

Andrzej Prejs

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

**„Biomanipulacja”.
V. Ryby drapieżne
jako czynnik ograniczający
zagęszczenie ryb planktonożernych***

**Biomanipulation.
V. Piscivorous fishes
as a factor limiting
the density of planktivores**

Koncepcja sterowania strukturą troficzną ekosystemów wodnych w celu poprawy jakości wody, znana w piśmiennictwie jako „biomanipulacja” (Shapiro i in. 1975, Gliwicz 1986), w swym klasycznym już wydaniu sprowadza się do zabiegów na szczycie piramidy troficznej, czyli na poziomie ryb drapieżnych. Dostatecznie silny wzrost zagęszczenia ryb drapieżnych miałby prowadzić do wykształcenia się takiej struktury troficznej, w której presja ryb planktonożernych na skorupiaki planktonowe byłaby na tyle słaba, iż mogłyby one utrzymywać biomasę glonów planktonowych na pożądanym, niskim poziomie. Taki model ingerencji w naturalne struktury ekosystemu rozwinął się z przekonania, że biomasa każdego poziomu troficznego może być kontrolowana przez konsumentów. Ostatnie lata przynoszą coraz więcej faktów przemawiających za tym, iż to przeświadczenie, przynajmniej w odniesieniu do systemów pelagicznych, jest oparte na solidnych podstawach (p. McQuenn i in. 1986). Pozostaje zatem pytanie, jak daleko może sięgać ta kontrola i jakie mogą być jej skutki na poszczególnych poziomach troficznych?

Z bogatego piśmiennictwa, które bezpośrednio bądź pośrednio wiąże się z tym pytaniem (m. in. Hrbáček i in. 1961, Brooks i Dodson 1965, Popova 1967, Backiel i Grygierek 1972, Hillbricht-Ilkowska i in. 1973, Bonar 1977, Holčík 1977, Andersson i in. 1978, Zaret 1980, Tonn i Paszkowski 1986, Vanni 1986, Lazaro 1987), można wysnuć dwa przydatne wnioski.

1. Ryby drapieżne w warunkach naturalnych ograniczają liczebność swych potencjalnych ofiar, w tym także ryb planktonożernych. Jednak ich presja na pewne, często pojedyncze, najbardziej dostępne i liczne gatunki, nie wpływa na ogół w zasadniczy sposób na skład gatunkowy zespołu ryb niedrapieżnych.

* Jest to piąty z kolei z cyklu artykułów poświęconych koncepcji „biomanipulacji”, przygotowanych w ramach tematu „Biomanipulacja — sterowanie strukturą biotyczną ekosystemów wodnych w celu poprawy jakości wody” (CPBP. 04.10.08.03).

2. Ryby planktonożerne, nawet jeśli nie zawsze istotnie ograniczają ogólną liczebność zespołów swych ofiar, to na ogół poprzez selektywną presję na duże wioślarki kształtują skład gatunkowy zespołu tych skorupiaków.

Wywieranie tak znaczącego nacisku na zooplankton przez ryby planktonożerne musi wynikać m. in. stąd, iż presja ryb drapieżnych, nawet jeśli jest skierowana głównie na planktonożerców, jest na ogół zbyt słaba, aby utrzymać ich zagęszczenie na poziomie bezpiecznym dla dużych wioślarek. Na ile zatem należałoby zmienić proporcje między rybami drapieżnymi a planktonożernymi, aby wystarczająco osłabić ich presję na duże, efektywnie filtrujące skorupiaki?

