

Krystyna Prejs

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Nowy Świat 67
00-046 Warszawa

**Z badań nad ekologią nicieni
w wodach słodkich**

**Ecology of freshwater nematodes:
a review**

1. Wstęp

Początków ekologicznych badań nicieni należy szukać w latach dwudziestych naszego stulecia. Powstały wtedy klasyczne już dziś opracowania nematofauny jeziora St. Moritz (B o r n e r 1921), jezior północnoniemieckich i duńskich (M i c o l e t z k y 1922, 1925), wschodniolsztyńskich (S c h n e i d e r 1922, 1925), tatrzańskich (S t e f a ń s k i 1924) oraz rzek i estuariów (F i l i p j e v 1928, 1929, 1930).

W roku 1922 Schneider pisał, że w przyszłych badaniach ekologicznych nicieni skłódkowodnych należy zwrócić uwagę na związek rozprzestrzeniania nicieni z czynnikami geograficznymi, fizyczno-chemicznymi i biocenotycznymi. Podkreślał, że szczególnie istotne okazać się mogą badania wpływu warunków tlenowych różnych zbiorników na kształtowanie się swoistych zgrupowań *Nematoda*. „Program” przedstawiony przez S c h n e i d e r a (1922) nie doprowadził jednak do natychmiastowego zwiększenia się zainteresowania ekologią nicieni i chociaż kilkanaście lat później S t e f a ń s k i (1938) wyraźnie podkreślał konieczność podjęcia badań ilościowych, w dalszym ciągu w nematologii dominował kierunek taksonomiczno-faunistyczny. Pewne ożywienie badań ekologicznych przyniosły dopiero lata powojenne. Dotyczyło to początkowo nicieni morskich i glebowych, na dowód czego można zacytować duże, przeglądowe prace, które ukazały się w ostatnich latach (W a s i l e w s k a 1979, P l a t t i W a r w i c k 1980, Y e a t e s 1981, H e i p i i n. 1985, S o l o v ' e v a 1986). Badania nematofauny słódkowodnej, rozwijające się w ostatnich latach stosunkowo intensywnie, nie przyniosły jak dotąd jakiegokolwiek przeglądu wiedzy na ten temat. Chęć choć częściowej zmiany tego stanu rzeczy stała się głównym powodem przygotowania tego artykułu, którego celem jest przegląd piśmiennictwa na temat ekologii nicieni w wodach słódkich, obejmujący: (1) nicienie bentosowe (w tym zależność od trofii jezior), (2) nicienie peryfitonowe, (3) nicienie strefy korzeniowej i minujące tkankę roślinną, (4) nicienie wód zanieczyszczonych, (5) grupy troficzne nicieni. W artykule tym uwzględniono również prace dotyczące nicieni morskich i glebowych, mające charakter bardziej uniwersalny. Jest on przede wszystkim obrazem wiedzy na omawiany temat, ale pokazuje także, jak wiele jeszcze zostało do zrobienia.

2. Nicienie bentosowe

2.1. Dominanty i liczebność

Najwięcej badań ilościowych prowadzonych głównie w Europie i Ameryce Północnej poświęcono nicieniom dennym w jeziorach oraz zbiornikach zaporowych, nieliczne dotyczą rzek i drobnych zbiorni-

Tab. I. Nicienie dominujące (>15%) w różnych środowiskach dennych (j — jeziora, rz — rzeki, zz — zbiorniki zaporowe, dz — drobne zbiorniki)

Dominant species of nematodes (>15%) in different bottom habitats (j — lakes, rz — rivers, zz — dam reservoirs, dz — small water bodies)

Gatunek Species	Źródło danych* Source of data	Środowisko Habitat
<i>Chromadorita leuckarti</i> (de Man)	2, 6, 14	j,
<i>Chromadorina viridis</i> (Linstow)	2, 7	j
<i>Dorylaimus stagnalis</i> Dujardin	5, 15, 22, 23	j, zz, dz
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man	1, 10, 13, 14	j
<i>Euteratocephalus palustris</i> (de Man)	4	j
<i>Ironus ignavus</i> Bastian	1, 11	j
<i>I. tenuicaudatus</i> de Man	3, 6, 9, 11	j, rz
<i>I. intermedius</i> Stefański	24	j
<i>Laimydorus pseudostagnalis</i> Micoletzky	23	zz
<i>Mesotheristus setosus</i> (Bütschli)	9	j
<i>Monhystera filiformis</i> Bastian	4	j
<i>M. macramphis</i> Filipjev	8, 13, 14	j
<i>M. paludicola</i> de Man	2, 4, 6, 9, 12, 14, 21	j, rz
<i>M. stagnalis</i> Bastian	10, 13, 21	j
<i>M. vulgaris</i> de Man	13	j
<i>Paraphanolaimus behningi</i> Micoletzky	9, 18	j, zz
<i>P. anisitsi</i> (Daday)	17	rz
<i>Paraplectonema pedunculatum</i> (Hofmänner)	9, 16, 17, 19	j, zz, rz
<i>Paroigolaimella bernensis</i> (Steiner)	12, 20	rz
<i>Punctodora ratzeburgensis</i> (Linstow)	2, 7	j
<i>Rhabdolaimus aquaticus</i> de Man	4, 24	j
<i>Tobrilus gracilis</i> (Bastian)	1, 2, 6, 7, 8, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21	j, rz, zz
<i>T. grandipapillatus</i> (Brakenhoff)	10	j
<i>T. helveticus</i> (Hofmänner)	12	rz
<i>T. medius</i> (G. Schneider)	6, 22	j
<i>T. pellucidus</i> (Bastian)	20	rz
<i>T. stefanskii</i> (Micoletzky)	12, 15	rz, zz

* 1 — Schneider (1922), 2 — Micoletzky (1925), 3 — Filipjev (1928), 4 — Stefański (1938), 5 — Chodorowska (1961), 6 — Prejs (1970), 7 — Witkowski i (and) Gutowska (1970), 8 — Calolichin (1972), 9 — Biro (1973), 10 — Bretschko (1973), 11 — Haka i in. (et. al.) (1974), 12 — Zullini (1974, 1976), 13 — Pehofer (1977), 14 — Prejs (1977b), 15 — Gagarin (1978a, 1978b), 16 — Schiemer (1978), 17 — Zullini i (and) Ricci (1980), 18 — Ipat'eva i in. (et. al.) (1981), 19 — Veličko (1981), 20 — Eder i (and) Kirchengast (1982), 21 — Prejs i (and) Papińska (1983), 22 — Petuchov (1984), 23 — Prejs i (and) Bernard (1985), 24 — Prejs i (and) Lazarek (w druku — in press).

ków wodnych (tab. I—III). Nicienie bentosowe w wodach słodkich reprezentowane są przez kilkanaście (zbiorniki zaporowe) bądź kilkadziesiąt (drobne zbiorniki, litoral jezior eutroficznych) gatunków. Zasiedlają one głównie powierzchniową warstwę osadów dennych. W warstwie osadów do 4 cm głębokości zwykle występuje ponad 80% nicieni, nieliczne penetrują głębsze warstwy, sięgając 8 cm i głębiej (m. in. S t a ń c z y k o w s k a 1966, S t r a y e r 1985).

Spośród 26 gatunków nicieni licznie występujących w strefie dennej wspomnianych środowisk do najbardziej powszechnych dominantów należą *Tobrilus gracilis* i *Monhystera paludicola*. Często można do nich zaliczyć także *Ethmolaimus pratensis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Ironus tenuicaudatus*, *Monhystera macramphis* i *Paraplectonema pedunculatum* (tab. I).

W zbiornikach i ciekach oprócz gatunków typowo wodnych (głównie z rodzajów *Tobrilus*, *Ironus*, *Ethmolaimus*, *Chromadoridae*, *Monhystera*) występują też liczne amfibionty, żyjące zarówno w glebie jak

Tab. II. Średnia liczebność nicieni bentosowych (tys. osob. $\cdot m^{-2}$) w jeziorach (j) i zbiornikach zaporowych (z)

Average numbers of benthic nematodes (thous. ind. $\cdot m^{-2}$) in lakes (j) and reservoirs (z)

Zbiornik wodny Body of water	Źródło danych Source of data	Głębokość (m) Depth (m)			Typ troficzny Trophic state
		0—4	8—14	> 15	
Balaton (j)	Biro (1973)	31			eutroficzne — eutrophic
Char (j)	Prejs (1977b, 1977c)	400	450	702	ultraoligotroficzne — ultraoligotrophic
Gorkovskoe (z)	Gagarin (1978a)	43	18		eutroficzny — eutrophic
Ivankovskoe (z)	Gagarin (1978a)	31	13		eutroficzny — eutrophic
Mikołajskie (j)	Prejs (1977b)	255	35	7	eutroficzne — eutrophic
Mirror (j)	Strayer (1985)	1025	700		oligotroficzne — oligotrophic
Neusiedlersee (j)	Schiemer (1979)	230			eutroficzne — eutrophic
Novotroickoe (z)	Veličko (1981)	181	390		eutroficzny — eutrophic
Par (z)	Oden (1979)	1500			eutroficzny — eutrophic
Pääjärvi (j)	Holopainen i (and) Paasi- virta (1977)	138	121	60	oligotroficzne, mezohumusowe — oligotrophic, mesohumic
Peluga (j)	Petuchov (1984)	260			eutroficzne — eutrophic
Piburgersee (j)	Pehofer (1977)	104	112	7	meromiktyczne, alpejskie — meromictic, alpine
Rybinskoe (z)	Gagarin (1978a)	32	12		eutroficzny — eutrophic
Učinskoe (z)	Sacharova (1970)	75	brak danych no data	2	eutroficzny — eutrophic
Zegrzyńskie (z)	Prejs i (and) Bernard (1985)	159			eutroficzny — eutrophic
Żarnowieckie (j)	Prejs (1977b)	78	7	4	eutroficzne — eutrophic

i wodach, głównie w strefie przybrzeżnej (*Achromadora*, *Dorylaimidae*, *Mononchus*, *Plectus*, *Prismatolaimus* i in.) oraz gatunki typowo lądowe, dostające się do wód najprawdopodobniej przypadkowo (głównie z rzędów *Rhabditida* i *Tylenchida*).

