

TERESA WĘGLEŃSKA  
Instytut Ekologii PAN  
Warszawa

## Zagadnienie wpływu temperatury i pokarmu na rozwój, wzrost osobniczy i płodność zooplanktonu

### The effect of temperature and food on the development, individual growth and fertility of zooplankton

Gatunki zooplanktonowe (skorupiaki i wrotki należące do filtratorów i sedymentatorów planktonowych) dzięki dużym zdolnościom adaptacji do termicznych i troficznych warunków środowiska oraz stosunkowo krótkim okresom rozwoju osobniczego, co umożliwia występowanie szeregu pokoleń w ciągu roku, wykazują ogromną zmienność sezonową i siedliskową (zarówno międzyśrodowiskową jak i w obrębie jednego środowiska). Zmienność ta dotyczy zarówno wielkości i tempa wzrostu osobników, jak i długości rozwoju, długości życia, tempa rozmnażania i płodności.

### Wielkość i tempo wzrostu osobników

W a g l e r (1923) jako jeden z pierwszych zwrócił uwagę na różne rozmiary osiągnięte przez *Cladocera* w zbiornikach o różnej pojemności, wprowadzając pojęcie małych ras (o małej wielkości osobniczej), zasiedlających drobne zbiorniki i stawy oraz dużych ras (o dużej wielkości osobniczej), występujących w dużych i głębokich jeziorach. Podobne zróżnicowanie wielkości osobników obserwował w zespołach skorupiaków planktonowych 28 jezior pomorskich P a t a l a s (1954) stwierdzając, że np. średnie wymiary dojrzałych samic *Daphnia cucullata* Sars w zbiornikach różnych typów troficznych (od oligo- do eutroficznych) wzrastają od 0,750 do 1,500 mm. Sezonowe zmiany wielkości organizmów planktonowych opisywane są przez szereg autorów: T o n o l l i 1961, W i k t o r 1961, M a n u i l o v a 1964. W i k t o r (1961) na przykład podaje, że średnia wielkość dojrzałych osobników *Daphnia hyalina* Leydig, *D. cucullata* i *Bosmina coregonii* Baird zmienia się sezonowo na Zalewie Szczecińskim w tak dużych granicach, że obejmuje całą niemal skalę wymiarów

*Cladocera*, ustaloną przez Patalasa (1954) dla czterech typów zbiorników, od dużych i głębokich do płytkich i małych.

Wielu badaczy za podstawowy czynnik wpływający na sezonową i siedliskową zmienność wielkości i tempa wzrostu organizmów zooplanktonowych uważa temperaturę (MacArthur i Baillie 1929a i b, Coker 1933, Metzler 1957, Jacobs 1961, Kinne 1961, Hrbačková-Esslöva 1962). Hrbačková-Esslöva (1962) na przykład prowadząc obserwacje nad tempem wzrostu osobników różnych klonów *Daphnia pulex* de Geer, *D. pulicaria* Forbes, *D. curvirostris* Eylmann i *D. obtusa* Kurz. w różnych temperaturach (10, 20 i 25°C) stwierdziła, że długość ciała neonate (nowo urodzonych osobników) i względne przyrosty długości ciała osobników w poszczególnych stadiach rozwojowych są znacznie większe w temperaturze 10 i 20°C w porównaniu z temperaturą 28°C. Powyższą prawidłowość obserwowano niezależnie od klonu, wieku i wielkości form rodzicielskich. W niższych temperaturach wody osobniki wolniej rosną, lecz osiągają większe maksymalne wymiary i dojrzewają przy większych wymiarach. Na wzrost temperatury wody organizmy reagują szybszym tempem wzrostu, ale maksymalnie osiągnięte wymiary są mniejsze. Stąd zdaniem wyżej cytowanych badaczy osobniki letnich generacji zooplanktonu charakteryzują się mniejszymi względnymi przyrostami długości, w porównaniu z osobnikami generacji zimowych i wczesnowiosennych.

Z drugiej strony obserwacje terenowe szeregu badaczy (Digby 1950, Czeczuga 1960, Manuilova 1965) jednoznacznie wskazują na istnienie pozytywnej korelacji wielkości osobników z koncentracją bakterii i fitoplanktonu. Według Manuilovej (1965) w jeziorze Imielnie dojrzałe samice *Bosmina coregonii* osiągały największe wymiary (0,700 mm) przy maksymalnej koncentracji bakterii (1,7 milionów komórek/ml); spadek liczby bakterii do 0,450 milionów komórek/ml powodował zmniejszenie długości ciała osobników do 0,460 mm. W jednym z jezior arktycznych Comita (1956) obserwował występowanie dwóch generacji *Limnocalanus johanseni* Marsh. (wczesnowiosennej i letniej), różniących się znacznie rozmiarami ciała. Rozwój generacji wczesnowiosennej przypadał na okres maksymalnej koncentracji fitoplanktonu w zbiorniku, co wpłynęło na większe rozmiary ciała osiągnięte przez osobniki tej generacji w porównaniu z generacją letnią. Dunke (1960) stwierdziła dwukrotny wzrost rozmiarów osobników w populacji *Bosmina longirostris* Sars w stawach nawożonych superfosfatem i saletrą amonową, w porównaniu z osobnikami ze stawów kontrolnych nie nawożonych. Stymulujący wpływ zwiększenia koncentracji pokarmu na tempo wzrostu *Cladocera* po raz pierwszy eksperymentalnie badał Papanicolaou (1910). Jego wyniki potwierdziły późniejsze doświadczenia laboratoryjne Andersona, Lumera i Zupancica (1937) i Edmondsona (1955) na *Daphnia pulex*, Ingle'a, Wood'a i Banty (1937), Dunhama (1938), Browna, Banty i Ingle'a (1939) na *D. longispina* O.F. Müller, Andersona (1932), Andersona i Jenkinsa (1942) na *D. magna* Straus. Jedne z pierwszych ilościowych danych o zależnościach tempa wzrostu i maksymalnych rozmiarów *Cladocera* od koncentracji pokarmu można znaleźć w pracach Richmana (1958) i Halla (1964a i b). Według Richmana (1958) maksymalna wielkość *D. pulex* hodowanej w czterech koncentracjach *Chlamydomonas*

*Reinhardi* Dageard. (25, 50, 75 i 100 tys. komórek/ml) wynosiła odpowiednio: 1,9, 2,0, 2,2 i 2,3 mm, a zwiększenie się maksymalnej wielkości osobników w stosunku do ich wielkości przy najniższej koncentracji pokarmu wynosiło odpowiednio: 8,3, 16,4 i 22,3%. Analiza bilansu energetycznego przeprowadzona przez Richmana (1958) na *D. pulex* wykazała, że zwiększenie koncentracji pokarmu powoduje wzrost efektywności wykorzystania energii pokarmu asymilowanego na przyrost ciężaru ciała osobników i produkcję jaj, czyli powoduje wzrost współczynnika  $K_2$  (wskaźnik wykorzystania asymilowanego pokarmu na przyrost biomasy) z 50,0 do 70,4%. Jest to związane prawdopodobnie ze spadkiem ilości energii traconej na zdobywanie pokarmu. W zasadzie podobne wyniki analizy bilansu energetycznego uzyskali: Suščenijs (1962) na *Artemia salina* (Linnaeus), Gal'kovskaja (1963) na *Daphnia pulex* oraz Krjučkova i Sladeček (1969) na *D. obtusa*; ze wzrostem stężenia pokarmu rośnie  $K_2$  i początkowo  $K_1$  (wskaźnik wykorzystania spożytego pokarmu na przyrost biomasy).

W wielu pracach eksperymentalnych obserwowano, że nie tylko koncentracja, ale i rodzaj pokarmu ma istotny wpływ na wzrost i produkcję zooplanktonu (Pečen i Kuznecova 1966, Krjučkova 1967, Krjučkova i Sladeček 1969). Krjučkova (1967) prowadząc eksperymenty laboratoryjne nad wpływem różnego rodzaju pokarmu (*Chlorella vulgaris* Chick, *Ch. pyrenoidosa* Beyerinck i *Stichococcus bacillaris* Gay) na wzrost *Moina rectirostris* stwierdziła występowanie różnic w przyswajaniu poszczególnych gatunków glonów (odpowiednio: 95, 79 i 65%) i w związku z tym różny względny dobowy przyrost ciężaru ciała osobników, wynoszący odpowiednio: 0,32, 0,25 i 0,21. Również eksperymenty Pečen i Kuznecovej (1966) prowadzone na *D. pulex* wykazują różny stopień wykorzystania zjedzonego pokarmu na przyrost ciężaru ciała osobników w zależności od rodzaju stosowanego pokarmu. Współczynnik  $K_1$  dla *Daphnia* karmionej *Chlorella vulgaris* wynosił 22%, karmionej *Oocystis solitaria* Wittrock — 46,6%.