Punktem wyjścia do takich rozważań mogłyby się stać obserwacje naturalnych wahań liczebności poszczególnych pokoleń ryb drapieżnych i ich planktonożernych ofiar, połączone przynajmniej z równoczesną analizą składu gatunkowego zooplanktonu i oceną biomasy glonów planktonowych. Różnice liczebności najmłodszych pokoleń ryb drapieżnych i ich potencjalnych ofiar sięgają w kolejnych latach kilku, czasami kilkunastu razy (Chittravadiwelu 1974, Craig 1974, Mann 1980, Vijveberg i Van Densen 1984, Cryer i in. 1986, Mills i in. 1987). Może się przeto zdarzyć, iż wyjątkowo liczne pokolenie drapieżcy natrafi na mniej liczne niż zwykle pokolenie planktonożernych ofiar i w ciągu krótkiego czasu, redukując bardzo znacznie ich zagęszczenie, doprowadzi w konsekwencji do oczekiwanych zmian na niższych poziomach troficznych.

Jak dotąd jedynym sygnałem, że powyższy scenariusz może się doczekać realizacji w naturze, są obserwacje Millsa i in. (1987) poczynione w płytkim, eutroficznym jeziorze północnoamerykańskim. Stwierdzili oni istotny związek między naturalnymi wahaniami liczebności drapieżnego *Stizostedion vitreum* Mitchill a zagęszczeniem jego planktonożernej ofiary (*Perca flavescens* Mitchill) i w konsekwencji, liczebnością *Daphnia pulex* De Geer oraz biomasą i składem gatunkowym fitoplanktonu. Trudno w tej chwili powiedzieć, czy i jak często zdarza się to w innych zbiornikach. Wydaje się jednak, że dotychczas nie było prób takiego wiązania ze sobą zjawisk zachodzących na różnych poziomach troficznych, od poziomu szczytowego drapieżcy począwszy i, co prawdopodobne, tworzących sporadycznie możliwy do zaobserwowania „efekt kaskadowy” (p. Carpenter i in. 1985). Z drugiej strony nie można nie zauważyć faktu, iż układ drapieżca—ofiara opisany przez Millsa i in. (1987) składał się praktycznie tylko z dwóch gatunków ryb. W większości mezo- i eutroficznym jeziorach Europy mamy do czynienia z kilkoma licznymi gatunkami ryb drapieżnych i stadiami planktonożernymi kilku, czasami kilkunastu gatunków ryb o różnej płodności, różnym okresie tarła, tempie wzrostu, behawiorze pokarmowym itd. W takich warunkach może nigdy bądź bardzo rzadko dochodzić do

sytuacji, w której efekty naturalnych wahań siły oddziaływania drapieżcy na populacje ofiar byłyby wystarczająco silne, aby doprowadzić do oczekiwanych zmian na niższych poziomach troficznych. Gdyby rzeczywiście tak było, zamierzone zmiany proporcji ryby drapieżne—ryby planktonożerne musiałyby być większe niż jej naturalne wahania.

Korzystając z danych różnych autorów (Mastyński 1971, Rudenko 1971, Rudenko i Volkov 1974, Zawisza i Ciepiewski 1973, Rudenko i Umnov 1982) można w przybliżeniu określić przeciętne zagęszczenie ryb drapieżnych i niedrapieżnych, w tym także stadiów planktonożernych, w płytkich, na ogół niewielkich, w większości eutroficznych jeziorach Polski i zachodniej części ZSRR. W jeziorach tych, o najczęściej dwugatunkowym zespole drapieżników (szczupak — *Esox lucius* L. i starsze roczniki okonia — *Perca fluviatilis* L.) i 4—6 licznych gatunkach ryb niedrapieżnych, biomasa drapieżców waha się na ogół w granicach 17—50 kg·ha⁻¹, zaś biomasa ryb niedrapieżnych — 140—220 kg·ha⁻¹. Biomasa szczupaka, głównego drapieżcy w takim zespole, waha się najczęściej między 5 a 12% całej biomasy ryb. Tymczasem Johnson (1949) sugeruje, iż znaczącej presji szczupaka na populacje ofiar można spodziewać się tylko w tych zbiornikach, w których jego biomasa stanowi co najmniej 25—30% masy wszystkich ryb. Biomasa stadiów potencjalnie planktonożernych we wspomnianych wyżej jeziorach waha się od 35 do 80 kg·ha⁻¹, a stosunek ich biomasy do biomasy ryb drapieżnych od 1,6:1 do 2,6:1. W wypadku dwóch spośród tych jezior (Demeneć i Raczkowo — Rudenko 1971, Rudenko i Volkov 1974) i jednego północnoamerykańskiego (Round Lake — Shapiro i Wright 1984), zależności można przedstawić w formie proporcji między liczbą planktonofagów i drapieżników. Dla jezior Demeneć i Raczkowo owe liczby mają się do siebie jak 260:1 i 150:1, dla Round Lake jak 165:1. Ponieważ w większości takich jezior zespoły skorupiaków planktonowych są zdominowane przez drobne formy (przegląd piśmiennictwa — Dawidowicz i Gliwicz 1987) można sądzić, że zebrane powyżej proporcje określają sytuacje, w których ryby planktonożerne bardzo skutecznie kontrolują zagęszczenie dużych wioślarek. W tym miejscu warto zacytować słowa McQueen a i in. (1986), iż do poprawy jakości wody w jeziorach eutroficznych może dojść wtedy, kiedy liczebność ryb planktonożernych zostanie obniżona do bardzo niskiego, wręcz trudnego do zaakceptowania poziomu.