Liczebność nicieni w różnych środowiskach dennych waha się od kilkuset do ponad miliona osobników na 1 m² i jest zwykle najwyższa w strefie litoralnej (tab. II). Wprawdzie dane zebrane w tab. II nie zawsze są równocenne i w wielu wypadkach mogą być sztucznie obniżone ze względu na stosowanie przez różnych autorów odmiennych metod badawczych (np. płukanie osadów na sitach o różnej wielkości oczek), niemniej obrazują one pewne tendencje w rozmieszczeniu nicieni w strefie dennej zbiorników słodkowodnych. O znacznych wahanach liczebności nicieni świadczą zarówno dane zebrane w różnych strefach (litoral, profundal), jak i w obrębie tych samych stref. Amplituda wahań liczebności jest najczęściej większa w strefie litoralnej niż w głębszych partiach zbiorników, co jest zapewne wynikiem bardziej zróżnicowanych warunków w środowiskach przybrzeżnych. Dla przykładu, Wasilewska (1973) badając nicienie pobraża Jeziora Mikołajskiego, maksymalne liczebności notowała w pobrzeżu wynurzonym. Z kolei w litoralu porośniętym roślinnością z reguły liczebność nicieni była kilkakrotnie wyższa niż w osadach litoralu bez makrofitów (Schiemer i in. 1969, Prejs 1970, 1976, Witkowski i Gutowska 1970).

2.2. Nicienie a trofia jezior

Mimo znacznego zróżnicowania liczebności nicieni w strefie litoralnej w zbiornikach eutroficznym ich średnia liczebność na ogół istotnie maleje wraz ze wzrostem głębokości i jest najniższa w głębokim profundalu, w przeciwieństwie do jezior oligotroficznym, w których różnice liczebności między tymi strefami są mniejsze (tab. II). Niestety stosunkowo ubogi materiał nie pozwala na traktowanie tych spostrzeżeń jako w pełni udokumentowanych wniosków. Wydaje się jednak, że porównanie liczebności nicieni w profundalu szeregu jezior o różnej trofii pośrednio wnosi wiele do omawianego problemu. Liczebność nicieni w profundalu jezior oligotroficznym jest w większości przypadków znacznie wyższa niż w jeziorach eutroficznym (tab. II, III). Jeziora silnie zeutrofizowane charakteryzują się bardzo niską liczebnością nicieni w profundalu, na ogół nie przekraczającą kilku tysięcy osobników na 1 m². Maksymalne liczebności, rzędu kilkuset tysięcy osobników na 1 m², notowane w profundalu szeregu jezior oligotroficznym, są porównywalne ze średnimi liczebnościami notowanymi w litoralu zbiorników eutroficznym.

Litoral jezior eutroficznym jest także strefą, w której notuje się największą liczbę gatunków nicieni. Dla przykładu, w litoralu jeziora

St. Moritz B o r n e r (1921) stwierdził 25 gatunków, w sublitoralu 19, a w profundalu tylko 8. Stopniowy spadek liczby gatunków od płytkiego litoralu (52) poprzez sublitoral (27) do profundalu (10) zanotowano także w Jeziorze Mikołajskim (P r e j s 1977b). Znacznie mniejszy spa-

Tab. III. Średnia liczebność nicieni (tys. osob. $\cdot m^{-2}$) i liczba gatunków w profundalu jezior o różnej trofii

Average numbers of nematodes (thous. ind. $\cdot m^{-2}$) and number of species in profundal of lakes of different trophic state

Jeziro i typ troficzny Lake and trophic state	Liczebność Numbers	Liczba gatunków Number of species	Źródło danych Source of data
Oligotrofia — Oligotrophy			
Czarny Gaśienicowy	97	9	} Prejs (1977c)
Finsevann	74	7	
Morskie Oko	88	9	
Wielki	29	9	
Zadni	45	8	
Zielony Gaśienicowy	726	12	
Cameron	90	6*	} Anderson i (and) De Henau (1980)
Emerald	700	brak danych no data	
Lower Waterton	122	5*	
Vorderer Finsterstaler	230	10	Bretschko (1973, 1984)
Mezotrofia — Mesotrophy			
Dadaj	137	9	Prejs (1977c)
Kierzlińskie	28	7	} Prejs i (and) Papińska (1983)
Piłakno	37	7	
Mamry Północne	4	6	} Gliwicz i in. (et al.) (1980)
Tałtowisko	8	7	
Eutrofia — Eutrophy			
Dgał Mały	<1	1	} Prejs (1977c)
Luterskie	10	5	
Piecek	2	3	
Sasek	10	3	
Bartał	25	4	
Gim	<1	1	
Gromskie	<1	1	} Prejs i (and) Papińska (1983)
Juno	4	4	
Kuc	25	4	
Lidzbarskie	1	3	
Maróz	27	2	
Ołów	<1	2	
Probarskie	<1	1	
Rzeckie	<1	2	
Sarż	<1	1	
Skanda	1	1	
Szeląg Mały	<1	1	

* Podano tylko rodzaje nicieni.

Only genera are given.

dek liczby gatunków wraz ze wzrostem głębokości obserwuje się w jeziorach oligotroficznym (Schneider 1922, Prejs 1977b). Duża liczba gatunków nicieni spotykanych w litoralu jezior eutroficznym i w całej strefie dennej jezior oligotroficznym kojarzy się zwykle z brakiem wśród nich zdecydowanego dominanta. W tym samym środowisku współwystępuje szereg spokrewnionych gatunków, głównie w obrębie rodzajów *Tobrilus*, *Monhystera*, *Chromadora* s.l. i *Dorylaimus* s.l.

W profundalu jezior oligotroficznym zwykle występuje więcej gatunków nicieni niż w profundalu jezior silnie zeutrofizowanym (tab. III). Ponadto wraz ze wzrostem trofii (od oligo- do hypertrofii) istotnie maleje zróżnicowanie gatunkowe mierzone wskaźnikiem Shannona-Weavera (Prejs 1977c). Ma to niewątpliwie związek z pogarszaniem się warunków tlenowych przy dnie. Badając nicienie w 20 jeziorach mezo- i eutroficznym wykazano istotną ujemną korelację między wskaźnikiem charakteryzującym deficyt tlenowy w hypolimnionie a wskaźnikiem różnorodności gatunkowej nicieni (Prejs i Papińska 1983).

Dane powyższe są zgodne z ogólną prawidłowością poziomego rozmieszczenia makrobentosu w jeziorach. Z badań m.in. Lundbecka (1926), Rzóski (1935), Brinkhursta (1974), Kajaka i Dusoge'a (1975) wiadomo, że strefą najbogatszą pod względem składu gatunkowego i biomasy jest litoral jezior eutroficznym. Wraz ze wzrostem głębokości makrobentos stopniowo ubożeje, co przejawia się zarówno w zmniejszaniu się liczby gatunków w obrębie poszczególnym grup, jak i w zaniku całych grup. Na ogół intensywność redukcji liczby grup i gatunków makrobentosu wraz ze wzrostem głębokości jest związana z typem troficznym zbiornika i jest ona mniejsza w zbiornikach oligotroficznym niż eutroficznym. W jeziorach silnie zeutrofizowanym makrobentos profundalu jest znacznie uboższy niż w umiarkowanie eutroficznym (Wiśniewski i Dusoge 1983).

Są jednak znaczne różnice w obfitości makrobentosu i nicieni w obu typach zbiorników. W jeziorach oligotroficznym liczebność i biomasa makrofauny profundalnej jest na ogół dużo niższa niż w umiarkowanie eutroficznym (Berg 1938, Wetzel 1975, Saether 1980). W wypadku nicieni ich maksymalne liczebności w profundalu jezior oligotroficznym znacznie przewyższają wartości podawane dla jezior mezo- i eutroficznym (tab. II, III). Wydaje się, że mała zawartość materii organicznej w osadach dennym jezior oligotroficznym, będąca m.in. czynnikiem ograniczającym obfitość makrofauny, jest mniej istotna dla nematofauny. Wielu autorów (Lee i in. 1977, Alongi i Tietjen 1980, Platt i Warwick 1980, Jensen 1987) wskazuje na znaczną selektywność w odżywianiu się nicieni, co z jednej strony umożliwia koegzystencję gatunkom pokrewnym, z drugiej zaś być może wpływa na efektywniejsze wykorzystanie różnorodnego pokarmu.

Wśród nicieni bentosowych wód słodkich gatunkiem o największej frekwencji i bardzo często dominującym pod względem liczebności jest *Tobrilus gracilis*. Niejednokrotnie występuje on jako jedyny w profundalu jezior silnie zeutrofizowanych (Prejs 1977c, Prejs i Papińska 1983). W badaniach pionowego rozmieszczenia nicieni w osadach dennych Neusiedlersee (Schiemer i in. 1969) wykazano, że *T. gracilis* może penetrować poniżej 4 cm w głąb osadów. W mule bogatym w materię organiczną gatunek ten osiągał maksimum liczebności w beztlenowej warstwie osadów, co wskazuje na anaerobowy metabolizm. Prowadząc badania laboratoryjne nad oddychaniem *T. gracilis* Schiemer i Duncan (1974) wykazali, że w żadnym stadium życiowym nie jest on obligatoryjnym beztlenowcem. Niemniej jednak porównanie aktywności metabolicznej *Tobrilus gracilis* z innymi wolno żyjącymi nicieniami wykazało, że konsumpcja tlenu przez osobniki tego gatunku była zdecydowanie niższa niż u innych gatunków. Oszczędny metabolizm oddechowy może świadczyć o przystosowaniu się tego gatunku do życia w środowisku o niskiej koncentracji tlenu lub w warunkach całkowicie beztlenowych, dzięki częściowo fermentacyjnemu metabolizmowi, nawet w sytuacji gdy tlen jest dostępny w środowisku. Przejawem adaptacji może być także stwierdzone przez Nussa (1984) pojawianie się większej ilości krystaloidów w mięśniach *T. gracilis* w okresie letnim. Krystaloidy te, związane z mitochondriami, zawierają dużą ilość siarki, co sugeruje, że spełniają one rolę w detoksykacji siarkowodoru.

Wiadomo ponadto, że kilka innych gatunków słodkowodnych nicieni jest w stanie przetrwać w warunkach anaerobowych. Liczna populacja *Eudorylaimus andrassyi* (Meyl.) przeżywała w profundalu jeziora Tiberias w warunkach całkowicie beztlenowych, w temperaturze 15—18°C przez 8 miesięcy (Pori i Masry 1968). *Dorylaimus* sp. był znajdowany w warunkach beztlenowych w środowisku bagnistym przez Banage'a (1966). W warunkach eksperymentalnych w temperaturze 20—25°C nicienie te przeżywały do 86 dni bez tlenu. Wydaje się, że osobniki dorosłe lepiej znoszą warunki beztlenowe niż larwy, które zwykle występują w powierzchniowej warstwie osadów, jak to było stwierdzone u *Paraplectonema pedunculatum* (Ott i Schiemer 1973). Tym kilku gatunkom słodkowodnym występującym w środowiskach o okresowych deficytach tlenu i bogatych w siarkowódór można przeciwstawić w morzach całe różnorodne zgrupowanie nicieni charakterystycznych dla osadów anaerobowych (Ott i Schiemer 1973, Jensen 1986).

