż w eutroficzných. Potwierdziły to badania nad składem pokarmu zespołów zooplanktonu w jeziorach o różnej trofii (Gliwicz 1967a) przeprowadzone wspomnianą już metodą (Gliwicz 1968). Wykazały one, że o ile w jeziorach eutroficzných w pokarmie zooplanktonu dominują zdecydowanie bakterie i trypton — do 95%, a glony stanowią zaledwie od 5 do 15% objętości całego pokarmu, to w jeziorach oligotroficzných udział bakterii i tryptonu w pokarmie jest znacznie mniejszy, a udział glonów sięga 50% objętości całego pokarmu.

Świadczy to o tym, że bezpośrednie wykorzystanie produkcji pierwotnej przez zooplankton jest większe w oligotrofii niż w eutrofii. A przecież, jak wspomniano, od tego właśnie w pierwszym rzędzie zależy stopień wykorzystania produkcji pierwotnej przez planktonowych konsumentów.

Piśmiennictwo

- Baylor, E. R., Sutcliffe, W. H. (Jr.) 1963 — Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food — *Limnol. Oceanogr.* 8: 369—371.
- Birge, E. A., Juday, Ch. 1926 — The organic content of lake water — *Proc. nat. Acad. Sci.* 12: 515—519.
- Edmondson, W. T. 1957 — Trophic relations of the zooplankton — *Trans. Amer. micr. Soc.* 76: 225—245.
- Elster, H. J. 1963 — Die Stoffwechselfynamik der Binnengewässer — *Verh. Dtsch. zool. Ges.* 1963: 335—387.
- Elster, H. J. 1965 — Absolute and relative assimilation rate in relation to phytoplankton populations — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 (Suppl.): 77—103.
- Gliwicz, Z. M. 1967a — Badania nad odżywianiem się zooplanktonu pelagicznego w jeziorach o różnej trofii — praca doktorska, Uniwersytet Warszawski, Wydz. Biol. i Nauk o Ziemi, 67 pp.
- Gliwicz, Z. M. 1967b — The contribution of nannoplankton in pelagial primary production in some lakes with varying trophy — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 15: 343—347.
- Gliwicz, Z. M. 1968 — The use of anaesthetizing substance in studies on the food habits of zooplankton communities — *Ekol. Pol. A*, 16: 279—295.
- Krogh, A., Lange, E. 1931 — Quantitative Untersuchungen über Plankton, Kolloide und gelöste organische Substanzen in dem Furesee — *Int. Rev. Hydrobiol.* 26: 20—53.
- Manuilova, E. F. 1958 — K voprosu označenií cykličnosti bakterii v rozviti vetvistoustych račkov v estestvennyh uslovijach — *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 120: 1129—1132.
- Manuilova, E. F. 1962 — Vlijanie sinozelenych vodoroslej na rozvitie zooplanktona — *Bjul. Mosk. Obšč. Isp. Prir.* 67: 128—131.
- Naumann, E. 1918 — Über die natürliche Nahrung des Limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts in Süßwasser — *Lunds Univ. Arsskr. N. F.* 14: 1—48.
- Naumann, E. 1921 — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I. Über die Technik des Nahrungserwerbs bei den Cladoceren und ihre Bedeutung für die Biologie der Gewässertypen — *Lunds Univ. Arsskr. N. F.* 17: 3—26.
- Naumann, E. 1923 — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und die Rotiferen des Limnoplanktons — *Lunds Univ. Arsskr. N. F.* 19: 3—17.
- Nauwerck, A. 1963 — Die Beziehungen Zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken — *Symb. bot. Upsaliens.* 17: 1—163.
- Petrovič, P. 1961 — Sootnošenje biomassy i produkcji zooplanktona, bakterii, fitoplanktona i makrofitov v ozerach Naroč, Mjastro i Batorin (Pervična produkcija morej i vnutrennyh vod) — *Minsk: 381—385.*

Utilization of primary production by plankton consumers depending on the length of the food chain

Summary

The author analyzes the factors which conditioning the degree to which the primary production of a lake pelagial is utilized by plankton consumers.

It was found that the degree to which this production is utilized by consumers depends mainly on (1), what part of net primary production is directly utilized by the animals and what indirectly, which may be a more complicated matter (Fig. 1.) This is conditioned in the first place by a) accessibility of phytoplankton cells and their colonies to zooplankton, and this in turn depends on a₁) what part of net primary production is formed by production of small edible algae, and what by production of large forms of net phytoplankton inaccessible to zooplankton, and on a₂) whether macrofiltrators intensively filtering small algae dominate in the zooplankton communities, or microfiltrators, which more intensively filter even smaller bacteria cells. This is also conditioned by b) the degree of assimilation of the consumed algae, c) intensivity of sinking of live algae from the pelagial zone and d) intensivity of excretion of assimilates into the habitat by live cells of algae.

The degree to which primary production is utilized by plankton consumers also depends on 2) intensivity of metabolism of bacteria, 3) degree of assimilation by animals of food in the form of bacteria and trypton, 4) intensivity of action of factors stimulating the coagulation processes of dissolved organic matter, 5) rate of trypton — dead cells of algae and bacteria — decomposition, and intensivity of washing out organic compounds from these cells, and of course on 6) intensivity of sedimentation of organic matter, rate of its decomposition in bottom deposits and intensivity of its return to the pelagial.

On the basis of this analysis, and also the somewhat scanty data in literature, a discussion is given of the degree to which primary production is utilized by zooplankton in lakes of different trophic character.