Ostatnie lata przynoszą szereg spostrzeżeń, które zdają się przybliżać określenie tego poziomu. Znane są następstwa zimowej przyduchy w płytkich, eutroficznych jeziorach, w których prawie całkowita eliminacja ryb prowadzi m. in. do rozwoju dużych wioślarek i w konsekwencji do istotnego spadku biomasy fitoplanktonu (Schindler i Comita 1972). Zakładając bardzo wysoki stopień eliminacji ryb, rzędu 95—99%, można założyć, iż opisany efekt powstaje przy zagęszczeniu kilkudziesięciu bądź

kilkuset i biomasy rzędu 100—800 g potencjalnych planktonofagów na powierzchni 1 ha. Podobny efekt na poziomach zooplanktonu i fitoplanktonu uzyskali Shapiro i Wright (1984) w wyniku całkowitej przebudowy zespołu ryb w silnie zeutrofizowanym Round Lake i doprowadzeniu do sytuacji, w której na jednego drapieżnika przypadało niewiele ponad dwie ofiary. Niestety niezbyt dokładny opis eksperymentu uniemożliwia ustalenie biomasy lub liczby ryb planktonożernych, przy której zespół wioślarek został zdominowany przez duże *Daphnia*. Pewne dane wskazują, że stało się to po sprowadzeniu biomasy planktonofagów do wartości rzędu kilku kilogramów na powierzchni 1 ha. W każdym razie, jak twierdzą Mills i in. (1987), nie można się spodziewać poprawy jakości wody w płytkich eutroficznych jeziorach Ameryki Północnej jeśli biomasa młodocianego okonia (*P. flavescens*), głównego konsumenta zooplanktonu, przekroczy 10—15 kg·ha⁻¹. Jeśli przyjąć, że liczby te mogą znaleźć zastosowanie w warunkach jezior środkowoeuropejskich, to aby osiągnąć zamierzony cel, należałoby doprowadzić w nich do co najmniej pięcio- bądź ośmiokrotnego obniżenia biomasy ryb planktonożernych.

W jeziorach położonych na Nizinie Środkowoeuropejskiej występują trzy, czasami cztery liczne gatunki ryb drapieżnych. Są to: okoń, sandacz (*Stizostedion lucioperca* L.), szczupak i występujący w zbiornikach zaporowych i niektórych dużych przepływowych jeziorach boleń (*Aspius aspius* L.). Każdy z nich odznacza się specyficznymi cechami, które w zależności od wielkości, wieku, miejsca i czasu żerowania planktonofagów mogą stanowić o większej bądź mniejszej przydatności w zabiegach „biomanipulacyjnych”.