3. Nicienie peryfitonowe

Podobnie jak w mejofaunie bentosowej litoralu nicienie w peryfitonie są jednym z głównych składników mejofauny, stanowiąc od 35 do ponad 90% ogólnej liczebności (Bownik 1970, Prejs 1983, Pie-

Tab. IV. Udział procentowy gatunków nicieni dominujących w peryfitonie różnych środowisk
Relative abundance (%) of dominant species of periphytic nematodes in different habitats

Gatunek Species	Źródło danych* Source of data												
	1		2		3	4	5	6		7		8	
	a	b	a	b				a	b	a	b	a	b
<i>Chromadorina bioculata</i> (Schultze)				20		77	20—80	20—60	60—90				30—60
<i>Ch. viridis</i> (Linstow)	57	13		10									40—60
<i>Punctodora ratzeburgensis</i> (Linstow)	42	83	16	70			20—70		10—30	82	87		
<i>Chromadora</i> s.l.					85—100								
<i>Plectus granulatus</i> Bastian			20										
<i>P. parvus</i> Bastian												60—80	
<i>Dorylaimus filiformis</i> (Bastian)			50										
<i>Diplogaster rivalis</i> (Leydig)								30—60					
<i>Tobrilus</i> sp.							15—60						

* 1 — Micoletzky (1925) (jez. Esrom — Esrom Lake, a — *Myriophyllum*, b — *Potamogeton*), 2 — Pieczyńska (1959) (jez. Tajty — Lake Tajty, a — kamienie — stones, b — *Phragmites*), 3 — Pieczyńska (1961) (28 jezior — lakes), 4 — Croll i (and) Zullini (1972) (staw — pond, *Cladophora*), 5 — Winiszewska (1979) (*Nuphar*), 6 — Prejs (1983) (Jez. Mikołajskie — Mikołajskie Lake, *Potamogeton*, a — zanieczyszczone ściekami — polluted, b — nie zanieczyszczone — unpolluted), 7 — Jensen (1984a) (a — Bałtyk — Baltic, b — estuarium, Dania — estuary, Denmark), 8 — Pieczyńska i (and) Banaś (1984) (Jez. Zegrzyńskie — Zegrzyńskie Lake, płyty betonowe — concrete blocks, a — wynurzone — emergent, b — zanurzone — submerged).

czyńska i Banaś 1984). W przeciwieństwie do bentosu zgrupowanie nicieni peryfitonowych zdominowane jest przez niewielką liczbę gatunków. Do najczęstszych dominantów, bez względu na rodzaj podłoża, należą: *Chromadorina bioculata*, *Punctodora ratzeburgensis* oraz *Chromadorina viridis* (tab. IV). Mają one gruczoły ogonowe będące swoistym przystosowaniem do życia na powierzchni, wytwarzające klejącą wydzielinę zastygającą w postaci nitek, co umożliwia szybkie i trwałe przytwierdzenie się do podłoża. Inną cechą charakterystyczną tej grupy nicieni jest zdolność do szybkich ruchów. Dla przykładu, dorosłe osobniki *Chromadorina bioculata* wykonują do 7 ruchów falujących na sekundę w 20°C i teoretycznie biorąc są w stanie przemieścić się w ciągu godziny na odległość 1,2 m (Croll i Zullini 1972). Inny gatunek, *Chromadorita tenuis* (Schneider), jest w stanie przemieszczać się aktywnie z osadów dennych na powierzchnię roślin. Eksperymenty laboratoryjne świadczą o tym, iż nicienie te mogą odbierać bodźce chemiczne płynące od roślin (Jensen 1981).

W peryfitonie wykształca się cała sieć powiązań między glonami a nicieniami. W eksperymentach laboratoryjnych Meschkat (1934) stwierdził, że nicienie dopóty nie zasiedlają gładkiej powierzchni, dopóki nie powstaną odpowiednie punkty zaczepu w postaci osiadłych okrzemek. Z kolei nicienie poprzez wytwarzanie śluzowych nici dają możliwość łatwiejszego osiadania innym glonom i organizmom zwierzęcym. Biorąc pod uwagę znaczne zagęszczenie nicieni w peryfitonie, dochodzące do 11 000 osob./100 cm² podłoża (Pieczyńska 1964) wydaje się, że nicienie pełnią znaczną rolę strukturotwórczą w zespole, jakim jest peryfiton.

Także w środowisku morskim występują specyficzne zgrupowania nicieni naroślinnych (przegląd piśmiennictwa Heip i in. 1985). Podobnie jak w wodach słodkich są one na ogół zdominowane przez kilka gatunków, które stanowią 80—90% ogólnej liczebności. Są to przede wszystkim kosmopolityczne gatunki z rodzin *Chromadoridae* i *Monhysteridae*, występujące licznie niezależnie od rodzaju podłoża. Zwraca uwagę fakt, że w środowiskach mezohalinowych dominuje liczebnie *Punctodora ratzeburgensis*, gatunek będący częstym dominantem w peryfitonie jezior eutroficznych (tab. IV).

Maksymalne liczebności nicieni peryfitonowych przewyższają maksymalne liczebności nicieni bentosowych (tab. II, V). Liczebność nicieni peryfitonowych wykazuje znaczne wahania zależnie od podłoża, na których występują, pory roku, a przede wszystkim od trwałości tych podłoży w środowisku. Pieczyńska (1964) badając zgrupowanie nicieni zasiedlających powierzchnię trzciny stwierdziła w ciągu roku jeden bardzo wyraźny szczyt liczebności w okresie wiosennym, spowodowany masowym rozmnażaniem się dominujących gatunków. W kolejnych latach wiosenny szczyt liczebności powtarzał się, występując wcześniej

lub później, w zależności od długości okresu zlodzenia i temperatury wody. W przypadku peryfitonu na roślinności zanurzonej czynnikiem nadrzędnym jest oczywiście cykl fenologiczny roślin. W peryfitonie na *Potamogeton lucens* i *P. perfoliatus*, roślinach pojawiających się wiosną i gnijących jesienią, stwierdzono stopniowy wzrost zagęszczenia nicieni od wiosny i wyraźny szczyt w okresie jesiennym, natomiast w peryfitonie porastającym „zimujące” w zbiornikach *Elodea canadensis* i *Myriophyllum spicatum* występowały dwa wyraźne szczyty liczebności wiosną i jesienią (B o w n i k 1970). Być może jesienny wzrost liczebności fauny naroślinnej jest związany z poprawą warunków troficznych na rozkładających się roślinach.

Tab. V. Liczebność nicieni (tys. osob. $\cdot m^{-2}$) w peryfitonie porastającym różne podłoża

Numbers of nematodes (thous. ind. $\cdot m^{-2}$) in periphyton attached to different substrates

Źródło danych Source of data	Podłoże Substrate	Liczebność (zakres wahań) Numbers (range)
Bownik (1970)	<i>Potamogeton lucens</i> L.	13—800
	<i>P. perfoliatus</i> L.	13—180
	<i>Elodea canadensis</i> Michx.	200—780
	<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	40—1385
Pieczyńska (1976)	<i>Phragmites australis</i>	74—790
Jensen (1984a)	<i>Potamogeton pectinatus</i> L.	39—100
	<i>P. perfoliatus</i> L.	maks. (max) 60
	<i>Cladophora glomerata</i> (L.)	maks. (max) 5000

Czynnikiem wpływającym na zmiany liczebności i struktury gatunkowej nicieni peryfitonowych jest falowanie. Ma ono wpływ na wypłukiwanie, ale także i na rozprzestrzenianie się nicieni. W czasie silnego falowania stwierdzono pojawianie się nicieni w wodzie litoralnej, a ich liczebność była zależna od intensywności falowania (P i e c z y ń s k a 1964). Do wody dostają się nicienie wypłukiwane przez fale głównie z peryfitonu, ale także, choć zapewne w mniejszym stopniu, z osadów dennych. Wymywanie nicieni przez fale jest ponadto czynnikiem umożliwiającym dostawanie się dennych gatunków do peryfitonu, a gatunków peryfitonowych do osadów dennych. W warunkach naturalnych falowanie o przeciętnej sile wymywa z peryfitonu niewielką liczbę osobników. P i e c z y ń s k a (1964) stwierdziła, że po 10 godz. falowania o średniej intensywności wypłukiwało się z peryfitonu około 1% nicieni. Tak więc, poza skrajnymi przypadkami, falowanie nie jest czynnikiem niszczącym biocenozę peryfitonową, spełnia natomiast pozytywną rolę, umożliwiając rozprzestrzenianie się nicieniom. Analizując skład gatunkowy i strukturę dominacji nicieni peryfitonowych w różnych środo-

wiskach litoralnych (Pieczyńska 1961, 1964, Pieczyńska i Spodniewska 1963) wykazano, że nawet bardzo różne podłoża, jeśli są usytuowane w tym samym punkcie zbiornika, są zasiedlane przez zgrupowanie podobne pod względem liczebności i składu gatunkowego i to na znacznych przestrzeniach litoralu. Obserwuje się natomiast znaczne różnice na różnych stanowiskach w obrębie tego samego jeziora. Może to zależeć od struktury samego peryfitonu i stopnia jego zwartości (Pieczyńska 1959), od wahań poziomu wody i okresowego odsłaniania peryfitonu (Pieczyńska i Banaś 1984) czy obniżenia się ilości tlenu w wyniku dopływu ścieków komunalnych (Prejs 1983). Nicienie z rodziny *Chromadoridae* są bardzo wrażliwe na brak tlenu w środowisku. W badaniach laboratoryjnych stwierdzono 100% śmiertelności nicieni naroślinnych w warunkach beztlenowych (Jensen 1984a).

4. Nicienie strefy korzeniowej i minujące tkankę roślinną

Nicienie gromadzą się w pobliżu systemu korzeniowego roślin, o czym świadczą ich znacznie wyższe liczebności w osadach dennych wokół roślin niż w osadach bez makrofitów (Prejs i Wiktorzak 1976, Prejs 1977a). Nie dotyczy to jednak w równej mierze wszystkich gatunków spotykanych w osadach dennych litoralu. Badania Prejs (1973, 1977a, 1983) oraz Gagarina (1978c, 1978d) dostarczyły dowodów, iż strefa korzeniowa roślin wodnych jest miejscem bytowania specyficznego zgrupowania nicieni różniącego się zarówno od zgrupowania peryfitonowego jak i bentosowego. W strefie korzeniowej zwykle dominują *Dorylaimidae*: *Dorylaimus*, *Laimydorus* i *Mesodorylaimus*. Poza tym znaczny udział mają rzadko spotykane poza strefą korzeniową nicienie z rodzajów *Calolaimus* (syn. *Dorylaimoides*), *Chronogaster*, *Chrysonemoides*, *Cryptonchus*, *Hirschmanniella* i *Panagrolaimus*. Wszystkie te nicienie mogą wnikać do tkanki części podziemnych roślin, gdzie często osiągają znaczne zagęszczenia. Na dowód tego, jak wyraźne są różnice w składzie gatunkowym i strukturze dominacji między zgrupowaniami nicieni zasiedlających osady denne bez roślin a zgrupowaniami nicieni strefy korzeniowej i tkanki części podziemnych, można posłużyć się danymi z Jeziora Mikołajskiego (Prejs i Wiktorzak 1976). Wartości wskaźnika podobieństwa składu procentowego między porównywanymi zgrupowaniami były niskie ($P = 8,5-33,5\%$), przy znacznym podobieństwie pomiędzy tymi samymi zgrupowaniami (rys. 1).