### Płodność i tempo rozmnażania osobników

Stosunkowo największa zmienność sezonowa i siedliskowa dotyczy tempa rozmnażania organizmów zooplanktonowych (Comita i Anderson 1959, Hall 1964a, Wright 1965) i ich płodności (Wesenberg-Lund 1904, Klein 1938, Mann 1940, Ravera 1953, 1954, Røen 1955, Ravera i Tonolli 1956, Węgleńska 1964). Jaskrawym przykładem są wyniki prac Hutchinsona (1951), który podaje, że w jeziorze Schonsee płodność *Eudiaptomus graciloides* Lilljeborg wahała się od trzech (latem) do jedenastu (wiosną) jaj na jedną samicę z jajami. Podobne wahania płodności u tego gatunku występują w jeziorze Bodensee (Elster 1954), z tym że maksymalną płodność obserwowano w okresie zimowym. Różnice w płodności pomiędzy populacjami tego samego gatunku w różnych zbiornikach są często tak duże, że na ich podstawie wyróżniano odmiany. Przykładem mogą być wyniki prac Koźmińskiego (1933) nad *Cyclops scutifer* Sars. w oligotroficznym i eutroficznym jeziorach Eurazji i Ameryki Północnej.

Poglądy na temat przyczyn zmienności tempa rozmnażania i płodności organizmów planktonowych są również podzielone. Terao i Ta-

na k a (1928), P i a t a k o v (1956), Č e r e m i s o v a (1957, 1958) i B u r g i s (1967) są zdania, że płodność zooplanktonu uzależniona jest od temperatury. Natomiast inni autorzy (L a c k 1954, G r e e n 1966) uważają, że decydującym czynnikiem jest ilość i rodzaj dostępnego pokarmu. Obserwacje terenowe M e š k o v e j (1952), M a n u i l o v e j (1948, 1950, 1955, 1958), C z e c z u g i (1959, 1960) na słodkowodnych *Calanoida* i *Cladocera*, M a r s h a l l a, N i c h o l l s a i O r r a (1934), B e k l e m i š e v a (1954), M a r s h a l l a i O r r a (1952, 1955), S t e e m a n n - N i e l s e n a (1962) na morskich *Calanoida* wskazują na istnienie korelacji płodności osobników z koncentracją bakterii i fitoplanktonu oraz stopniowego wzrostu liczby jaj w „kładkach” i liczby „kładek” w miarę wzrostu trofii zbiornika. M e š k o v a (1952) podaje, że w jeziorze Sewan płodność populacji *Daphnia longispina sewanica* Leydig występującej w pelagialu była kilka razy mniejsza od płodności populacji tego samego gatunku zasiedlającej strefę przybrzeżną, charakteryzującą się znacznie lepszymi warunkami troficznymi (głównie większą obfitością bakterii). Ogólnie lepsze warunki troficzne, warunkowane przede wszystkim większą różnorodnością łatwiej dostępnego pokarmu (oprócz glonów planktonowych — glony bentosowe i perifitonowe), zdaniem S m y l y ' e g o (1968) są przyczyną wyraźnie większej płodności populacji *Diaptomus gracilis* Sars. zasiedlających płytkie zbiorniki w porównaniu z populacjami dużych, głębokich jezior. Również eksperymenty laboratoryjne S l o b o d k i n a (1954), S l o b o d k i n a i R i c h m a n a (1956) oraz M e t z l e r a (1957) wskazują na limitujący wpływ niskich koncentracji pokarmu na produkcję jaj organizmów zooplanktonowych. Według M a n u i l o v e j (1964) ograniczenie ilości zjedanego pokarmu (czysta kultura bakterii) do połowy powodowało zmniejszenie płodności *Daphnia longispina* z 14 do 8 jaj w „kładce”, u *Simocephalus vetulus* O. F. Müller z 8 do 2 jaj, a ograniczenie ilości zjedanego pokarmu do jednej czwartej wstrzymywało całkowicie rozmnażanie osobników. W eksperymentach R i c h m a n a (1958) średnia liczba jaj wyprodukowanych przez jedną samicę *Daphnia pulex* w ciągu 40-dniowego okresu życia, ze wzrostem koncentracji glonów *Chlamydomonas Reinhardi* od 25 tys. do 100 tys. komórek/ml zwiększała się z 76,3 do 223,0. Podobnie W ę g l e ń s k a (1968) stwierdziła dla trzech gatunków *Cladocera* (*Daphnia cucullata*, *D. longispina* i *Diaphanosoma brachyurum*), że ogólna liczba jaj wyprodukowanych przez jedną samicę w ciągu 30-dniowego okresu życia, przy zwiększeniu koncentracji pokarmu (bakterie i nannoplankton) z 0,41 do 10 mg/l mokrej masy wzrastała w zależności od gatunku 6 do 8 razy. Zależność pomiędzy koncentracją pokarmu a płodnością obserwuje się tylko w określonym zakresie koncentracji pokarmu. Krzywe obrazujące tę zależność przedstawił G r e e n (1954) dla *Daphnia magna*.

Wiele interesujących informacji o wpływie rodzaju pokarmu (jego dostępności, wartości energetycznej, składu chemicznego) na płodność zooplanktonu uzyskano w eksperymentach laboratoryjnych (F r i t s h 1953, T a u b i i n n i 1966, K r j u č k o v a i S l a d e č e k 1969). T a u b i i n n i (1966) na przykład prowadząc hodowlę *Daphnia pulex* na kulturze *Chlamydomonas Reinhardi* o określonej zawartości białka (13—60% suchej masy) zaobserwowali, że płodność osobnicza badanego gatunku jest wprost proporcjonalna do zawartości białka w komórkach glonów. Podobnie F r i t s h (1953) obserwował dziesięciokrotnie większą produkcję jaj u *Daphnia* sp. po dodaniu do jej pokarmu (kultura *Chlamydomonas Reinhardi*) jednej z witamin — kwasu pantotenowego.

Są dane, że rodzaj pokarmu ma istotny wpływ na tempo rozmnażania i płodność nie tylko pojedynczych osobników, ale i całych populacji. Interesującym przykładem są eksperymentalne prace Kinga (1967) nad tempem wzrostu populacji wrotka *Euchlanis dilatata* Ehrenberg w zależności od rodzaju i koncentracji pokarmu. Trzy populacje *E. dilatata* hodowane na trzech gatunkach glonów (*Chlamydomonas Reinhardi*, *Euglena gracilis* Klebs i *E. geniculata* Duj.) charakteryzowały się specyficznymi krzywymi wzrostu i odmiennym czasem dojścia do stanu równowagi, co spowodowane było przede wszystkim różnicami w tempie rozmnażania i płodności populacji. Stwierdzono także, że w trzech badanych populacjach efektywność wykorzystania energii asymilowanego pokarmu na wzrost i rozmnażanie różniła się bardzo wyraźnie.

Płodność zooplanktonu związana jest z wielkością osobników. W jednych i tych samych warunkach większe samice mają większą liczbę jaj w „kładce”. Zależność pomiędzy długością ciała ( $l$ ) a wielkością „kładki” ( $F$ ), wyrażona w postaci funkcji:  $F = ml^k$ , gdzie  $m$  oraz  $k$  występują jako stałe współczynniki, podawana jest przez Marshalla (1949), Marshalla i Orra (1952), Davisa (1961) i Kovaleva (1968) dla morskich *Copepoda*, Margalefa (1955) oraz Raverę i Tonoliego (1956) dla słodkowodnych *Calanoida*, Greena (1954) i Dunke (1960) dla *Cladocera*. Na przykład według Kovaleva (1968) współczynnik korelacji liczby jaj w „kładce” i wielkości ciała *Oithona nana* Giesbrecht osiąga bardzo wysoką wartość 0,94. Głównym czynnikiem wpływającym na płodność organizmów planktonowych będzie zatem czynnik decydujący o rozmiarach i tempie wzrostu osobników. Przyczyny jednoczesnej zmienności wielkości i płodności organizmów planktonowych badano w doświadczeniach nad *Cladocera* i *Copepoda*, dochodząc do odmiennych wniosków. Doświadczenia Halla (1964b) wskazują jednoznacznie, że wielkość i płodność *Daphnia galeata mendotae* G. O. Sars jest proporcjonalna do koncentracji pokarmu. Natomiast Deevey (1960, 1964) i MacLaren (1963, 1965) dla kilku gatunków *Copepoda* stwierdzili również wyraźną zależność zmian tych parametrów od temperatury. Być może, że obserwowane przez wielu badaczy wiosenne maksimum płodności organizmów planktonowych występujące przy niskich temperaturach i dużej obfitości pokarmu u różnych gatunków zooplanktonu spowodowane jest odmiennymi przyczynami: niższymi temperaturami w wypadku *Copepoda* i dużymi koncentracjami pokarmu w wypadku *Cladocera*.