Wśród ok. 20 gatunków ich potencjalnych ofiar występujących we wspomnianych jeziorach, wszystkie, nie wyłączając gatunków drapieżnych, w pewnym okresie życia odżywiają się skorupiakami planktonowymi (przeгляд piśmiennictwa — J a c h n e r 1988). Tylko kilka z nich utrzymuje je jako najważniejszy składnik pokarmu przez całe życie (sielawa — *Coregonus albula* L., często sieja gęstofiltrowa — *Coregonus lavaretus generosus* Peters i słonecznica — *Leucaspius delineatus* Heckel) bądź znaczną jego część (stynka — *Osmerus eperlanus* L., ukleja — *Alburnus alburnus* L., niekiedy karaś — *Carassius carassius* L.). Pozostałe po kilku tygodniach (szczupak) lub miesiącach włączają do diety inne składniki, na ogół przesuwając zooplankton na dalszy plan bądź sprowadzając go do roli pokarmu przypadkowego. Stadia ryb odżywiających się przede wszystkim skorupiakami planktonowymi, w tym głównie stynki, okonia i kilku gatunków karpowatych, osiągają ogromne zagęszczenie i przez to także pokaźną biomasę, większą niejednokrotnie niż biomasa innych, starszych roczników (R u d e n k o 1971, R u d e n k o i V o l k o v 1974). Te drobne, ale jakże liczne ryby pochłaniają w przeliczeniu na jednostkę masy ciała kilka bądź kilkanaście razy więcej po-

karmu niż ryby dwu- czy trzyletnie. Według Karzinkina (1955) po miesiącu od wyklucia się z jaj, dobową rację pokarmową okonia może sięgać 30%, płoci i leszcza 40%, a słonecznicy nawet 90% masy ciała. Jak podaje Rudenko (1971), płoć w pierwszym roku życia może konsumować ok. 30% masy pokarmu zjedanego przez całą populację.

Można przeto z całym przekonaniem twierdzić, iż czynnikiem najważniejszym w kształtowaniu składu gatunkowego skorupiaków planktonowych w większości wspomnianych jezior jest presja młodocianych stadiów kilku, czasami kilkunastu gatunków ryb. Wśród nich są także larwy i narybek gatunków drapieżnych, przede wszystkim okonia i w pewnych sytuacjach sandacza, wykazujące wielką sprawność w wybieraniu największych ofiar planktonowych (Van Densen 1985, Van Densen i in. 1986, Persson 1987). Warto przy tym podkreślić, iż wraz z nasilającą się eutrofizacją w wielu jeziorach można się spodziewać wzrostu presji na zooplankton ze strony dorosłych karpiowatych. Jak się wydaje, zooplankton będzie rekompensował braki innych, ważnych dla ryb rodzajów pokarmu: profundalnej fauny dennej, zanikającej wraz z pogłębianiem się deficytu tlenu (m. in. Wiśniewski i Dusoge 1983) i fauny naroślinnej, której ogólna ilość zmniejsza się wraz ze stwierdzonym w takich zbiornikach m. in. przez Phillipsa i in. (1978) i Pieczyńską i in. (w druku) ustępowaniem makrofitów. Dowodem na to, że zmniejszanie się zasobów fauny dennej i naroślinnej może prowadzić do zwiększania się konsumpcji skorupiaków planktonowych, są wyniki badań wpływu introdukcji dwóch gatunków ryb bentosozżernych na biocenozę eutroficznego jeziora Warniak (Kajak i Dusoge 1973, Pieczyński 1973, Prejs 1973).

Chcąc chronić duże wioślarki przed presją młodocianych planktonożerców należałoby rozpocząć redukcję ich liczby możliwie najwcześniej, nawet przed rozpoczęciem aktywnego odżywiania się, w stadium pływającej larwy. Zadanie to najskuteczniej mogłyby wypełnić wczesne stadia ryb drapieżnych, siłą rzeczy ograniczone w możliwościach zdobywania większych ofiar.