Można wymienić szereg powodów, dla których nicienie skupiają się w strefie korzeniowej roślin. Wśród nich na pierwszy plan wysuwają się warunki tlenowe oraz pokarm. Stwierdzone u wielu makrofitów wydzielanie tlenu z korzeni (Sand-Jensen i in. 1982) prowadzi do wniosku, że w strefie korzeniowej panują lepsze warunki niż w otacza-

O _I						
O _{III}	68,9					
S _I	24,5	24,8				
S _{III}	15,4	13,8	66,5			
R _I	33,5	19,3	44,2	49,3		
R _{III}	8,5	13,3	23,2	47,0	45,0	
	O _I	O _{III}	S _I	S _{III}	R _I	R _{III}

Rys. 1. Podobieństwo struktury dominacyjnej nicieni [%S = Σ min. (a, b)] w osadach dennych bez roślin (O), strefie korzeniowej (S) i tkance części podziemnych *Potamogeton perfoliatus* (R) na dwóch stanowiskach w litoralu Jeziora Mikołajskiego (I i III). Na podstawie danych Prejs i Wiktorzak (1976)

Diagram of similarity of nematode dominance structure [%S = Σ min. (a, b)] in bottom sediment without plants (O), root region (S) and in the tissues of underground parts of *Potamogeton perfoliatus* (R) at two sites (I i III) in the littoral of Lake Mikołajskie. Based on Prejs and Wiktorzak (1976)

jących osadach, co wpływa także korzystnie na rozwój bakterii tlenowych (Hansen i Andersen 1981). Obfitość bakterii, wydzieliny korzeniowe i rozkładająca się tkanka roślinna stwarzają dobre warunki pokarmowe dla wielu grup nicieni. Tylko niewielka część nicieni żyjących w strefie korzeniowej może wykorzystywać tkankę roślinną jako pokarm. Najpowszechniejszymi fitofagami związanymi z częściami podziemnymi roślin wodnych są *Hirschmanniella* spp. (Prejs 1986a) oraz *Aphelenchoides* spp. penetrujące głównie części zielone (Gerber i in. 1986). W piśmiennictwie są doniesienia o występowaniu w roślinach wodnych szeregu gatunków nicieni znanych jako pasożyty roślin lądowych (przegląd piśmiennictwa Gerber i Smart 1987 a, Prejs 1987). Dane te dotyczą na ogół pojedynczych znalezisk i trudno na razie osądzić, czy nicienie te są przykładem gatunków przystosowujących się do życia w roślinach wodnych, czy też dostały się do nich przypadkowo. W każdym razie mając na uwadze dane o występowaniu nicieni — pasożytów roślin lądowych w środowisku wodnym, nie można wykluczyć, że rośliny wodne pełnią rolę rezerwowych gospodarzy. Mając możliwość ponownego przedostania się wraz z wodą na pola, nicienie te byłyby potencjalnym źródłem infekcji roślin uprawnych. Do tej pory najlepiej jest poznana nematofauna ryżu (*Oryza sativa* L.). W roślinie tej stwierdzono ponad 100 różnych gatunków nicieni-fitofagów, wśród których dominują na ogół rodzaje *Hirschmanniella*, *Ditylenchus* i *Aphelenchoides* (Fortuner i Merny 1979).

W częściach podziemnych makrofitów wodnych oprócz *Hirschmanniella* (*Tylenchida*) występują licznie także *Dorylaimida*, głównie *Calolaimus* i *Chrysonemoides* (Prejs 1977a, 1986a, Gagarin 1978d). Zwykle zagęszczenie tych nicieni w kłęczach gnijących i pokrytych plamami nekrotycznymi jest wiele razy wyższe niż w kłęczach zdrowych. Analiza zagęszczenia i dominacji poszczególnych gatunków nicieni w różnego rodzaju plamach nekrotycznych i zniszczeniach powstałych na kłęczach trzech gatunków rdestnic (*Potamogeton lucens*, *P. perfoliatus* i *P. pectinatus*) doprowadziła do wniosku, że plamy te są wynikiem aktywności nicieni, głównie najpowszechniejszego w naszych jeziorach fitofaga *Hirschmanniella gracilis* (de Man), oraz w mniejszym stopniu *Calolaimus ditlevseni* (Micoletzky) i *Chrysonemoides limigenus* Siddiqi (Prejs 1986b). Stwierdzono istotną korelację między zagęszczeniem tych nicieni w częściach podziemnych rdestnic a stopniem zniszczenia kłęczy (Prejs 1987). Zwykle największe zagęszczenie *H. gracilis* (rzędu kilkuset osobników na 1 g św.m.), notowano w częściach podziemnych *P. pectinatus*; w tej też roślinie stwierdzono największy udział kłęczy z żółtymi plamami. Zagęszczenie tych nicieni w *P. pectinatus* było kilkadziesiąt razy wyższe niż u dwóch pozostałych rdestnic, a *Hirschmanniella* stanowiła ponad 90% wszystkich nicieni. Warto dodać, iż maksymalne zagęszczenie *Hirschmanniella* w *P. pectinatus* w jeziorach mazurskich (Prejs 1986a) dorównuje zagęszczeniu nicieni tego rodzaju w korzeniach ryżu (Yamsonrat 1967).

Powyższe wyniki oraz dane dotyczące szeregu innych makrofitów wodnych (Gagarin 1978d, Prejs w druku) świadczą, że spośród badanych roślin tylko *P. pectinatus* jest dobrą rośliną żywicielską dla *H. gracilis*. Dodatkowym argumentem może być stwierdzenie istotnie większego udziału larw *Hirschmanniella gracilis* w skupieniach nicieni w żółtych plamach w kłęczach *P. pectinatus* niż w plamach na kłęczach obu pozostałych gatunków rdestnic (Prejs 1987). Z badań przeprowadzonych w 32 jeziorach wynika, że do masowego rozwoju *H. gracilis* w *P. pectinatus* dochodziło tylko w sytuacjach, gdy rośliny te rosły w dużych jednogatunkowych agregacjach, w litoralu poddanym wpływowi ścieków komunalnych (Prejs 1986a). Wiadomo, że istnieje zależność między obfitością *H. gracilis* w osadach i roślinach (Prejs 1987). Zatem w środowiskach o dużej koncentracji dobrych roślin żywicielskich można spodziewać się gromadzenia się znacznej liczby tych fitofagów w sąsiadujących osadach, a w konsekwencji wzrostu potencjalnych możliwości infekcji innych gatunków roślin. Biorąc pod uwagę zmiany zachodzące wraz z eutrofizacją w składzie roślinności litoralu, polegające m.in. na zastępowaniu szeregu gatunków roślin naczyniowych przez mniej czuły na zanieczyszczenia *P. pectinatus* (Ozimek i Kowalczewski 1984, Pieczyńska i in. w druku), można przewidywać wzrost liczebności tego fitofaga w litoralu jeziornym.

Jak już wspomniano wcześniej, w częściach podziemnych roślin wodnych, poza *Hirschmanniella*, występują jeszcze licznie nicienie z rodzaju *Calolaimus*. Występujący u nas gatunek *C. ditlevseni* z różną intensywnością zasiedla trzy badane gatunki rdestnic (Prejs 1986a, 1987). Najczęściej spotykany jest w *P. lucens*, nieco rzadziej w *P. perfoliatus* i tylko sporadycznie w *P. pectinatus*. Wydaje się, że poza fizyczną dostępnością kłączy poszczególnych gatunków rdestnic przyczyną omawianych różnic są niejednakowe możliwości rozwoju *Calolaimus ditlevseni* w tych roślinach. Wiąże się to zarówno z morfologią i biologią tego gatunku (duże rozmiary ciała, krótki sztylet, długi cykl życiowy) jak i biologią roślin gospodarzy, szczególnie długością ich cyklu rozwojowego, będącego wyznacznikiem trwałości środowiska życia dla nicieni. *P. lucens* i *P. perfoliatus* są bylinami, natomiast *P. pectinatus* w szeregu eutroficznych jezior naszej strefy klimatycznej ma jednoroczny cykl życiowy. Niewykluczone, że dla długowiecznego gatunku, jakim jest *Calolaimus ditlevseni*, inwestowanie w rozwój w roślinach, które jesienią całkowicie obumierają, może być nieopłacalne. *P. lucens* i *P. perfoliatus*, zimujące w postaci kłączy, są niewątpliwie bardziej stabilnym środowiskiem życia dla tych nicieni niż całkowicie rozkładający się jesienią *P. pectinatus*, tym bardziej że wiele wskazuje na to, iż nicienie raczej przemieszczają się wzdłuż kłączy, a nie wnikają do roślin przez korzenie (Prejs 1987). Prawdopodobnie przy zasiedlaniu części podziemnych roślin te duże, posiadające krótki sztylet nicienie, korzystają z różnego typu mechanicznych zniszczeń na powierzchni. Przykładem takich zniszczeń mogą być otwory z gnijącymi miejscami na kłączach pozostawione przez larwy *Donacia* sp. Jak stwierdzono podczas badań w Jeziorze Mikołajskim, liczba tych otworów na kłączach *P. lucens* i *P. perfoliatus* była istotnie większa niż na kłączach *P. pectinatus*, co skorelowane było z dużo częstszym i liczniejszym występowaniem w nich nicieni z rodzaju *Calolaimus* (Prejs 1987).