Tempo rozmnażania zooplanktonu określane często jako „birth rate”, wyrażone za Edmondsonem (1962) wzorem:  $B = \frac{E}{D}$ , gdzie  $E$  oznacza średnią liczbę jaj na jedną samicę, a  $D$  — długość rozwoju jaja, jest najprawdopodobniej wypadkową działania temperatury i koncentracji pokarmu (Elster 1954, 1955, Edmondson, Comita i Anderson 1962, Edmondson 1962, 1964, Wright 1965). Na przykład Edmondson, Comita i Anderson (1962) podają, że „birth rate” *Eudiaptomus sicilis* Forbes w jeziorze Lenore ze wzrostem obfitości fitoplanktonu wzrastał z 0,2 do 1,2, a współczynnik korelacji między obfitością fitoplanktonu (wyrażoną w ilościach chlorofilu) a liczbą jaj w „kładce” wynosił 0,59. Wpływ czynnika termicznego na tempo rozmnażania zooplanktonu przejawia się przede wszystkim we wpływie temperatury na długość rozwoju jaja, czyli rozwój embrionalny osobników. Jest wiele prac eksperymentalnych podających dla poszczególnych

gatunków zooplanktonu tempo rozwoju embrionalnego w zależności od temperatury (Wood i Banta 1933, Elster 1954, Čeremisova 1957, 1958, Esslova 1959, Morduchaj-Boltovskaja 1957, 1959, Malovickaja 1965). Z prac tych wynika, że między wielkością  $\frac{1}{D}$ , czyli odwrotnością długości rozwoju jaja a temperaturą istnieje zależność liniowa. Na przykład Elster (1954) podaje, że rozwój embrionalny *Eudiaptomus gracilis* w temperaturze 10°C trwa około 10 dni, przy 15°C — 4 dni, a przy 22°C około 2 dni. Tak więc wzrost temperatury o 12°C spowodował pięciokrotne skrócenie tempa rozwoju jaj. Zbliżony okres rozwoju jaj *Mixodiaptomus laciniatus* (Lilljeborg) i *Acanthodiaptomus denticornis* (Wierzejski) podaje Eichhorn (1957). Jeszcze silniej uwidacznia się omawiana zależność u *Cladocera*. Manuilova (1954) podaje, że rozwój embrionalny *Daphnia cucullata* w temperaturze 18—19°C trwa jeden dzień, a w temperaturze 14—16°C 3—4 dni. Tak więc wzrost temperatury o 4°C powoduje prawie czterokrotne skrócenie tempa rozwoju jaj.

### Tempo rozwoju i długość życia osobników

Tempo rozwoju postembrionalnego i długość życia organizmów zooplanktonowych podlega również dużej zmienności sezonowej i środowiskowej (Meškova 1952, Conover 1961, Ivanova 1961, Hrbáčková - Esslova 1966). Hrbáčková - Esslova (1966) stwierdziła, że tempo rozwoju *Daphnia pulicaria* w zbiornikach wysokogórskich jest dwukrotnie wolniejsze niż w zbiornikach nizinnych, o tych samych warunkach termicznych. Podobnie Voskresenskij i Lebedeva (1964) prowadząc w sezonie letnim eksperymentalne badania nad długością rozwoju i życia *Sida cristalina* O. F. Müller w Rybinskim zbiorniku zaporowym podają, że otrzymane wyniki dla trzech serii obserwacji były różne — średnia długość rozwoju: 5 i 9 dni nawet w okresach podobnych warunków termicznych.

Za podstawowy czynnik kształtujący długość rozwoju postembrionalnego i długość życia zooplanktonu uważa się temperaturę (Brown 1929, Dehn 1937, Čeremisova 1957, 1958, 1960, 1954, Monakov 1958, 1962, Hrbáček i Hrbáčková - Esslova 1960, Thomas 1961, Smirnov 1964, Elbourn 1966). Zależność pomiędzy termiką a długością rozwoju organizmów planktonowych przebiega według Vinberga, Pečen i Šuškiny (1965) zgodnie z krzywą Krogha. Mając dane o długości rozwoju osobników w jednej temperaturze można przy pomocy tej krzywej określić długość rozwoju tych osobników w innych temperaturach. W pracach Pečen (1965a i b) i Šuškiny (1964) znajduje się dane o długości rozwoju postembrionalnego różnych słodkowodnych gatunków *Cladocera* i *Copepoda*, dla zakresu temperatur od 10 do 23°C. Według tych danych wzrost temperatury o 13°C powoduje skrócenie długości rozwoju *Cladocera*, w zależności od gatunku od kilku do kilkunastu dni.

Uwzględnienie temperatury nie wyczerpuje wszystkich ewentualnych czynników mogących wpływać na długość rozwoju i życia organizmów planktonowych w naturalnym środowisku. Powstaje przede wszystkim konieczność oceny wpływu czynnika pokarmowego, szczególnie na intensywność rozwoju stadiów larwalnych. Dotychczas informacji na ten temat w literaturze jest niewiele (Dunham 1938, Rodina 1950, Ma-

n u i l o v a 1958, N a u w e r c k 1963). Autorzy wspomnianych prac obserwowali, że pełny rozwój i dojrzewanie zooplanktonu zachodzi przy określonych, wysokich koncentracjach pokarmu. Przy niskich koncentracjach pokarmu stwierdzono wyraźne przedłużenie rozwoju osobników.

W ostatnich latach ukazało się kilka prac, których autorzy zajmując się sprawą wpływu czynnika pokarmowego na tempo rozwoju i produkcję organizmów planktonowych stosowali metodę hodowli osobników w warunkach półizolacji bezpośrednio w zbiorniku (L e b e d e v a 1963, 1968, V o s k r e s e n s k i j i L e b e d e v a 1964, P i d g a j k o 1966, 1968, K o r i n e k 1967) lub stosowali w eksperymentach laboratoryjnych naturalny pokarm (woda jeziorna z naturalnym zespołem bakterii i fitoplanktonu) (W ę g l e Ń s k a 1968). Jeżeli porównać wyniki tych prac, dotyczące na przykład długości rozwoju osobników, uzyskane z hodowli gatunków planktonowych w półizolowanych naczyniach, umieszczonych bezpośrednio w jeziorze lub wyliczone z odcinków czasowych między szczytami liczebności kolejnych stadiów rozwojowych (R a v e r a 1954, N a u w e r c k 1963, W r i g h t 1965), z wynikami uzyskanymi w eksperymentach laboratoryjnych (Č e r e m i s o v a 1958, M a l o v i c k a j a 1965, P e č e n 1965a i b), to okazuje się, że nawet w zakresie tych samych temperatur występują znaczne różnice. Na przykład stwierdzona przez K o ř i n k a (1967) długość rozwoju *Daphnia pulicaria* hodowanej w naturalnej wodzie jeziornej w polietylenowych workach zanurzonych w zbiorniku wynosi 10 dni w temperaturze 18°C, a długość rozwoju tego samego gatunku w tej samej temperaturze wyliczona przez P e č e n (1965a i b) z eksperymentów laboratoryjnych prowadzonych na *Chlorella* sp. wynosi 6 dni. Długość rozwoju *E. graciloides* w zakresie temperatur od 18 do 20°C, stwierdzona przez Š u š k i n ę (1964) w hodowli osobników na naturalnym pokarmie i przez M a l o v i c k ą (1965), która stosowała jako pokarm kultury *Chlamydomonas* sp. i *Chlorococcum* sp., różniła się o 10 dni.

W literaturze niewiele jest jednak prac zajmujących się stroną ilościową zależności między koncentracją pokarmu a długością rozwoju zooplanktonu (Š u š k i n a 1963, W ę g l e Ń s k a 1968). W ę g l e Ń s k a (1968) prowadziła obserwacje nad tempem rozwoju pięciu gatunków skorupiaków (*Daphnia cucullata*, *D. longispina*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus* i *Eudiaptomus graciloides*) w hodowli laboratoryjnej, przy zastosowaniu różnych koncentracji pokarmu naturalnego. Osiem różnych koncentracji pokarmu (od 0,4 do 10,0 mg/l) uzyskano przez odpowiednie rozrzedzanie lub dogęszczanie codziennie odnawianej wody z eutroficznego Jeziora Mikołajskiego, z naturalnym zespołem bakterii i nannofitoplanktonu. Długość rozwoju postembrionalnego osobników wykazywała wyraźną zależność od zmian koncentracji pokarmu. Wraz ze wzrostem zagęszczenia pokarmu u wszystkich badanych gatunków obserwowano przyspieszenie tempa rozwoju i skrócenia czasu dojrzewania. Na przykład w przypadku wioślarki *D. brachyurum* przy wzroście koncentracji pokarmu z 0,4 do 2,5 mg/l następowało przeszło dwukrotne skrócenie okresu rozwoju postembrionalnego. W przypadku widłonoga *E. graciloides* zależność ta wystąpiła jeszcze wyraźniej, gdyż koncentracja pokarmu 0,4 mg/l okazała się niewystarczająca dla pełnej metamorfozy tego gatunku i rozwój osobników zatrzymywał się na stadium larwalnym, a wraz ze wzrostem koncentracji pokarmu z 0,7 do 0,5 mg/l okres rozwoju osobników skrócił się z 39 do 22 dni.