Stąd też tarło takiego modelowego drapieżcy powinno wyprzedzać tarło potencjalnych ofiar, a moment przechodzenia na pokarm rybny, po okresie odżywiania się planktonem, powinien następować bardzo szybko, najlepiej w czasie wylęgania się planktonofagów. Takie wymagania spełnia przede wszystkim szczupak. Wylęgając się wcześniej niż większość potencjalnych ofiar młodociane szczupaki przez pierwsze dwa, trzy tygodnie odżywiają się głównie skorupiakami planktonowymi, czasami drobnymi larwami owadów. Momentem przełomowym jest na ogół pojawienie się w litoralu larw płoci (*Rutilus rutilus* L.), które stają się ich pierwszym, masowo zjedanym pokarmem rybnym (Pliszka 1953). Jak podaje Pliszka (1953), wczesny narybek szczupaka może konsumować ok. 20% przebywających jeszcze na tarliskach larw płoci. Ten

sam los w mniejszym lub większym stopniu może spotkać wylęgające się w litoralu larwy i żerujący tam narybek innych gatunków ryb. Po 6—8 tygodniach od chwili wylęgu młode szczupaki są w stanie zjeść także roczne, czasami dwuletnie osobniki takich gatunków, jak płoć, okoń, leszcz (*Abramis brama* L.) krap (*Blicca bjorkna* L.) czy ukleja. Nie ma natomiast w piśmiennictwie polskim (poza nie publikowanymi materiałami Martyniaka) danych o występowaniu w pokarmie szczupaka stynki, jednego z najważniejszych konsumentów zooplanktonu w ok. 70 na ogół dużych jeziorach Pomorza, Pojezierzy Mazurskiego i Suwalskiego (Korycki 1966). Warto dodać, że jest ona jednym z głównych składników pokarmu szczupaka w kilku jeziorach południowo-wschodniej Norwegii (Vøllestad i in. 1986). Stynka po wczesnym tarle (luty—maj), jeśli odbyło się ono w jeziorze, a nie w łączącej się z nim rzece, traci najczęściej kontakt ze strefą litoralu i tworząc ławice żeruje w pelagialu (Korycki 1966).

Jedynym gatunkiem, w którego pokarmie stynka jest powszechnie notowana i który przy odpowiednim zagęszczeniu może wywierać znaczną presję na jej populację, jest sandacz (Korycki 1966, Nagieć 1977, Popova i Sytina 1977, Lammens 1986). Trzeba jednak podkreślić, iż sandacz staje się rybożercą dopiero po 2—3 miesiącach życia, w niektórych jeziorach dopiero pod koniec sezonu wegetacyjnego, a do tego czasu jest istotnym konsumentem zooplanktonu (Budzyńska i in. 1956, Wiktor 1964, Tatrai i Panyi 1976, Nagieć 1977, Popova i Sytina 1977, Van Densen i in. 1986). Stąd też próba wzmocnienia presji sandacza na ryby planktonożerne mogłaby wymagać istotnego obniżenia efektywności rozrodu, np. przez ograniczenie liczebności osobników dojrzałych płciowo oraz utrzymywania odpowiedniego zagęszczenia i struktury wiekowej populacji poprzez ciągłą introdukcję kilkumiesięcznych sandaczy. Byłoby to zadanie niełatwe, szczególnie przy próbie zastosowania na większą skalę, choćby ze względu na znane trudności w hodowli i transporcie młodocianych sandaczy.

Okoń wydaje się gatunkiem najmniej przydatnym w zabiegach „biomanipulacyjnych”, a to ze względu na bardzo późne rozpoczynanie odżywiania się rybami i często ogromną liczebność stadiów planktonożernych (Bączkowska 1965, Prejs 1976, Popova i Sytina 1977). W zbiornikach poddanych takim zabiegom powinno się wręcz dążyć do zdecydowanego zmniejszenia jego zagęszczenia.