Wiedza na temat zasięgu, stopnia i skutków zniszczeń powodowanych przez nicienie w zasiedlanych przez nie roślinach wodnych jest wciąż bardzo skąpa. Przede wszystkim zbyt mało jest kontrolowanych eksperymentów z inokulacją nicieni do roślin. Szacunkowe dane Prejs (1986b) wskazują, że udział kłączy z żółtymi plamami, w których stwierdzono skupianie się nicieni, osiągał ponad 20% biomasy całkowitej kłączy *P. pectinatus*. Gerber i Smart (w druku b) stwierdzili eksperymentalnie, że *Hirschmanniella caudacrena* Sher jest patogenem w stosunku do *Ceratophyllum demersum* L. Symptomami choroby były odbarwienie tkanki oraz deformacja łodyg. Przy bardzo dużych inicjalnych zagęszczeniach nicieni (500 osob. na roślinę) stwierdzono gnicie i śmierć rośliny w ciągu 8 tygodni. U innej rośliny (*Hydrilla verticillata* L.), inokulowanej tym samym gatunkiem nicienia, nie stwierdzono objawów

porażenia. W warunkach naturalnych Gerber i in. (1986) stwierdzili, że pączki szczytowe *Hydrilla verticillata* są atakowane przez *Aphelenchoides fragariae* Ritzema Bos. Duże zagęszczenie tych nicieni powodowało zniszczenie komórek merystematycznych. Autorzy ci proponują wykorzystanie nicieni-pasożytów roślin wodnych do walki biologicznej z nadmiernie rozwijającą się roślinnością wodną. Takie próby musiałyby być jednak poprzedzone intensywnymi badaniami relacji nicienie-rośliny wodne. Jeszcze ciągle mamy trudności z określeniem statusu troficznego nicieni żyjących i rozwijających się w makrofitach. Samo stwierdzenie, że dany gatunek występuje w roślinie, nie upoważnia do nazwania go pasożytem, jak to niejednokrotnie miało miejsce. Dla przykładu, wśród nicieni minujących części podziemne roślin z rodzaju *Potamogeton*, tylko *Hirschmanniella* jest prawdziwym fitofagiem, którego można uznać za pasożyta. Dwa inne licznie występujące w tych roślinach rodzaje *Calolaimus* i *Chrysonemoides* najprawdopodobniej wykorzystują głównie rozkładającą się tkankę roślinną i są komensalami. Natomiast nicienie z rodziny *Dorylaimidae* jako grupa o najszerszym spektrum pokarmowym (glony, bakterie, rozkładająca się tkanka roślinna) są najmniej ściśle związane z roślinami (Prejs 1987).

5. Nicienie wód zanieczyszczonych

Zainteresowanie nematofauną wód zanieczyszczonych datuje się od wczesnych lat pięćdziesiątych. Hirschmann (1952) badając nicienie szeregu środowisk wodnych o różnym stopniu zanieczyszczenia doszła do wniosku, że wraz ze wzrostem zanieczyszczenia wzrasta znaczenie *Rhabditidae* i *Diplogasteridae*. W późniejszych pracach (przeгляд piśmiennictwa — patrz Schiemer 1975) ustalono, że nicienie te dominują zwykle w środowiskach bogatych w rozkładającą się materię organiczną, poddanych wpływowi ścieków komunalnych oraz w basenach i odstojnikach oczyszczalni ścieków. W środowiskach tych najliczniej występują *Diplogasteritus nudicapitatus* (Steiner), *Paroigolaimella bernensis* (Steiner), *Mononchoides striatus* (Bütschli) oraz *Rhabditis* s.l. Są to nicienie odżywiające się głównie pokarmem bakteryjnym, charakteryzujące się krótkim cyklem życiowym, rzędu kilku dni, oraz dużą płodnością.

Zullini (1976) w badaniach rzeki Seveso (Włochy) stwierdził, że liczebność nicieni znacznie wzrastała na stanowiskach poddanych wpływowi ścieków (komunalnych i przemysłowych), przy jednoczesnym znacznym spadku liczby gatunków i ogólnej różnorodności gatunkowej. Powiązanie składu gatunkowego nicieni z danymi o warunkach fizyczno-chemicznych panujących na poszczególnych stanowiskach rzecznych doprowadziło do wniosku, iż podobnie jak w oczyszczalniach ścieków,

Rhabditidae dominują w środowiskach bardzo silnie zanieczyszczonych, natomiast *Diplogasteridae* w warunkach średniego zanieczyszczenia. Gatunkiem wskaźnikowym średnio zanieczyszczonych wód jest *Paroigolaimella bernensis*, nieco bardziej — *Acrostichus* (syn. *Diplogasteritus*) *nudicapitatus*, zaś *Rhabditis oxycera* de Man jest wskaźnikiem najbardziej zanieczyszczonych wód.

Eder i Kirchengast (1982) w badaniach czystych i zanieczyszczonych odcinków rzeki Mur (Austria) stwierdzili zmiany w składzie zgrupowań nicieni w miarę wzrostu zanieczyszczenia, wyrażające się spadkiem udziału *Tripyla glomerans* Bastian, *Tobrilus husmanni* (Altherr) i *T. pellucidus* (Bastian), a znacznym wzrostem udziału *Tobrilus gracilis* i *Paroigolaimella bernensis*. Jak wspomniano wcześniej, *Tobrilus gracilis* jest gatunkiem najbardziej wytrzymałym na brak tlenu w środowisku i występuje często jako jedyny gatunek nicieni w jeziorach silnie zeutrofizowanych (Prejs i Papińska 1983). Arthington i in. (1986) podają, że także inny gatunek z tego rodzaju, *T. diversipapillatus* (Daday), mógłby być indykatozem organicznych i toksycznych zanieczyszczeń. Z kolei Prejs (1983) zanotowała zmiany w strukturze dominacyjnej nicieni peryfitonowych w litoralu Jeziora Mikołajskiego poddanym wpływowi ścieków komunalnych. Zmiany te polegały na zastępowaniu dominujących zwykle w peryfitonie *Chromadoridae* przez mniej czułe na zanieczyszczenia *Diplogaster rivalis* i *Monhystera stagnalis*.

W kilku pracach dyskutowana jest możliwość użycia nicieni jako wskaźników zanieczyszczenia wód ze względu na ich stosunkowo krótki cykl życiowy, dużą różnorodność gatunkową oraz znaczną tolerancję szeregu gatunków na zanieczyszczenia (V. R. Ferris i J. M. Ferris 1979, Eder 1982, Khera i Randhawa 1985). W systemie saprobów są one uwzględniane jako dobre indykatory poszczególnych stref zanieczyszczenia (Sladeczek 1973).

W ostatnich latach pojawiło się wiele prac na temat cyklu życiowego i bioenergetyki niektórych gatunków — *Caenorhabditis briggsae* Dougherty, *Rhabditis curvicaudata* (Schneider), *Diplogasteritus nudicapitatus*, *Paroigolaimella bernensis*, *Eudiplogaster pararmatus* (Schneider) i *Plectus palustris* de Man — występujących w środowiskach mezo- i polisaprobowych (Schiemer i in. 1980, Schiemer 1982a, 1982b, 1983, Romainy i in. 1983, Woombis i Laybourn-Parry 1984a, 1984b, 1985). Dane te będą bardzo pomocne w badaniach nad zastosowaniem nicieni jako bioindikatorów zanieczyszczenia środowiska. Wydaje się jednak, iż obecna wiedza na temat biologii i ekologii innych grup nicieni, występujących zazwyczaj w środowiskach mniej zanieczyszczonych, jest jeszcze ciągle skąpa.

6. Grupy troficzne nicieni

Nicienie słodkowodne, podobnie jak inne grupy nicieni, odżywiają się różnym pokarmem roślinnym i zwierzęcym. Istnieje niewątpliwy związek między budową morfologiczną torebki gębowej nicieni a rodzajem pobieranego przez nie pokarmu. W klasycznej już troficznej klasyfikacji nicieni morskich, opartej głównie na wielkości i stopniu uzbrojenia torebki gębowej (zęby, ząbki, sztylet), *Wiesser* (1953) wyróżnił następujące grupy troficzne:

1A — nicienie o małej, nieuzbrojonej torebce gębowej, odżywiające się drobnymi cząstkami pokarmu, głównie bakteriami, w sposób selektywny,

1B — niewybiórcze detrytusofagi o nieuzbrojonej, dobrze wykształconej torebce gębowej, odżywiające się cząstkami o różnej wielkości,

2A — gatunki odżywiające się glonami, będące w stanie dzięki odpowiedniemu uzbrojeniu torebki gębowej zeskrobywać glony poroślowe,

2B — drapieżne (i wszystkożerne), posiadające silną i zróżnicowaną armaturę w dobrze rozwiniętej torebce gębowej.

Pewną modyfikację powyższej klasyfikacji, na podstawie obserwacji odżywiania się kilkunastu gatunków nicieni słonawowodnych, przeprowadzili *Romeyn i Bowman* (1983).

Każda klasyfikacja uwzględniająca głównie limitację wielkości cząstek pokarmu poprzez budowę i działanie aparatu gębowego i przypisująca poszczególnym gatunkom określony status troficzny musi zawierać bardzo dużo uproszczeń. Dotyczy to głównie grupy detrytusofagów, które mogą odżywiać się zarówno cząsteczkową materią skolonizowaną przez bakterie, jak i pojedynczymi komórkami żywych glonów, w zależności od zasobów środowiska. Są też dane świadczące o tym, że nicienie mogą wykorzystywać rozpuszczoną materię organiczną (*Chia i Warwick* 1969, *Lopez i in.* 1979, *Jensen* 1986). *Jensen* (1987) kwestionuje arbitralny podział grupy detrytusofagów oraz zaliczenie większości nicieni z dużą, uzbrojoną torebką gębową do drapieżników. Uważa on, że wśród tzw. drapieżników jest więcej gatunków odżywiających się martwymi zwierzętami niż aktywnie polujących. Inne klasyfikacje troficzne nicieni, oparte w dużym stopniu na informacjach o odżywianiu się poszczególnych taksonów, dotyczą głównie nicieni glebowych (*Nielsen* 1949, *Banage* 1963, *Wasilewska* 1971, *Yeates* 1971).

Biorąc pod uwagę wszystkie wątpliwości związane z próbami klasyfikacji zwierząt bez uwzględniania zasobów pokarmowych w konkretnym środowisku, można wyróżnić wśród powszechnie spotykanych słodkowodnych nicieni pięć grup troficznych. Są to:

1. Nicienie odżywiające się głównie bakteriami i drobnymi cząstkami detrytusu (*Chronogaster*, *Cryptonchus*, *Ethmolaimus*, *Monhystera*, *Paraplectonema*, *Plectus*, *Rhabditidae* i większość *Diplogasteridae*).

2. Nicienie odżywiające się drobnymi glonami, głównie okrzemkami (*Chromadorina*, *Chromadorita*, *Punctodora*).

3. Fitofagi obligatoryjne, odżywiające się płynną zawartością tkanek roślinnych (*Aphelenchoides*, *Hirschmanniella* i inne *Tylenchida*).

4. Drapieżne, odżywiające się mikrofauną, innymi nicieniami oraz małymi skąposzczetami (*Ironus*, *Mononchus*).

5. Wszystkożerne, których pokarmem są glony, detrytus, jaja nicieni oraz najprawdopodobniej mikrofauna (*Eudorylaimus*, *Dorylaimus*, *Laimydorus*, *Mesodorylaimus*, *Tobrilus*, *Tripyla*).