## Dyskusja

Dane dotyczące tempa rozwoju, wzrostu i płodności zooplanktonu stanowią podstawę dla oceny produkcji tych organizmów w środowisku wodnym. Stąd niezmiernie istotne są informacje o zależnościach tych parametrów od czynników środowiskowych, przede wszystkim termicznych i troficznych. Ogromną większość informacji na ten temat uzyskuje się z obserwacji terenowych, nie dostarczających konkretnych ilościowych danych, lub z eksperymentów laboratoryjnych prowadzonych w warunkach daleko odbiegających od warunków naturalnych. Z podstawowych czynników decydujących o wartości tych parametrów zwraca się głównie uwagę na czynnik termiczny, rzadziej na pokarmowy.

Jeśli chodzi o czynnik termiczny, to obserwuje się wyraźną tendencję prowadzenia prac eksperymentalnych w laboratorium, w stałej temperaturze i przenoszenia uzyskanych wyników na warunki naturalne. W ten sposób na przykład zupełnie nie wyjaśniona jest sprawa oddziaływania gradientu termicznego na tempo rozwoju organizmów planktonowych. Wiadomo, zgodnie ze znaną zasadą ekologiczną (O d u m 1963), że organizmy, które w swym naturalnym środowisku wystawiane są na działanie zmiennych temperatur, mają tendencję do osłabiania tempa procesów życiowych pod wpływem działania stałej temperatury. W środowisku wodnym znany powszechnie fakt dobowych wędrówek planktonu sprawia, że duża część populacji przebywa w ciągu doby w zmiennych warunkach termicznych często w zakresie 10—20°C. Obserwuje się również często sytuację, że dojrzałe osobniki jakiegoś gatunku wykazują tendencję do zajmowania głębszych warstw wody, o niższych temperaturach, w porównaniu z osobnikami młodocianymi (J. P a t a l a s i K. P a t a l a s 1961). W świetle tych faktów przenoszenie rezultatów eksperymentów laboratoryjnych prowadzonych w stałych warunkach termicznych na warunki naturalne stoi pod dużym znakiem zapytania.

W eksperymentach laboratoryjnych nad wpływem rodzaju i koncentracji pokarmu na tempo rozwoju, wzrost i płodność organizmów planktonowych najczęściej stosowanym rodzajem pokarmu są kultury glonów (rodzaje *Chlorella*, *Scenedesmus* i *Chlamydomonas*), drożdże lub czyste kultury bakterii (R o d i n a 1946, G a e v s k a j a 1949, M o n a k o v i S o r o k i n 1960, S m i r n o v 1964, P e č e n 1965 a i b, B u r n s 1966). Jest to pokarm łatwo dostępny ze względu na wielkość cząstek pokarmowych i dość jednorodny pod względem wartości energetycznej, ale rzadko dominujący w przyrodzie. W środowisku naturalnym konsument planktonowy dysponuje wieloma rodzajami pokarmu (bakterie, nanoplankton, detrytus, rozpuszczona materia organiczna), bardzo różnorodnymi pod względem wartości odżywczej i dostępności (M a n u i l o v a 1953, 1965, S o r o k i n 1959, C o n o v e r 1964). W związku z tym można się spodziewać dużych różnic w wykorzystaniu i przyswajaniu pokarmu między osobnikami hodowanymi w laboratorium a osobnikami w środowisku naturalnym, co z kolei może mieć istotny wpływ na tempo rozwoju, płodność i produkcję organizmów planktonowych.

Stopień wykorzystania różnego rodzaju pokarmu przez organizmy planktonowe uwarunkowany jest przede wszystkim wielkością cząstek pokarmowych. Liczne prace, na przykład R y l o v a (1948) oraz M a r s h a l l a i O r r a (1956) na *Calanoida*, S u š č e n i i (1958) i G l i w i



cza (1969) na wrotkach i wioślarkach wykazały, że najintensywniej wyżerane są cząstki pokarmowe o wielkości od kilku do kilkudziesięciu mikronów. Obecność w pokarmie większych cząstek, np. kolonii sinicy *Anabena*, wywołuje zwolnienie tempa filtracji u *Daphnia*, ponieważ jest ona zmuszona do zużywania dużej części energii na „odrzućanie” nieprzydatnego pokarmu. Zjawisko to stwierdził Rigler (1961) w badaniach nad tempem filtracji *Daphnia magna* hodowanej na kulturze *Chlorella* sp. i porównawczo na naturalnym pokarmie.

Dostępność różnego rodzaju pokarmu zależna jest również od innych jego morfologicznych właściwości, jak kształt komórek, grubość ścian komórkowych itp. (Nauman 1934, Sorokin 1959, Erman 1962). Fakt ten powoduje, że nawet niektóre gatunki drobnych nannofitoplanktonowych glonów (rodzaje *Oocystis*, *Scenedesmus* i *Peridinium*) mogą przechodzić przez przewód pokarmowy organizmów zooplanktonowych częściowo lub całkowicie nie strawione. Według Sušćenii (1962) spośród 35 gatunków glonów będących pokarmem organizmów zooplanktonowych jedną trzecią stanowią *Protococcales*, drugie miejsce zajmują *Volvocales*, trzecie — *Diatomae*, czwarte — *Cyanophyceae*.

Liczne dowody przedstawione przez Rodinę (1940, 1949), Lefevre'a (1942), Edmondsona (1961) i Ermana (1962) świadczą o tym, że współczynnik wykorzystania różnego rodzaju pokarmu na wzrost i produkcję konsumentów planktonowych uzależniony jest nie tylko od dostępności cząstek pokarmowych, ale i od jego wartości energetycznej i składu chemicznego. Conover (1966) analizując zawartość materii organicznej w komórkach kilkunastu gatunków glonów stwierdził, że najintensywniej przyswajane są glony o najmniejszej zawartości popiołu, tj. zielenice z rodzaju *Protococcales*.

W wypadku konsumenta planktonowego efektywność asymilacji pokarmu w postaci czystej kultury glonów, z uwagi na jego dużo wyższą wartość energetyczną, jest z reguły wyższa od efektywności wykorzystania pokarmu naturalnego. Zdaniem Saundersa (wg Schindlera 1968) różnice w asymilacji pokarmu, zależnie od jego kaloryczności, mogą dochodzić do 80%. Schindler (1968) stwierdza, że jeżeli jedynym dostępnym pokarmem jest *Chlorella vulgaris* (5,2 cal/mg suchej masy), to ilość pokarmu asymilowanego dziennie przez *Daphnia* sp. wynosi 62% ciężaru jej ciała. Analogiczna wartość dla detrytusu (2 cal/mg suchej masy) wynosi 26%.

Mimo mniejszej wartości energetycznej pokarm naturalny, ze względu na występowanie w nim elementów niezbędnych do wzrostu (w rodzaju witamin i mikroelementów rozpuszczonych w wodzie jeziornej), jest pokarmem cenniejszym od czystych kultur glonów i bakterii. Jest obszerna literatura na temat stymulującego wpływu witamin i odpowiednich koncentracji soli mineralnych na tempo wzrostu i rozwoju oraz płodność organizmów zooplanktonowych (Lansing 1942, Provasoli, Shiraishi i Lance 1959, Shiraishi i Provasoli 1959).

Wzrost i produkcja organizmów zooplanktonowych uzależniona jest również od wieku kultury używanej jako pokarm. Doświadczenia Conovera (1956) i Mullina (1963) na morskich *Calanoida* wskazują, że stare kultury glonów są odfiltrowywane i asymilowane dużo wolniej w porównaniu z młodymi, szybko dzielącymi się komórkami. W starych komórkach glonów gromadzi się duża ilość substancji (w rodzaju antybiotyku chlorelliny) wywierających inhibicyjny wpływ na rozwój konsumentów planktonowych. Ryther (1954) zaobserwował szybsze tempo

wzrostu i większą przeżywalność *Daphnia* sp. hodowanej na młodej kulturze *Chlorella vulgaris*, w porównaniu z hodowlą na starej kulturze. Również według Ermana (1962) tempo rozmnażania wrotka *Brachionus calyciflorus* Pall. hodowanego na starej kulturze glonów jest o 50% wolniejsze niż na kulturze młodej.

Obok wartości kalorycznej, składu chemicznego i dostępności pokarmu nie mniej ważnym czynnikiem decydującym o nieporównywalności wyników eksperymentów laboratoryjnych z warunkami naturalnymi jest koncentracja pokarmu. Koncentracje pokarmu stosowane w eksperymentach laboratoryjnych są z reguły dużo większe od koncentracji pokarmu dostępnego dla filtratorów sedymetatorów i planktonowych w przyrodzie. Na przykład Galkovskaja (1965) prowadząc obserwacje (w hodowlach laboratoryjnych) nad zależnością długości rozwoju i wzrostu wrotków *Brachionus calyciflorus* i *Epiphanes senta* Müller od koncentracji pokarmu, stosowała mieszane kultury *Chlorella* sp. i *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz w ilościach od 40 do 300 mg/l. Eksperymentalne dane Richmana (1958) o tempie wzrostu i rozmnażania *Daphnia pulex* uzyskano przy koncentracjach pokarmu od 25 do 100 tys. komórek *Chlamydomonas Reinhardi* w 1 ml. Te koncentracje pokarmu są od kilku do kilkudziesięciu razy większe od koncentracji bakterii i nannoplanktonu stwierdzonych przez Czeczugę (1961), Petroviča (1961), Salmanova (1964), Czeczugę i Czarpaka (1967), Spodnievską (1967), Gliwicza (1968) i Węgleńską (w druku) w zbiornikach różnych typów troficznych.