Jak dotąd, poza mało przekonującymi materiałami Scavii i in. (1986), nie ma w piśmiennictwie doniesień o udanych zabiegach „biomanipulacyjnych”, w których operowano by populacją miejscowego drapieżcy (przegląd piśmiennictwa — Dawidowicz 1986). Wszystkie udane eksperymenty to bądź eliminacja ryb ze zbiornika i budowa nowego zespołu o całkowicie zmienionych proporcjach między drapieżnikami a ich potencjalnymi ofiarami (Shapiro i Wright 1984, Van

Donk i in. w druku), bądź introdukcja drapieżcy do niewielkiego zbiornika zasiedlonego wyłącznie przez gatunki niedrapieżne (Bennendorf i in. 1984) czy wtargnięcie i błyskawiczny rozwój nowego drapieżcy (Zaret i Paine 1973). Żadna z tych metod kształtowania zespołu ryb z zupełnie oczywistych względów nie może znaleźć szerszego zastosowania w praktyce. Czy można zatem liczyć na powodzenie prób przebudowy populacji miejscowych gatunków drapieżnych, polegających na tak głębokich zmianach liczebności i struktury wiekowej, aby odbiło się to w sposób dostatecznie silny na zespołach planktożernych ofiar?

Ekologiczna teoria populacji, a szczególnie wiedza o mechanizmach autoregulacji i związkach drapieżca—ofiara, nie wnosi wiele optymizmu do rozważań na ten temat. Łatwych sukcesów nie wróżą także doświadczenia Franklina i Smitha (1963) oraz Grimma (1984) płynące z prób zmiany liczebności i struktury wiekowej populacji szczupaka, obserwowane przez Załachowskiego (1965) oraz Gajgala i Gerulajtisa (1974) nasilanie się kanibalizmu wraz ze wzrostem zagęszczenia sandacza i szczupaka, czy stwierdzenia Dąbrowskiego (1964), z których wynika, że wzmocnienie eksploatacji i presji drapieżniczej na jedną populację ryb niedrapieżnych wywołuje natychmiast zwiększenie się liczebności innych biologicznie z nią powiązanych populacji.

Są jeszcze inne powody, dla których odpowiednia przebudowa populacji drapieżcy może być bardzo trudna do osiągnięcia. Jak wynika z obserwacji skutków wzrostu trofii w zbiornikach słodkowodnych, proces ten po przekroczeniu pewnego progu prowadzi do zmian w strukturze ichtiofauny (Colby i in. 1972, Hartmann 1977, Prejs 1978, Opuszyński 1987). Zmiany te w warunkach silnie zeutrofizowanych jezior Europy oznaczają często zmniejszenie się zagęszczenia szczupaka i, co zapewne jest w jakiejś mierze tego wynikiem, wzrost liczebności niektórych karpiowatych (Grimm 1981, Prejs 1984, Lammens 1986). Chcąc doprowadzić do znacznego wzrostu zagęszczenia szczupaka w takich wodach, należy liczyć się nie tylko z działaniem naturalnych mechanizmów regulujących liczebność populacji, ale i z przeciwną do takich zamiarów tendencją do obniżania się jej liczebności wraz ze zmianami środowiskowymi wywołanymi wzrostem trofii.

Niewykluczone, iż w takiej sytuacji jednym z pierwszych kroków powinny stać się próby zahamowania zmian zachodzących w zespołach ichtiofauny. Mogłyby się one sprowadzić m. in. do przywrócenia możliwości naturalnego rozwoju szczupaka, drastycznie nieraz ograniczonych w wyniku zanikania roślinności zanurzonej, np. przez budowę nowych miejsc tarła i schronień dla larw i narybku. Być może chcąc ułatwić utrzymywanie odpowiednich zespołów ryb w takich zbiornikach należałoby je poddać uprzednio zabiegom rekultywacyjnym.

Jest prawdopodobne, iż dalsze istotne zwiększenie zagęszczenia i zmiana struktury wiekowej populacji szczupaka ponad poziom, który udałoby się osiągnąć dzięki opisanym zabiegom, okaże się niemożliwe. Sądzić jednak można, że stałe utrzymywanie takiej struktury wiekowej i górnej granicy liczebności, jaką udaje się osiągnąć poprzez odpowiednie zabiegi techniczne i zarybianie, choć samo niewystarczające do dostatecznego obniżenia biomasy planktonofagów, może w połączeniu z innymi, bardziej tradycyjnymi metodami (np. selektywne połowy), ułatwić osiągnięcie zamierzonego celu. Trzeba jednak podkreślić, że w przeciwieństwie do tego co optymistycznie sugerowali Gliwicz (1986) i Dawidowicz (1986), nie będą to zabiegi tanie, łatwe ani możliwe do zastosowania na większą skalę w najbliższej przyszłości.