Wiedza na temat odżywiania się nicieni wodnych jest ciągle skąpa (przegląd piśmiennictwa Heip i in. 1985, Jensen 1987). Dane uzyskane na podstawie analizy zawartości przewodów pokarmowych są często wątpliwe, głównie ze względu na to, że oparte są na obserwacjach tylko trudno strawialnych składników pokarmowych. Poza tym metoda ta jest bezużyteczna w wypadku nicieni odżywiających się płynną zawartością. Pozostają prace eksperymentalne, uwzględniające zarówno obserwacje nad odżywianiem się nicieni jak i ich hodowle na określonych rodzajach pokarmu. Większość tych prac dotyczy gatunków morskich, w tym głównie *Chromadoridae*. Powszechnie uważa się, że *Chromadoridae* (a więc i gatunki słodkowodne z grupy *Chromadora* s.l.) odżywiają się głównie glonami. Mniejsze glony mogą być zjadane w całości, większe są wysysane po zniszczeniu twardych ścian komórkowych za pomocą ząbków. Szczegółowo mechanizm odżywiania się morskiego gatunku *Chromadorita tenuis* okrzemkami *Nitzschia* sp. opisał Jensen (1982). Wydaje się jednak, że same okrzemki są pokarmem o małej wartości odżywczej. Jensen (1984b) w hodowli laboratoryjnej *Chromadorita tenuis* karmionych tylko okrzemkami stwierdził mniejsze średnie rozmiary ciała w porównaniu z populacją naturalną. Sądzić zatem można, że nie jest to jedyny pokarm tych nicieni. Znajduje to potwierdzenie w eksperymentalnych badaniach nad innymi gatunkami *Chromadoridae*, których pokarmem oprócz okrzemek i zielenic były także bakterie (Tietjen i Lee 1973, 1977). Z prac tych wynika ponadto, iż badane nicienie wykazują wyraźną wybiórczość w stosunku do określonych gatunków glonów.

Wiele wskazuje na to, że glony są częstym pokarmem wszystkożernych *Dorylaimidae*, mających aparat gębowy w postaci drożnego, ruchomego sztyletu. Świadczą o tym zarówno analizy przewodów pokarmowych prowadzone w mikroskopie świetlnym (Nielsen 1949, Thorne i Swanger 1957) oraz w mikroskopie luminescencyjnym (Prejs 1987), jak i preferencje pokarmowo-siedliskowe wyizolowanych z osadów dennych *Dorylaimidae* (Prejs 1987). Także *Monhysteridae*, powszech-

nie uważane za nicienie odżywiające się bakteriami i drobnymi cząstkami detrytusu, mogą wykorzystywać glony jako pokarm (Tietjen i Lee 1977, Jensen 1987).

Nicienie bakteriożerne, mające wąską, nieuzbrojoną torebkę gębową, zasysają pokarm dzięki rytmicznym pompującym ruchom gardzieli. Częstotliwość ruchów pulsujących u wodnych *Rhabditidae*, *Diplogasteridae* i *Plectidae* waha się od 200 do ponad 300 na minutę, a dzienna racja pokarmowa, mierzona w temperaturze 20°C, wynosi od 300 do ponad 700% masy ciała (Duncan i in. 1974, Woombs i Laybourn-Parry 1984a).

Nicienie fitofagi nakłuwają ściany komórek roślin naczyniowych drożnym, ruchomym sztyletem i po wprowadzeniu do nich enzymów trawiennych wysysają płynną zawartość. Opis zachowania się fitofaga *Hirschmanniella gracilis* podczas odżywiania się podała Prejs (1987).

Nicienie drapieżne, mające silnie uzbrojoną torebkę gębową, polykają małe ofiary w całości, większe natomiast wysysają po uprzednim nakłuciu za pomocą zęba lub sztyletu. Do typowych drapieżników można zaliczyć *Ironidae* i *Mononchidae*. Obserwowano, że pojedyncze osobniki *Mononchus papillatus* Bastian i *Ironus longicaudatus* de Man pożerały w ciągu jednego dnia po kilkadziesiąt larw innych nicieni (Steiner i Heinly 1922, Hunt 1977). Można także znaleźć doniesienia o drapieżnictwie *Actinolaimus*, *Nygolaimus*, *Labronema* (*Dorylaimida*), *Tripyla*, *Tobrilus* i niektórych *Diplogasteridae* (m.in. Nielsen 1949, Goodey 1963). Wydaje się jednak, że tak jak w wypadku *Dorylaiminae*, które charakteryzują się szerokim spektrum pokarmowym (Nielsen 1949, Wood 1973, Prejs 1987), przy obecnym stanie wiedzy o odżywianiu się tych nicieni, bezpieczniej jest zaliczyć je do grupy wszystkożernych.

7. Uwagi końcowe

Na podstawie przedstawionego w tym artykule piśmiennictwa można sformułować następujące ogólne wnioski:

1. Nicienie są licznym, zróżnicowanym i najprawdopodobniej istotnym składnikiem biocenozy słodkowodnych.

2. Jako konsumenci wykorzystują rozmaity pokarm roślinny i zwierzęcy, zarówno świeży jak i w postaci detrytusu skolonizowanego przez bakterie.

3. Istnieje niewątpliwy związek między występowaniem i obfitością poszczególnych taksonów nicieni a warunkami fizyczno-chemicznymi i biotycznymi środowiska. Można zatem sądzić, że są one dobrym wskaźnikiem zmian zachodzących w środowisku wodnym (eutrofizacja, zmiany pod wpływem zanieczyszczenia).

Oceniając stan wiedzy na temat ekologii nicieni słodkowodnych można stwierdzić znaczne zaawansowanie badań prowadzonych w warunkach naturalnych, szczególnie w jeziorach i zbiornikach zaporowych Europy i Ameryki Północnej. Badania te z reguły dostarczają informacji o ilościowym i jakościowym składzie poszczególnych zgrupowań nicieni, natomiast mniej uwagi poświęca się takim zagadnieniom, jak organizacja na poziomie populacji, interakcje między gatunkami itp. Istotny postęp dokonał się także w badaniach laboratoryjnych, głównie dotyczących bioenergetyki nicieni bakteriożernych. Zagadnieniom tym poświęcono w artykule stosunkowo mało miejsca, przede wszystkim ze względu na to, że stały się one przedmiotem osobnych opracowań (m. in. Klekowski i Fischer 1975, Schiemer 1987).

Piśmiennictwo

- Alongi D. M., Tietjen J. H. 1980 — Population growth and trophic interactions among free-living marine nematodes (W: Marine benthic dynamics. Red. K. R. Tenore, B. C. Coull) — Univ. South Carolina Press, Columbia, 151—166.
- Anderson R. S., De Henau A. M. 1980 — An assessment of the meiobenthos from nine mountain lakes in Western Canada — *Hydrobiologia*, 70: 257—264.
- Arthington A. H., Yeates G. W., Conrick D. L. 1986 — Nematodes, including a new record of *Tobrilus diversipapillatus* in Australia, as potential indicators of sewage effluent pollution — *Aust. J. mar. Freshw. Res.* 37: 159—166.
- Banage W. B. 1963 — The ecological importance of free-living soil nematodes with special reference to those of moorland soil — *J. anim. Ecol.* 32: 133—140.
- Banage W. B. 1966 — Survival of a swamp nematode (*Dorylaimus* sp.) under anaerobic conditions — *Oikos*, 17: 113—120.
- Berg K. 1938 — Studies on the bottom animals of Esrom Lake — *K. danske Vidensk. Selsk. Biol. Skr.* 8: 1—255.
- Biro K. 1973 — Nematodes of Lake Balaton. IV. Seasonal qualitative and quantitative changes — *Annal. Biol. Tihany*, 40: 135—158.
- Borner L. 1921 — Die Bodenfauna des St. Moritzer-Sees. Eine monographische Studie — *Arch. Hydrobiol.* 13: 1—91.
- Bownik L. J. 1970 — The periphyton of the submerged macrophytes of Mikolajskie Lake — *Ekol. pol.* 18: 503—520.
- Bretschko G. 1973 — Benthos production of a high-mountain lake: *Nematoda* — *Verh. int. Verein. Limnol.* 18: 1421—1428.
- Bretschko G. 1984 — Free-living nematodes of a high mountain lake (Vorderer Finstertaler See, Tyrol, Austria, 2237 m asl). I. *Monhystera* cf. *stagnalis* and *Ethmolaimus pratensis* — *Arch. Hydrobiol.* 101: 39—72.
- Brinkhurst R. O. 1974 — The benthos of lakes — Macmillan Press, London, ss. 190.
- Calolichin S. Ja. 1972 — Fauna i ekologija svobodnoživuščich nematod ozera Dolgogo Leningradskoj oblasti — *Vest. Leningr. Univ.* 15: 27—33.
- Chia F. S., Warwick R. M. 1969 — Assimilation of labelled glucose from seawater by marine nematodes — *Nature, Lond.* 224: 720—721.
- Chodorowska W. 1961 — Free-living *Nematoda* fauna in small pools of the Kampinos Forest — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 9: 265—285.

- Croll N. A., Zullini A. 1972 — Observations on the bionomics of the freshwater nematode *Chromadorina bioculata* — J. Nematol. 4: 257—260.
- Duncan A., Schiemer F., Klekowski R. Z. 1974 — A preliminary study of feeding rates on bacterial food by adult females of a benthic nematode, *Plectus palustris* de Man 1880 — Pol. Arch. Hydrobiol. 21: 249—255.
- Eder R. 1982 — Über die Verwendung von Nematoden als Bioindikatoren — Arbeitstagung der IAD, Wien, 147—149.
- Eder R., Kirchengast M. 1982 — The nematode-fauna (*Nemathelminthes*, *Nematoda*) of a polluted part of the river Mur (Styria, Austria) — Nematol. medit. 10: 127—134.
- Ferris V. R., Ferris J. M. 1979 — Thread worms (*Nematoda*) (W: Pollution ecology of estuarine invertebrates. Red. C. W. Hart, S. L. A. Fuller) — Acad. Press, New York, 1—33.
- Filipjev I. N. 1928 — Svobodnye nematody iz reki Oki — Raboty Okskoi biologičeskoj stancii, 5: 81—113.
- Filipjev I. N. 1929 — Les nématodes libres de la baie de la Neva et de l'extrémité orientale du Golfe de Finlande. 1 — Arch. Hydrobiol. 20: 637—699.
- Filipjev I. N. 1930 — Les nématodes libres de la baie de la Neva et de l'extrémité orientale du golfe de Finlande. 2 — Arch. Hydrobiol. 21: 1—64.
- Fortuner R., Merny G. 1979 — Root-parasitic nematodes of rice — Rev. Nematol. 2: 79—102.
- Gagarin V. G. 1978a — Donnje nematody nekotorych volžskich vodochranišč — Hidrobiol. Ž. 14(5): 29—33.
- Gagarin V. G. 1978b — K faune nematod pribrež'ja Rybinskogo vodochranišč — Tr. Inst. Biol. Vnutr. Vod AN SSSR, 39(42): 25—32.
- Gagarin V. G. 1978c — Nekotorye dannje o presnovodnyh nematodach Moskovskoj i Kalužskoj oblastej — Biol. Vnutr. Vod, Inf. Bjull. 39: 31—36.
- Gagarin V. G. 1978d — O nematodach kornevoj sistemy presnovodnyh makrofitov — Tr. Inst. Biol. Vnutr. Vod AN SSSR, 39: 33—45.
- Gerber K., Smart G. C. (1987a) — Plant-parasitic nematodes associated with aquatic vascular plants — Vistas on Nematology, Society of Nematology, 488—501.
- Gerber K., Smart G. C. (1987b) — Effect of *Hirschmanniella caudacrena* on the submersed aquatic plants *Ceratophyllum demersum* and *Hydrilla verticillata* — J. Nematol. 19: 447—453.
- Gerber K., Smart G. C., Esser R. P. 1986 — Plant-parasitic nematodes associated with the aquatic plants *Ceratophyllum demersum* and *Hydrilla verticillata* — Nematology Circular 130, Division of Plant Industry, Florida Dept. Agric. Cons. Serv., ss. 4.
- Gliwicz Z. M., Kowalczewski A., Ozimek T., Pieczyńska E., Prejs A., Prejs K., Rybak J. I. 1980 — Ocena stopnia eutrofizacji Wielkich Jezior Mazurskich — IKS, Wyd. Akcydensowe, Warszawa, ss. 103.
- Goodey J. B. 1963 — Soil and freshwater nematodes — Methuen and Co., London ss. 544.
- Haka P., Holopainen I. J., Ikonen E., Leisma A., Paasivirta L., Saaristo P., Sarvala J., Sarvala M. 1974 — Pääjärven pohjaeläimistö — Luonnon Tutkija, 78: 157—173.
- Hansen J. I., Andersen F. O. 1981 — Effects of *Phragmites australis* roots and rhizomes on redox potentials, nitrification and bacterial numbers in the sediment — 9 Nordic Symp. on Sediments, Sweden, 72—88.
- Heip C., Vinx M., Vranken G. 1985 — The ecology of marine nematodes — Oceanogr. mar. Biol. Annu. Rev. 23: 399—489.