Hall (1964b) stosując w swoich eksperymentach podobne co Richman (1958) koncentracje pokarmu (od 25 do 250 tys. komórek/ml. *Chlorella* sp. i *Ankistrodesmus* sp.) dochodzi do wniosku (na podstawie porównania rozmiarów i płodności osobników *Daphnia galeata* Sars w hodowlach laboratoryjnych i w środowisku naturalnym), że najmniejsze koncentracje pokarmu w jego eksperymentach są jeszcze dużo większe od koncentracji pokarmu w jeziorze. Mimo tych zastrzeżeń wielu badaczy, na podstawie wyników uzyskanych w eksperymentach laboratoryjnych tego rodzaju, interpretuje zależności między pokarmem a konsumentem planktonowym w warunkach naturalnych.

Panuje dość powszechne przekonanie, że pokarm może działać ograniczająco na wzrost i rozwój organizmów zooplanktonowych tylko w wypadku małych koncentracji, rzadko spotykanych w przyrodzie (Rigler 1961, Pečen 1965a, Galkovskaja i Ljachnovič 1966). Sorokin (1967) analizując biomasę i produkcję bakterii w zbiornikach różnych typów troficznych dowodzi, że liczebność bakterii w zbiornikach o wyższej trofii, nawet bez udziału fitoplanktonu, całkowicie zapewnia normalne odżywianie się zooplanktonu. Galkovskaja i Ljachnovič (1966) porównując krzywe wzrostu i ciężaru osobników *Daphnia pulex* i *D. longispina* hodowanych przy różnych koncentracjach pokarmu (komórki *Chlorella* sp. w koncentracji od 30 do 300 mg/l) nie stwierdzili między nimi istotnych różnic. Przyjmując na tej podstawie, że tempo wzrostu osobników jest niezależne od koncentracji pokarmu i przenosząc uzyskane wyniki na warunki naturalne, pomijali wpływ czynnika troficznego przy ocenie produkcji badanych gatunków. Błędem tej pracy było nie uwzględnienie faktu, że minimalna koncentracja pokarmu stosowana w eksperymentach znacznie przewyższa na ogół spotykane koncentracje pokarmu w przyrodzie. Z drugiej bowiem strony wyniki pewnych prac eksperymentalnych i obserwacji te-

renowych wskazują, że ilości pokarmu bezpośrednio dostępnego dla organizmów zooplanktonowych w naturze są stosunkowo niewielkie i działają ograniczająco na ich rozwój i produkcję. Większość tych prac dotyczy tempa filtracji i przyswajania pokarmu (N a u w e r c k 1963, Burns 1966, Burns i Rigler 1967). Burns (1966) porównując tempo filtracji i wyzerania pokarmu znakowanego  $^{32}\text{P}$  w eksperymentach laboratoryjnych i bezpośrednio w jeziorze stwierdziła, że tempo filtracji *Daphnia rosea* Sars w niektórych okresach jest większe w jeziorze niż w eksperymencie laboratoryjnym, przy zastosowaniu optymalnych warunków pokarmowych. Na podstawie obserwacji i dodatkowych pomiarów wielkości i płodności osobników z eksperymentu i ze środowiska naturalnego dochodzi do wniosku, że w pewnych okresach ilość pokarmu w jeziorze jest czynnikiem ograniczającym wzrost i rozmnażanie. Do podobnych wniosków dochodzi N a u w e r c k (1963) rozpatrując tempo filtracji osobników *Eudiaptomus graciloides* i wielkość produkcji pierwotnej w jeziorze Erken.

Eksperymentalne prace Blažki (1966) nad metabolizmem *Daphnia longispina* hodowanej na naturalnym pokarmie pochodzącym ze zbiornika zaporowego Slapy i na kulturze *Scenedesmus* również wskazują pośrednio na niedobór pokarmu w warunkach naturalnych. Autor ten stwierdził, że źródłem energii wykorzystywanej na metabolizm *Daphnia* karmionej kulturą *Scenedesmus* są wyłącznie tłuszcze i węglowodany, natomiast białka zużytkowane są jako materiał budulcowy. W wypadku zastosowania pokarmu naturalnego 40% metabolizmu *Daphnia* odbywa się kosztem białek. Ponieważ oba rodzaje stosowanego pokarmu charakteryzują się jednakową zawartością białka, obserwowaną różnicę w metabolizmie *Daphnia* należy przypisać różnicom w ilościach dostępnego pokarmu. Według Blažki ilość pokarmu dostępnego dla konsumentów planktonowych w powierzchniowych warstwach zbiornika Slapy była o połowę mniejsza od ilości glonów stosowanych jako pokarm w doświadczeniach laboratoryjnych. Różna efektywność wykorzystania białek na metabolizm *Cladocera* przy różnych koncentracjach pokarmu zdecydowanie wpływa na produkcję biomasy osobników. W eksperymentach Blažki czas odnowienia biomasy *Daphnia* hodowanej na kulturze *Scenedesmus* wynosił średnio 1,9 dnia, a na pokarmie naturalnym — 6,5 dnia. Podobne wyniki uzyskała H r b a č k o v o - E s s l o v a (1963). Według jej obserwacji długość rozwoju *Daphnia pulicaria* od stadium neonata do primipara w zbiorniku Slapy była 2,5 razy dłuższa w porównaniu z czasem rozwoju tej wioślarki hodowanej w laboratorium na kulturze *Scenedesmus* sp. Wyniki wyżej cytowanych prac prowadzonych na naturalnym pokarmie w laboratorium lub bezpośrednio w zbiorniku pozwalają na bardziej miarodajną interpretację zależności pokarm-konsument w przyrodzie. Niemniej jednak w dalszym ciągu sprawa limitującej roli pokarmu w środowisku naturalnym, jego dostępności, wybiórczości i wpływu na rozwój i produkcję zooplanktonu pozostaje daleka od ostatecznego wyjaśnienia i wymaga dalszych intensywnych badań.

### Piśmiennictwo

- Anderson, B. G. 1932 — The number of preadult instars, growth, relative growth, and variation in *Daphnia magna* — Biol. Bull. 68: 81—98.

- Anderson, B. G., Jenkins, J. C. 1942 — A time study of events in the life span of *Daphnia magna* — Biol. Bull. 83: 260—272.
- Anderson, B. G., Lumer, H., Zupancic, L. J. 1937 — Growth and variability in *Daphnia pulex* — Biol. Bull. 73: 444—463.
- Banta, A. M., Brown, L. A., Ingle, L. 1939 — Studies on the physiology, genetics, and evolution of some *Cladocera* — Carnegie Inst. Wash. Dep. Genet. Papers, 39: 1—285.
- Beklemišev, K. V. 1954 — Pitanie nekotorych massovykh planktonnykh kopepod v dalnevostočnykh morjach — Zool. Ž. 33: 1210—1230.
- Blažka, P. 1966 — Metabolism of natural and cultured populations of *Daphnia* related to secondary production — Verh. int. Vereinig. Limnol. 16: 380—385.
- Brown, L. A. 1929 — The natural history of *Cladocera* in relation to temperature. Distribution and the temperature limits for vital activities — Amer. Natural. 63: 28—69.
- Burgis, M. J. 1967 — A quantitative study of reproduction in some species of *Ceriodaphnia* (Crustacea, Cladocera) — J. Anim. Ecol. 36: 61—75.
- Burns, C. W. 1966 — The feeding behaviour of *Daphnia rosea* under natural conditions — Ph. D. Thesis, Univ. of Toronto, 89 pp.
- Burns, C. W., Rigler, F. H. 1967 — Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and suspensions of yeast — Limnol. Oceanogr. 12: 492—502.
- Coker, R. E. 1933 — Influence of temperature on size of freshwater copepods (*Cyclops*) — Int. Rev. Hydrobiol. 29: 406—436.
- Comita, G. W. 1956 — A study of a calanoid population in arctic lake — Ecology, 37: 576—591.
- Comita, G. W., Anderson, G. C. 1959 — The seasonal development of a population of *Diaptomus ashlandi* Marsh. and related phytoplankton cycles in Lake Washington — Limnol. Oceanogr. 4: 37—52.
- Conover, R. J. 1956 — Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonosa* — Bull. Bingham oceanogr. Coll. 15: 156—223.
- Conover, R. J. 1961 — Metabolism and growth *Calanus hyperboreus* in relation to the its life cycle — Int. Symp. Zoopl. Prod. Copenhagen, 31: 34—45.
- Conover, R. J. 1964 — Food relations and nutrition of zooplankton — Symp. Exp. Mer Univ. Rhode Island. Occes. Pub. 2: 81—91.
- Conover, R. J. 1966 — Factors affecting the asimilation of organic matter by zooplankton and the question of superflous feeding — Limnol. Oceanogr. 11: 346—354.
- Czeczuga, B. 1959 — Oviposition in *Eudiaptomus gracilis* G. O. Sars and *E. graciloides* Lill. (Calanoidea, Crustacea) in relation to season and trophic level of lakes — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 7: 227—230.
- Czeczuga, B. 1960 — Zmiany płodności niektórych przedstawicieli zooplanktonu. I. Crustacea jezior Rajgrodzkich — Pol. Arch. Hydrobiol. 7: 61—91.
- Czeczuga, B. 1961 — Intensywność rozmnażania i produkcja bakterii w okresie letnim w jeziorach Rajgrodzkich — Pol. Arch. Hydrobiol. 9: 349—360.
- Czeczuga, B., Czerpak, R. 1967 — Obserwacje nad bakterioplanktonem jezior Legińskich — Zesz. WSR Olsztyn, 23: 36—44.
- Čeremisova, K. A. 1957 — Razvitie i razmnóženie *Daphnia cucullata* Sars po nabljudenijach na ozere Drivjaty — Trudy V nauč. konf. po probl. vnutr. vodoj. Pribaltki, Minsk, 24—26.
- Čeremisova, K. A. 1958 — K biologii *Chydorus sphaericus* O. F. Müller, *Daphnia cucullata* Sars i *Eudiaptomus graciloides* Lill. — Trudy belorusk. nauč. issled. Inst. Rybn. Choz. 2: 200—222.
- Čeremisova, K. A. 1960 — Nabljudenija po biologii *Bythotrephes longimanus*

- i *Leptodora kindtii* — Trudy belorusk. nauč. issled. Inst. Rybn. Choz. 3: 131—136.
- Čeremisova, K. A. 1964 — Svedenija po biologii *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. Müller — Vopr. Rybn. Choz. Belorus. 5: 129—132.
- Davis, C. 1961 — Breeding of calanoid copepods in Lake Erie — Verh. int. Vereinig. Limnol. 14: 933—942.
- Deevey, G. B. 1960 — Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern and western European waters — Bull. Bingham oceanogr. Col. 17: 54—85.
- Deevey, G. B. 1964 — Annual variation in length of copepods in the Sargasso Sea off Bermuda — J. Mar. biol. Ass. U. K. 44: 589—600.
- Dehn, M. 1937 — Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Cladoceren — Zool. Jb. Abt. Allg. Zool. 58: 334—358.
- Digby, P. S. B. 1950 — The biology of the small planktonic copepods off Plymouth — J. Mar. biol. Ass. U. K. 29: 393—438.
- Dunham, H. H. 1938 — Abundant feeding followed by restricted feeding and longevity in *Daphnia* — Physiol. Zool. 11: 399—407.
- Dunke, N. A. 1960 — Nekotorye dannye o sostojanii populacii *Bosmina longirostis* O. F. Müller v prudach udobrenych raznym količestvom azotno-fosfornych solej — Trudy belorusk. nauč.-issled. Inst. Rybn. Choz. 36: 71—76.
- Edmondson, W. T. 1955 — The seasonal life history of *Daphnia* in an arctic lake — Ecology, 36: 439—455.
- Edmondson, W. T. 1961 — Secondary production and decomposition — Proc. int. Soc. Theor. Appl. Limnol. 14: 316—339.
- Edmondson, W. T. 1962 — Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population — J. Cons. int. Explor. Mer, 153: 137—141.
- Edmondson, W. T. 1964 — The rate of egg production by rotifers and copepods in natural populations as controlled by food and temperature — Verh. int. Vereinig. Limnol. 15: 673—675.
- Edmondson, W. T., Comita, G. W., Anderson, G. S. 1962 — Reproductive rate of copepods in nature and its relation to phytoplankton population — Ecology, 43: 625—634.
- Eichhorn, R. 1957 — Zur Populationsdynamik der calanoiden Copepoden in Titisee und Feldsee — Arch. Hydrobiol. Suppl. 24: 186—246.
- Elbourn, C. A. 1966 — The life cycle of *Cyclops strenuus* Fischer in a small pond — J. Anim. Ecol. 35: 333—345.
- Elster, H. J. 1954 — Über die Populationsdynamik von *Eudiaptomus gracilis* Sars und *Heterocope borealis* Fischer im Bodensee-Obersee — Arch. Hydrobiol. Suppl. 20: 546—614.
- Elster, H. J. 1955 — Ein Beitrag zur Produktionsbiologie des Zooplankton — Verh. int. Vereinig. Limnol. 12: 404—411.
- Erman, L. A. 1962 — Pitanie i rozmnoženie planktonnych kolovratok *Brachionus calyciflorus* Pall. v massovykh kulturach — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 144: 926—929.
- Esslova, M. 1959 — Embryonální vývoj parthenogenetických vajíček perločky *Daphnia pulex* — Vestn. čsl. zool. Spol. 23: 80—88.
- Fritsh, R. H. 1953 — Die Lebensdauer von *Daphnia* sp. bei Verschiedener Ernährung besonderes bei Zugabe von Pantothensäure — Z. Zool. 157: 35—56.
- Gaevskaja, N. S. 1949 — O piščevoj elektivnosti u životnykh filtratorov — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 1: 23—42.
- Galkovskaja, G. A. 1963 — K. voprosu o pitanii planktonnykh filtratorov — Dokl. Akad. Nauk SSSR 7: 202—205.
- Galkovskaja, G. A. 1965 — Planktonnye kolovrotki i ich rol v produktivnosti.

- vodoemov — Avtoref. Belorusk. gos. Univ. Minsk, 19 str.
- Galkovskaja, G. A., Ljachnovič, V. P. 1966 — Produkcija prudovogo zooplanktona — *Gidrobiol. Ž.* 22: 8—17.
- Gliwicz, Z. M. 1968 — The contribution on nannoplankton in pelagial primary production in some lakes with varying trophy — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 15: 343—347.
- Gliwicz, Z. M. 1969 — The share of algae, bacteria and trypton in the food of the pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristic — *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 17: 159—165.
- Green, J. 1954 — Size and reproduction in *Daphnia magna* (Crustacea, Cladocera) — *Proc. zool. Soc. London*, 124: 535—545.
- Green, J. 1966 — Seasonal variation in egg production of *Cladocera* — *J. Anim. Ecol.* 35: 77—104.
- Hall, D. J. 1964a — The dynamics of a natural population of *Daphnia* — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 15: 660—664.
- Hall, D. J. 1964b — An experimental approach to the dynamics of a natural population of *Daphnia galeata mendote* — *Ecology*, 45: 94—112.
- Hrbaček, J., Hrbačková-Esslova, M. 1960 — Fish stock as a protective agent in the occurrence of slow developing dwarf species and strains of the genus *Daphnia* — *Int. Rev. Hydrobiol.* 45: 355—358.
- Hrbačková-Esslova, M. 1962 — Postembryonic development of cladoceran *Daphnia pulex* group — *Acta Soc. zool. Bohem.* 26: 212—233.
- Hrbačková-Esslova, M. 1963 — The development of three *Daphnia* species in the surface water of the Slapy Reservoir — *Int. Rev. Hydrobiol.* 48: 325—333.
- Hrbačková-Esslova, M. 1966 — The differences in the growth and reproduction at 8° and 20°C of *Daphnia pulicaria* Forbes population inhabiting midland pond and High Tatra lakes — *Vestn. čsl. zool. Spol.* 30: 30—38.
- Hutchinson, G. E. 1951 — Copepodology for the ornithologist — *Ecology*, 32: 571—577.
- Ingle, L., Wood, T. R., Banta, A. M. 1937 — A study of longevity, reproduction, and heart rate in *Daphnia longispina* as influenced by limitations in quantity of food — *J. exp. Zool.* 76: 325—352.
- Ivanova, M. B. 1961 — O žiznennom cykle *Diaptomus gracilis* Sars v gumifirovannom ozere — *Dokl. Akad. Nauk SSSR*, 139: 1231—1234.
- Jacobs, J. 1961 — Laboratory cultivation of the marine copepod *Pseudodiaptomus coronatus* Wil. — *Limnol. Oceanogr.* 6: 443—446.
- King, Ch. E. 1967 — Food, age, and the dynamics of a laboratory population of rotifers — *Ecology*, 48: 111—128.
- Kinne, O. 1961 — Growth, molting frequency, heart beat, number of eggs and incubation time in *Gammarus zaddachi* expressing to different environments — *Crustaceana*, 2: 26—36.
- Klein, H. 1938 — Limnologische Untersuchungen über das Crustaceanplankton der Shleinsees und zweier Kleingewässer — *Int. Rev. Hydrobiol.* 37: 176—223.
- Kořinek, V. 1967 — The production of adult females of *Daphnia pulicaria* Forbes in a carp pond estimated by a direct method — *Int. Vereinig. Theor. angew. Limnol.* 16: 386—391.
- Kovalev, A. V. 1968 — Zavisimost meždu razmeram samki *Oithona nana* Giesbor. (Crustacea, Copepoda) i čislom jaj v kladke — *Zool. Ž.* 48: 1076—1080.
- Koźmiński, Z. 1933 — Badania morfometryczne i ekologiczne nad oczlikami (*Cyclopidae*) z grupy strenuus — *Arch. Hydrobiol. Ryb.* 7: 59—140.
- Krjučková, N. M. 1967 — Ispolzovanie pišči na rost *Moina rectirostris* Leydig — *Zool. Ž.* 46: 1030—1036.