- Hirschmann H. 1952 — Die Nematoden der Wassergrenze mittelfränkischer Gewässer — Zool. Jahrb. At. Syst. 81: 313—436.
- Holopainen I., Paasivirta L. 1977 — Abundance and biomass of the meiozoobenthos in the oligotrophic and mesohumic lake Pääjärvi, southern Finland — Ann. zool. fenn. 14: 124—134.
- Hunt D. J. 1977 — Observations on the feeding of *Ironus longicaudatus* (Enoplida: Ironidae) — Nematologica, 23: 478—479.
- Ipat'eva G. V., Kaširskaja E. V., Filipova E. I. 1981 — K faune svobodnoživuščich nematod melkovodij Volgogradskogo vodochranilišča — Biol. vnutr. Vod, Inf. Bjull. 52: 27—29.
- Jensen P. 1981 — Phyto-chemical sensitivity and swimming behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* — Mar. Ecol. Prog. Ser. 4: 203—206.
- Jensen P. 1982 — Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* — Nematologica, 28: 71—76.
- Jensen P. 1984a — Ecology of benthic and epibenthic nematodes in brackish waters — Hydrobiologia, 108: 201—217.
- Jensen P. 1984b — Food ingestion and growth of the diatom-feeding nematode *Chromadorita tenuis* — Mar. Biol. 81: 307—310.
- Jensen P. 1986 — Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, N. W. Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects — Mar. Biol. 92: 489—503.
- Jensen P. 1987 — Feeding ecology of free-living aquatic nematodes — Mar. Ecol. Prog. Ser. 35: 187—196.
- Kajak Z., Dusoge K. 1975 — The macrobenthos of Mikołajskie Lake — Ekol. pol. 23: 437—457.
- Khera S., Randhawa N. 1985 — Benthic nematodes as indicators of water pollution — Research Bulletin (Science) of the Panjab University, 36: 401—403.
- Klekowski R. Z., Fischer Z. 1975 — Review of studies on ecological bioenergetics of aquatic animals — Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 345—375.
- Lee J. J., Tietjen J. H., Mastropaolo C., Rubin H. 1977 — Food quality and the heterogeneous spatial distribution of meiofauna — Helgol. wiss. Meeresunters. 30: 272—282.
- Lopez G. F., Riemann F., Schrage M. 1979 — Feeding ecology of the brackish-water oncholaimid nematode *Adoncholaimus thalassophygas* — Mar. Biol. 54: 311—318.
- Lundbeck J. 1926 — III. Ergebnisse der quantitativen Untersuchungen der Bodontierwelt norddeutscher Seen — Z. Fisch. 24: 17—67.
- Meschkat A. 1934 — Der Bewuchs in den Röhrichten des Plattensees — Arch. Hydrobiol. 27: 436—517.
- Micoletzky H. 1922 — Freie Nematoden aus dem Grundschlamm norddeutschen Seen (Madü- und Plönersee) — Arch. Hydrobiol. 13: 532—560.
- Micoletzky H. 1925 — Die freilebenden Süßwasser und Moornematoden Dänemarks — Mem. Acad. R. Dänemark, Sect. Sci. Sér. 8, 10: 1—310.
- Nielsen C. O. 1949 — Studies on the soil microfauna. II. The soil inhabiting nematodes — Nat. Jutl. 2: 5—132.
- Nuss B. 1984 — Ultrastrukturelle und ökophysiologische Untersuchungen an Kristalloiden Einschlüssen der Muskeln eines sulfidtoleranten limnischen Nematoden (*Tobrilus gracilis*) — Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 20: 3—15.
- Oden B. J. 1979 — The freshwater littoral meiofauna in a South Carolina reservoir receiving thermal effluents — Fresh. Biol. 9: 291—304.

- Ott J., Schiemer F. 1973 — Respiration and anaerobiosis of free living nematodes from marine and limnic sediments — *Neth. J. Sea Res.* 7: 233—243.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984 — Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) — *Aquat. Bot.* 19: 1—11.
- Pehofer H. E. 1977 — Bestand und Production bentischer Nematoden in Pi-burger See (Otzal, Tirol) — *Diss. Abt. Limnol. Innsbruck*, 7: 1—87.
- Petuchov V. A. 1984 — K nematofaune nekotorych ozer bassejna rek Lugi i Pljussy — *Tr. Zool. Inst., Leningr.* 126: 27—32.
- Pieczynska E. 1959 — Charakter występowania wolnożyjących nicieni (*Nematoda*) w różnych typach perifitonu jeziora Tajty — *Ekol. pol. A*, 7: 318—337.
- Pieczynska E. 1961 — Badania nad zasięgiem przestrzennym zgrupowań nicieni (*Nematoda*) perifitonowych i czynnikami regulującymi ich występowanie — *Ekol. pol. A*, 9: 300—316.
- Pieczynska E. 1964 — Investigations on colonization of new substrates by nematodes (*Nematoda*) and some other periphyton organisms — *Ekol. pol. A*, 12: 186—234.
- Pieczynska E. (Red.) 1976 — Selected problems of lake littoral ecology — *Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa*, ss. 238.
- Pieczynska E., Banaś D. 1984 — Zonation in periphyton colonizing concrete blocks on the shore of Lake Zegrzyńskie — *Ekol. pol.* 32: 533—552.
- Pieczynska E., Ozimek T., Rybak J. I. (w druku) — Long-term changes of littoral habitats and communities in Lake Mikołajskie (Poland) — *Int. Revue ges. Hydrobiol.*
- Pieczynska E., Spodniewska I. 1963 — Occurrence and colonization of periphyton organisms in accordance with the type of substrate — *Ekol. pol. A*, 11: 534—545.
- Platt H. M., Warwick R. M. 1980 — The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystems (W: *The shore environment. T. 2. Red. J. H. Price, D. E. G. Irvine, W. F. Farnham*) — *Acad. Press, London, New York*, 729—759.
- Por F. D., Masry D. 1968 — Survival of a nematode and an oligochaete species in the anaerobic benthos of Lake Tiberias — *Oikos*, 19: 388—391.
- Prejs K. 1970 — Some problems of the ecology of benthic nematodes (*Nematoda*) of Mikołajskie Lake — *Ekol. pol.* 18: 225—242.
- Prejs K. 1973 — Nematodes (*Nematoda*) in the rhizosphere of *Potamogeton lucens* L. and *Potamogeton perfoliatus* L. in Mikołajskie Lake — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, 21: 585—588.
- Prejs K. 1976 — Bottom fauna (W: *Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczynska*) — *Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa*, 123—144.
- Prejs K. 1977a — The nematodes of the root region of aquatic macrophytes, with special consideration of nematode groupings penetrating the tissues of roots and rhizomes — *Ekol. pol.* 25: 5—20.
- Prejs K. 1977b — The littoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophy — *Ekol. pol.* 25: 21—30.
- Prejs K. 1977c — The species diversity, numbers and biomass of benthic nematodes in central part of lakes with different trophy — *Ekol. pol.* 25: 31—44.
- Prejs K. 1983 — Colonization of above and belowground parts of *Potamogeton pectinatus* L. by meiofauna in Lake Mikołajskie — *Proc. Inst. Symp. Aquatic Macrophytes, Nijmegen*, 187—191.
- Prejs K. 1986a — Occurrence of stylet-bearing nematodes associated with aquatic vascular plants — *Ekol. pol.* 34: 185—192.