- Krjučkova, N. M., Sladeček, V. 1969 — Quantitative relations of the feeding and growth of *Daphnia pulex obtusa* (Kurz) Scourfield — Hydrobiol. 33: 47—64.
- Lack, D. 1954 — The natural regulation of animal numbers — Oxford, 404 pp.
- Lansing, A. I. 1942 — Some effects of hydrogen ion concentration, total salt concentration, calcium and citrate on longevity and fecundity of the rotifer — J. exp. Zool. 91: 195—211.
- Lebedeva, L. I. 1963 — Rost, rozmnoženie i produkcija *Daphnia longispina* v Učinskom vodochranilišče (tezy avtoref.) — Bjull. mosk. Obšč. Isp. Prir. 18: 130—131.
- Lebedeva, L. I. 1968 — Rost nekotorych vidov *Cladocera* v pribrežnoj zone Rybinskogo vodochranilišča — Trudy mosk. Obšč. Isp. Prir. 30: 117—125.
- Lefevre, M. 1942 — L'utilisation des algues d'eau douce par les Cladoceres — Biol. Bull. France et Belgique, 76: 250—270.
- Mac Arthur, J. W., Baillie, W. H. T. 1929a — Metabolic activity and duration of life. I. Influence of temperature on longevity in *Daphnia magna* — J. exp. Zool. 53: 221—242.
- Mac Arthur, J. W., Baillie, W. H. T. 1929b — Metabolic activity and duration of life. II. Metabolic rates and their relation to longevity in *Daphnia magna* — J. exp. Zool. 53: 243—268.
- Mac Laren, I. A. 1963 — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration — J. Fish. Res. Bd. Can. 20: 685—727.
- Mac Laren, I. A. 1965 — Some relations between temperature and egg size, body size, developing rate and fecundity of the copepod *Pseudocalanus* — Limnol. Oceanogr. 10: 528—538.
- Malovickaja, L. M. 1965 — Nabljudenija nad žiznennym cyklom *Eudiaptomus gracilis* i *E. graciloides* Rybinskogo vodochranilišča — Trudy Inst. Biol. Vnutr. Vod, 8: 58—65.
- Mann, A. K. 1940 — Über pelagische Copepoden türkischer Seen — Int. Rev. Hydrobiol. 40: 1—87.
- Manuilova, E. F. 1948 — Izučenie izmenčivosti *Cladocera*. I. Izmenčivost' *Daphnia* v ozere Balchaš — Trudy Akad. Nauk SSSR, 5: 595—606.
- Manuilova, E. F. 1950 — K voprosu o cikličnosti razmnoženija *Cladocera* — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 73: 413—415.
- Manuilova, E. F. 1953 — K voprosu o svjazi razvitija *Cladocera* s piščevym faktorom — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 90: 1115—1118.
- Manuilova, E. F. 1954 — Nekotorye dannye o dinamike čislennosti vetvistousykh račkov z ozerach v svjazi s termičeskim i piščevym faktorom — Trudy probl. Sovešč. 6: 54—58.
- Manuilova, E. F. 1955 — O svjazi izmenčivosti pelagičskich *Cladocera* s razvitiem bakterii v vodoeme — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 103: 1111—1114.
- Manuilova, E. F. 1958 — K voprosu o značenii cikličnosti bakterii v razvitii vetvistousykh račkov v estestvennykh uslovijach — Dokl. Akad. Nauk. SSSR, 120: 1129—1132.
- Manuilova, E. F. 1964 — Vetvistousye rački fauny SSSR — Moskva, 226 pp.
- Manuilova, E. F. 1965 — Osnovnye faktory massovego razvitija vetvistousykh račkov v vodoeme — Vopr. Hidrobiol. 5: 280—283.
- Margalef, R. 1955 — Temperature and morphology in freshwater organisms — Verh. int. Vereinig. Limnol. 12: 35—39.
- Marshall, S. M. 1949 — On the biology of the small copepods in Loch Striven — J. Mar. biol. Ass. U. K. 28: 135—145.
- Marshall, S. M., Orr, A. P. 1952 — On the biology of *Calanus finmarchicus*.

- VII. Factors affecting egg production — J. Mar. biol. Ass. U. K. 30: 527—548.
- Marshall, S. M., Orr, A. P. 1955 — The biology of a marine copepod — Edinbourg, 188 pp.
- Marshall, S. M., Orr, A. P. 1956 — Experimental feeding of the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner) on phytoplankton cultures labelled radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) — Pap. Mar. biol. oceanogr. Suppl. 3: 110—114.
- Marshall, S. M., Nicholls, A. G., Orr, A. P. 1934 — On the biology of *Calanus finmarchicus*. V. Seasonal distribution, size, weight, and chemical composition in Loch Striven in 1933 and their relation to the phytoplankton — J. Mar. biol. Ass. U. K. 19: 793—828.
- Meškova, T. M. 1952 — Zooplankton ozera Sevan — Trudy sevan. gidrobiol. Stanc. 13: 5—170.
- Metzler, S. 1957 — Über die Beinflussbarkeit des Geschlechtsverhältnisses von *Cyclops viridis* Jurine durch Aussenfaktoren — Zool. Jb. Abt. 67: 81—110.
- Monakov, A. V. 1958 — Žiznenny cikl *Mesocyclops leuckarti* Claus (Copepoda, Cyclopidea) — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 120: 419—421.
- Monakov, A. V. 1962 — Dlitelnost' metamorfoza *Macrocylops albidus* (Jurine) (Copepoda, Cyclopidea) — Bjull. Inst. Biol. Vodochr. 12: 33—35.
- Monakov, A. V., Sorokin, J. I. 1960 — Primenenie izotopnoj metodiki k izučeniju pitanii cyklopov i ich naupljalnych stadii bakterialnym kormom — Izv. Akad. Nauk SSSR, sed. biol. 6: 917—922.
- Morduchaj-Boltovskaja, E. D. 1957 — O partenogenetičeskom razmnoženii *Leptodora kindtii* (Focke) i *Bythotrephes longimanus* (Leydig) — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 112: 1133—1135.
- Morduchaj-Boltovskaja, E. D. 1959 — O vlijanii temperatury na partenogenetičeskoe razmnoženie *Bythotrephes* — Bjull. Inst. Biol. Vodochr. 5: 21—22.
- Mullin, M. M. 1963 — Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus* — Limnol. Oceanogr. 8: 239—250.
- Nauman, E. 1934 — Über die Anwendung von *Daphnia magna* Straus als Versuchstier für experimentelle Klarlegung der Lebensverhältnisse in Wasser — Int. Rev. Hydrobiol. 31: 421—431.
- Nauwerck, A. 1963 — Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton in See Erken — Symb. bot. Uppsaliens. 17: 1—153.
- Odum, E. P. 1963 — Podstawy ekologii — Warszawa, 560 str.
- Papanicolaou, G. 1910 — Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (*Simocephalus vetulus* und *Moina rectirostris*) — Biol. Zol. 30: 689—802.
- Patalas, K. 1954 — Zespoły skorupiaków pelagicznych 28 jezior pomorskich — Ekol. Pol. A, 2: 61—92.
- Patalas, J., Patalas, K. 1961 — Zróznicowanie w planktonie skorupiakovym jako wyraz właściwości morfologicznych jezior kompleksu Wdzydze — Roczn. Nauk roln. D, 93: 111—139.
- Pečen, G. A. 1965a — Produkcija vetvistousych rakoobraznych ozernogo zooplanktona — Gidrob. Ž. 1: 19—26.
- Pečen, G. A. 1965b — Produkcija vietvistousych rakoobraznych ozernogo zooplanktona — Avtoref. Bieloruskij Gos. Univ. im Lenina, Minsk, 14 pp.
- Pečen, G. A., Kuznecova, A. P. 1966 — Potreblenie i ispolzovanie pišči *Daphnia pulex* (De Geer) — Dokl. Akad. Nauk BSSR, 5: 10: 344—347.
- Petrovič, P. 1961 — Sootnošenje biomasy i produkcii zoo-, fito-, bakterioplanktona i makrofitov v ozerach Naroč, Mjastro i Batorin („Pervičnaja produkcija morej i wnutrennych vod”) — Minsk, 381—385.



- Piatakov, M. 1956 — Po povodu sezonnogo izmenenija plodovitosti u vetvistousykh — Zool. Ž. 35: 1814—1819.
- Pidgajko, A. 1966 — Produkcija planktonnych rakoobraznykh — Hidrobiol. Ž. 4: 25—32.
- Pidgajko, A. 1968 — Izučenie biologii nekatorykh vidov kladocer v eksperimentalnykh uslovijach — Izv. gos. nauč.-issled. Inst. Ozer. i Rybn. Choz. 67: 355—364.
- Provasoli, K. K. Shiraishi, K., Lance, J. R. 1959 — Nutritional idiosyncrasies of *Artemia* and *Tigriopus* in monoxenic culture — Ann. New York Acad. Sci. 77: 250—261.
- Ravera, O. 1953 — Gli stadi di sviluppo dei Copepodi pelagici del Lago Maggiore — Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 8: 109—150.
- Ravera, O. 1954 — La struttura demografica dei copepodi de Lago Maggiore — Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 9: 7—129.
- Ravera, O., Tonolli, V. 1956 — Body size and number of eggs diaptomids as related to water renewal in mountain lakes — Limnol. Oceanogr. 1: 118—122.
- Richman, S. 1958 — The transformation of energy by *Daphnia pulex* — Ecol. Monogr. 28: 272—291.
- Rigler, F. H. 1961 — The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus — Can. J. Zool. 39: 857—868.
- Rodina, A. G. 1940 — Bakterii i drożdżevye gribki kak pišča dla *Cladocera* — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 29: 249—253.
- Rodina, A. G. 1946 — Opyty po pitanii *Daphnia magna* — Zool. Ž. 25: 237—252.
- Rodina, A. G. 1949 — Bakterii kak pišča vodnykh životnykh — Priroda, 10: 21—35.
- Rodina, A. G. 1950 — Eksperimentalnoe issledovanie pitaniia daphni — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 2: 169—193.
- Røen, U. 1955 — On the number of eggs in some free-living freshwater copepods — Biol. dansk. vidensk. Selsk. 12: 447—454.
- Rylov, V. M. 1948 — Cyclopoida presnykh vod. Rakoobraznye. III. Fauna SSSR — Moskva, 318 str.
- Ryther, J. 1954 — Inhibitory effects of phytoplankton upon of feeding of *Daphnia magna* with reference to growth, reproduction, and survival — Ecology, 35: 522—533.
- Salmánov, M. A. 1964 — Vremija generacii bakterii i ich vyedanie zooplanktonom v Kujbyševskom vodochranilišče — Zool. Ž. 43: 809—815.
- Schindler, D. W. 1968 — Feeding, asimilation and respiration rates of *Daphnia magna* under various environmental conditions and their relation to production estimates — J. Anim. Ecol. 37: 369—385.
- Shiraishi, K., Provasoli, L. 1959 — Growth factors as supplements to inadequate algal foods for *Tigriopus japonicus* — Tokyo J. agric. Res. 10: 89—96.
- Slobodkin, B. L. 1954 — Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurz. — Ecol. Monogr. 24: 69—88.
- Slobodkin, B. L., Richman, S. 1956 — The effect of removal mixed percentage of newborn on size and variability in populations of *Daphnia pulex* (Forbes) — Limnol. Oceanogr. 1: 209—237.
- Smirnov, N. N. 1964 — *Pleuroxus* (*Chydoridae*) field observation and growth — Hydrobiol. 23: 305—320.
- Smyly, W. J. 1968 — Number of eggs and body size in the freshwater copepod *Diaptomus gracilis* Sars in the English lake district — Oikos, 19: 323—338.
- Sorokin, J. I. 1959 — Pitanie vodnykh bezpozvonočnykh autotrofnymi bakteriami — Mikrobiol. 28: 916—920.

- Sorokin, J. I. 1967 — Nekotoryye itogi izučeniya trofičeskoj roli bakterii v vodoemach — *Gidrobiol. Ž.* 3: 32—42.
- Spodniewska, I. 1967 — Dynamics of the abundance and biomass of phytoplankton in lakes Mikołajskie and Tałtowisko — *Ekol. Pol. A*, 15: 139—153.
- Steemann-Nielsen, E. 1962 — The relationships between phytoplankton and zooplankton in the sea — *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, 153: 178—182.
- Suščenija, L. M. 1958 — Količestvennyye dannye o filtracionnom pitanii planktonnych račkov — *Nauč. Dokl. Vyž. Šk. Biol. Nauk*, 1: 241—260.
- Suščenija, L. M. 1961 — Ispolzovanie pervičnoj produkcii planktona v posledujuščich zvenach piščevoj ceپی („Pervičnaja produkcija morej i vnutrennych vod”) — Minsk, 386—396.
- Suščenija, L. M. 1962 — Količestvennyye danye o pitanii i balanse energii *Artemia salina* — *Dokl. Akad. Nauk. SSSR*, 143: 1205—1207.
- Šuškina, E. A. 1963 — Razmnoženie i razvitie planktonnych cyklopoj pri različnych uslovijach pitania — *Trudy X Nauč. Konf. po probl. Vnutr. Vod. Pribaltiki*, Minsk, 265—269.
- Šuškina, E. A. 1964 — Rol veslonogich rakoobraznych v produkcionnych procesach vodoemov različnogo tipa — *Avtoref. belorusk. gos. Univ. Minsk*, 12 pp.
- Taub, F., Dollar, A. N., Hung, R., Tomlinson, R. 1966 — Nutritional effects on population development — *Res. Fish. Univ. Wash.* 212: 123—140.
- Terao, A., Tanaka, T. 1928 — Population growth of the water-flea *Moina macrocopa* — *Str. Proc. Imper. Acad. Jap.* 4: 550—552.
- Thomas, M. P. 1961 — Some factors influencing the life history of *Diaptomus gracilis* Sars — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 14: 943—945.
- Tonolli, V. 1961 — Studio sulla dinamica del popolamento di *Copepoda (Eudiptomus vulgaris)* — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 13: 179—202.
- Vinberg, G. G., Pečen, G. A., Šuškina, E. A. 1965 — Produkcija planktonnych rakoobraznych v trech ozerach različnogo tipa — *Zool. Ž.* 45: 676—687.
- Voskresenskij, I. A., Lebedeva, L. S. 1964 — Izučenie populacii kladocer metodom polizolacii v vodoeme — *Zool. Ž.* 43: 518—524.
- Wagler, E. 1923 — Über die Systematik, die Verbreitung und die Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* Sars von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus — *Int. Rev. Hydrobiol.* 11: 41—316.
- Wesenberg-Lund, C. 1904 — Plankton investigations of the danish lake — Copenhagen, 223 pp.
- Węgleńska, T. 1964 — Variation of incidence, size and fertility of plankton *Crustacea* in space and time — *Bull. Acad. Sci. Cl. II*, 12: 385—391.
- Węgleńska, T. 1968 — Wpływ naturalnego pokarmu na rozwój i produkcję zooplanktonu — *Ekol. Pol. B*, 14: 271—277.
- Węgleńska, T. (w druku) — Wpływ różnych koncentracji pokarmu naturalnego na rozwój, płodność i produkcję filtratorów planktonowych — *Ekol. Pol. A*, 18.
- Wiktor, K. 1961 — Wpływ warunków środowiska na zmienność populacji *Bosmina coregonii*, *Daphnia hyalina* i *D. cucullata* — *Ekol. Pol. A*, 9: 79—97.
- Wood, T. R., Banta, A. M. 1933 — Observation on procuring and hatching sexual eggs of *Daphnia longispina* — *Int. Rev. Hydrobiol.* 20: 437—454.
- Wright, J. C. 1965 — The population dynamics and production of *Daphnia* in Canyon Ferry Reservoir, Montana — *Limnol. Oceanogr.* 10: 583—590.

## Summary

The article contains a discussion of literature dealing with the effect of temperature, and concentration and kind of food, on seasonal and habitat variations (both between habitats and within one habitat) of zooplankton (crustaceans and rotifers belonging to plankton filtrators and sedimentators). Such variations relate both to the size and growth rate of individuals, and to length of development, length of life, reproduction rate and fertility. The results of a large number of field observations and laboratory experiments shows beyond doubt that there is a distinct correlation between variations in temperature and concentration and kind of food and differences, both seasonal and habitat, in the above-mentioned parameters.

Among the main factors determining variation in growth rate, reproduction, fertility and development of zooplankton attention is drawn chiefly to the temperature factor, and less often to the food factor, a distinct tendency being observed here to carrying out experimental work in a laboratory at a constant temperature and referring the results obtained to natural conditions. As a result the effect exercised by the temperature gradient on development, growth and fertility of zooplankton is not taken into consideration.

The situation is similar in relation to the food factor. The majority of studies on the effect of kind and concentration of food on the development, growth and production of zooplankton are laboratory observations, in which monocultures of algae and bacteria are used as food. This is an easily accessible food on account of the food particles and is fairly homogenous in respect of energy value, but rarely dominates under natural conditions. In a natural habitat the plankton consumer has many kinds of food available (bacteria, nanoplankton, detritus, soluble organic matter), very heterogeneous in respect of nutritive value and accessibility. What is more, the food concentrations used in this kind of experiment are usually many times greater than those encountered in a natural habitat. As a result considerable differences occur in the utilization and assimilation of food between individuals cultured in a laboratory and individuals in a natural habitat, which in turn has an important influence on development rate, growth and production of plankton organism. In consequence interpretation of the food-consumer relation under natural conditions, the question of the limiting role of food in a natural habitat, its accessibility, food preferences and the influence of food on development and production of zooplankton is still far from constituting a final explanation and further intensive research is required.