- Prejs K. 1986b — Nematodes as a possible cause of rhizome damage in three species of *Potamogeton* — *Hydrobiologia*, 131: 281—286.
- Prejs K. 1987 — A field and laboratory study of the relation between some stylet-bearing nematodes and some aquatic vascular plants — *Arch. Hydrobiol.* 110: 237—258.
- Prejs K. (w druku) — Plant feeding nematodes and aquatic vascular plants — *Proc. Int. Workshop Ecological Consequences of Herbivory*, Warsaw, 1985.
- Prejs K., Bernard B. 1985 — Meiobenthos of man-made Lake Zegrzyńskie — *Ekol. pol.* 33: 499—509.
- Prejs K., Lazarek S. (w druku) — Benthic nematodes in acidified lakes: case of a neglected grazer — *Hydrobiologia*.
- Prejs K., Papińska K. 1983 — Ecological characteristics of lakes in north-eastern Poland versus their trophic gradient. XI. Meiobenthos and near-bottom meiofauna in 20 lakes — *Ekol. pol.* 31: 477—493.
- Prejs K., Wiktorzak M. 1976 — The fauna of the root region of macrophytes (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczyńska) — *Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego*, Warszawa, 145—153.
- Romeyn K., Bouwman L. A. 1983 — Food selection and consumption by estuarine nematodes — *Hydrobiol. Bull.* 17: 103—109.
- Romeyn K., Bouwman L. A., Admiraal W. 1983 — Ecology and cultivation of the herbivorous brackish-water nematode *Eudiplogaster pararmatus* — *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 145—153.
- Rzóska J. 1935 — Badania nad ekologią i rozmieszczeniem fauny brzeżnej dwu jezior polskich — *Pozn. Tow. Przyj. Nauk*, B, 7: 248—398.
- Sacharova M. I. 1970 — Sezonowa dynamika mikrobentosa Učinskogo vodochranilišča — *Zool. Ž.* 49: 1767—1774.
- Saether O. A. 1980 — The influence of eutrophication on deep lake benthic invertebrate communities — *Prog. Water Technol.* 12: 161—180.
- Sand-Jensen K., Prahł C., Stokholm H. 1982 — Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes — *Oikos*, 38: 349—354.
- Schiemer F. 1975 — *Nematoda* (W: Ecological aspects of used-water treatment. 1. Red. C. R. Curds, H. A. Hawkes) — *Acad. Press*, New York, 269—288.
- Schiemer F. 1978 — Verteilung und Systematic der freilebenden Nematoden der Neusiedlersee — *Hydrobiologia*, 57: 167—194.
- Schiemer F. 1979 — The benthic community of the open lake (W: Neusiedlersee: the limnology of a shallow lake in central Europe. Red. H. Löffler) — *W. Junk*, The Hague, 337—384.
- Schiemer F. 1982a — Food dependence and energetics of freeliving nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* (*Nematoda*) at different levels of food supply — *Oecologia (Berl.)*, 54: 108—121.
- Schiemer F. 1982b — Food dependence and energetics of freeliving nematodes. II. Life history parameters of *Caenorhabditis briggsae* (*Nematoda*) at different levels of food supply — *Oecologia (Berl.)*, 54: 122—128.
- Schiemer F. 1983 — Comparative aspects of food dependence and energetics of freeliving nematodes — *Oikos*, 41: 32—42.
- Schiemer F. 1987. — *Nematoda* (W: Animal energetics. Red. T. J. Pardian, F. J. Vernberg. T. 1) — *Academic Press*, 185—211.
- Schiemer F., Duncan A. 1974 — The oxygen consumption of a freshwater benthic nematode, *Tobrilus gracilis* (Bastian) — *Oecologia (Berl.)*, 15: 121—126.
- Schiemer F., Duncan A., Klekowski R. Z. 1980 — A bioenergetic study of a benthic nematode, *Plectus palustris* de Man 1880, throughout its life cycle.

- III. Growth, fecundity and energy budgets at different densities of bacterial food and general ecological considerations — *Oecologia* (Berl.), 44: 205—212.
- Schiemer F., Löffler H., Dollfuss H. 1969 — The benthic communities of Neusiedlersee (Austria) — *Verh. Int. Verein. Limnol.* 17: 201—208.
- Schneider W. 1922 — Freilebende Süßwasser-Nematoden aus ostholsteinischen Seen — *Arch. Hydrobiol.* 13: 697—753.
- Schneider W. 1925 — Freilebende Süßwasser-Nematoden aus ostholsteinischen Seen, nebst Bemerkungen über die Nematodenfauna des Madü- und Schalsees — *Arch. Hydrobiol.* 15: 536—584.
- Sladeczek V. 1973 — System of water quality from the biological point of view — *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 7: 1—218.
- Solov'eva G. J. 1986 — *Ékologija počvennych nematod* — Nauka, Leningrad, ss. 247.
- Stańczykowska A. 1966 — Some methodical problems in zoomicrobenthos studies — *Ekol. pol. A*, 14: 386—393.
- Stefański W. 1924 — Etude sur les Nématodes muscicoles des environs de Zakopane (Massif du Tatra Polonais) — *Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett. Sér. B, Sci. nat.*, 21—60.
- Stefański W. 1938 — Les Nématodes libres des lacs de Tatra Polonaises, leur distribution et systematique — *Arch. Hydrobiol.* 33: 585—687.
- Steiner G., Heinly H. 1922 — The possibility of control of *Heterodera radicola* and other plant-injuring nemas by means of preadatory nemas especially by *Mononchus papillatus* Bastian — *J. Wash. Acad. Sci.* 12: 367—386.
- Strayer D. 1985 — The benthic micrometazoans of Mirror Lake, New Hampshire — *Arch. Hydrobiol., Suppl.* 72: 287—426.
- Thorne G., Swanger H. H. 1957 — A monograph of the nematode genera *Dorylaimus* Dujardin, *Aporcelaimus* n.g., *Dorylaimoides* n.g. and *Pungentus* n.g. — Martinus Nijhoff, The Hague, ss. 150.
- Tietjen J. H., Lee J. J. 1973 — Life history and feeding habits of the marine nematode *Chromadora macrolaimoides* Steiner — *Oecologia* (Berl.) 12: 303—314.
- Tietjen J. H., Lee J. J. 1977 — Feeding behavior of marine nematodes (W: Ecology of marine benthos. Red. B. C. Coull) — Univ. South Carolina Press, Columbia, 21—35.
- Veličko E. S. 1981 — O mejobentose Novotroickogo vodochranilišča — *Biol. vnutr. Vod. Inf. Bjull.* 52: 16—19.
- Wasilewska B. E. 1973 — Microfauna of few eulittoral habitats of Mikołajskie Lake with special consideration to the nematodes (*Nematoda*) — *Ekol. pol.* 21: 58—72.
- Wasilewska L. 1971 — Klasyfikacja troficzna nicieni glebowych i roślinnych — *Wiad. ekol.* 17: 380—388.
- Wasilewska L. 1979 — The structure and function of soil nematode communities in natural ecosystems and agrocenoses — *Pol. ecol. Stud.* 5: 97—145.
- Wetzel R. G. 1975 — *Limnology* — W. B. Saunders Company, Philadelphia, London, Toronto, ss. 743.
- Wieser W. 1953 — Die Beziehung zwischen Mundhöhengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden marinen Nematoden — *Ark. Zool.* 4: 439—484.
- Winiszewska G. 1979 — Występowanie mezofauny (ze szczególnym uwzględnieniem *Nematoda*) w peryfitonie zasiedlającym liście *Nuphar luteum* — Zakład Hydrobiologii, UW, ss. 39 (praca magisterska).
- Wiśniewski R. J., Dusoge K. 1983 — Ecological characteristics of lakes in north-eastern Poland versus their trophic gradient. IX. The macrobenthos of 44 lakes — *Ekol. pol.* 31: 429—547.

- Witkowski T., Gutowska J. 1970 — Preliminary observation on the distribution of nematodes (*Nematoda*) in various benthic habitats of the southern part of the Jeziorak Lake — Zesz. nauk. UMK Toruń, Nauki mat. przyr. 25, Prace Stacji Limnol., Iława, 5: 3—22.
- Wood F. H. 1973 — Nematode feeding relationships. Feeding relationships of soil-dwelling nematodes — Soil. Biol. Biochem, 5: 593—601.
- Woombs M., Laybourn-Parry J. 1984a — Feeding biology of *Diplogasteritus nudicapitatus* and *Rhabditis curvicaudata* (*Nematoda*) related to food concentration and temperature, in sewage treatment plants — Oecologia (Berl.), 64: 163—167.
- Woombs M., Laybourn-Parry J. 1984b — Growth, reproduction and longevity in nematodes from sewage treatment plants — Oecologia (Berl.), 64: 168—172.
- Woombs M., Laybourn-Parry J. 1985 — Energy partitioning in three species of nematode from polysaprobic environments — Oecologia (Berl.), 65: 289—295.
- Yamsonrat S. 1967 — Studies on rice-root nematodes (*Hirschmanniella* spp.) in Thailand — Plant Dis. Rep. 51: 960—963.
- Yeates G. W. 1971 — Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes — Pedobiologia, 11: 173—179.
- Yeates G. W. 1981 — Nematode populations in relation to soil environmental factors: a review — Pedobiologia, 22: 312—338.
- Zullini A. 1974 — The nematological population of the Po river — Boll. Zool. 41: 183—210.
- Zullini A. 1976 — Nematodes as indicators of river pollution — Nemat. medit. 4: 13—22.
- Zullini A., Ricci C. 1980 — Bdelloid rotifers and nematodes in small Italian stream — Freshw. Biol. 10: 67—72.

Summary

Review of the literature on the ecology of freshwater nematodes is presented in this paper. The following topics are discussed: (1) benthic nematodes, (2) periphytic nematodes, (3) nematodes of the root region and those penetrating the plant tissue, (4) nematodes in polluted environment, (5) trophic classification of nematodes.

The data for various water bodies show that among benthic nematodes the most frequent dominants are *Tobrilus gracilis* and *Monhystera paludicola* (Table I). Maximal numbers of the order of several hundred thousand individuals per square metre are recorded in the littoral of eutrophic lakes and in the profundal of oligotrophic lakes (Tables II, III). There are some regularities in the occurrence of benthic nematodes. With the increasing degree of eutrophication of lakes the number of species and their diversity, expressed by Shannon-Weaver index, decrease. The species most resistant to periodical oxygen deficiencies is *Tobrilus gracilis*. It occurs quite often as the only nematode species in the profundal of polytrophic lakes. The fact, that *Tobrilus gracilis* adapts to life under anaerobic conditions, is indicated by the data on its respiration rate.

Chromadoridae, mainly *Chromadorina bioculata* and *Punctodora ratzeburgensis*, which dominate frequently, are the most characteristic for periphyton. They are well adapted to life in an environment exposed to wave action as they can attach themselves quickly to the substrate. Their high density, up to more than

ten thousand individuals per 100 cm² of substrate, and food preferences (algae) suggest that they are an important component of periphytic community.

The root region and underground parts of aquatic macrophytes are colonized by a specific assemblage of nematodes, different from the periphytic and benthic communities. Plant tissues are inhabited mainly by *Tylenchida* (*Hirschmanniella*, *Aphelenchoides*) and *Dorylaimida* (*Calolaimus* and *Chrysonemoides*), which occur only sporadically beyond the root region.

Tissue damage, seen as differently coloured necrotic patches, has been found to result from nematode activity. *Hirschmanniella*, which are the only true plant-feeders, can be considered as parasites. The commensals, *Calolaimus* and *Chrysonemoides* (*Dorylaimida*) appear to utilize mainly the decomposing plant tissue. There is a difference in the degree of nematode infestation between the plants studied. To find an explanation for this, the analysis of the biology of nematodes and the biology and morphological characteristics of host plants has been performed.

It seems that nematodes can be good indicators of pollution of aquatic environment. With the increasing degree of pollution in rivers, the species diversity of nematodes decreases. Simultaneously, in polluted habitats some *Diplogasteridae* and *Rhabditidae* species increase significantly in numbers.

On the basis of trophic classification of nematodes and information on the feeding habits of particular species, five trophic groups are distinguished: 1 — bacterial and detritus feeders, 2 — algae feeders, 3 — obligate plant feeders, 4 — predators and 5 — miscellaneous feeders (omnivorous). Feeding habits of several better known nematode taxa are discussed.

(wpłynęło: 31 VIII 1987 r.)