Piśmiennictwo

- Andersson G., Berggren H., Cronberg G., Gelin C. 1978 — Effects of planktivorous and benthivorous fish on organisms and water chemistry in eutrophic lakes — *Hydrobiologia*, 59: 9—15.
- Backiel T., Grygierek E. 1972 — Ekologia a rybactwo — kilka zagadnień — *Wiad. ekol.* 28: 3—16.
- Bączkowska E. 1965 — Pokarm i odżywianie się okonia (*Perca fluviatilis* L.) w Jeziorze Legińskim i Pasterzewo — *Zesz. nauk. WSR, Olsztyn*, 20: 233—243.
- Benndorf J., Kneschke H., Kossatz K., Penz E. 1984 — Manipulation of the pelagic food web by stocking with predacious fishes — *Int. Rev. gesamtent Hydrobiol.* 68: 407—428.
- Bonar A. 1977 — Relations between exploitation, yield, and community structure in Polish pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) lakes — *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1576—1580.
- Brooks J. L., Dodson S. I. 1965 — Predation, body size, and composition of plankton — *Science*, 150: 28—35.
- Budzyńska H., Romaniszyn W., Romański I., Rubisz A., Stangenberg K. 1956 — The growth and summer food of the economically most important fishes of the Gopło lake — *Zool. Pol.* 1: 63—120.
- Carpenter S. R., Kitchell J. K., Hodgson J. R. 1985 — Cascading trophic interactions and lake productivity — *Bioscience*, 35: 634—639.
- Chitravadivelu K. 1974 — Growth, age composition, population density, mortality, production and yield of *Alburnus alburnus* and *Rutilus rutilus* in the inundation region of Danube-Zofin — *Acta Univ. Carol. Biol.* 1972: 1—76.
- Colby P. J., Spangler G. R., Hurley D. A., McCombie A. M. 1972 — Effect of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes — *J. Fish. Res. Bd Can.* 29: 975—983.
- Craig J. F. 1974 — Population dynamics of perch, *Perca fluviatilis* L. in Slapton Ley, Devon. Trapping behaviour, reproduction, migration, population estimates, mortality and food — *Freshwat. Biol.* 4: 417—431.
- Cryer M., Peirson G., Townsend C. R. 1986 — Reciprocal interactions between roach, *Rutilus rutilus*, and zooplankton in a small lake: Prey dynamics and fish growth and recruitment — *Limnol. Oceanogr.* 31: 1022—1038.
- Dawidowicz P. 1986 — „Biomanipulacja”. II. Oddziaływanie na fitoplankton poprzez przekształcanie struktury troficznej biocenoz wodnych — *Wiad. ekol.* 32: 381—401.

- Dawidowicz P., Gliwicz Z. M. 1987 — „Biomaniplulacja”. III. Rola bezpośrednich i pośrednich zależności między fitoplanktonem i zooplanktonem — Wiad. ekol. 33: 259—277.
- Dąbrowski B. 1964 — Elementy analizy wpływu eksploatacji na pogłowiu ryb w jeziorach — Rocz. Nauk rol. H, 83: 539—551.
- Franklin D. R., Smith L. L. 1963 — Early life history of the northern pike (*Esox lucius* L.) with special references to the factors influencing the numerical strength of year classes — Trans. Am. Fish. Soc. 92: 91—110.
- Gajgalas K. S., Gerulaitis A. B. 1974 — Ekologija sostajanija i mery po regulirovaniju promysla sudaka *Lucioperca lucioperca* L. v Bassejne Kursju Mares — Vopr. Ichtiol. 14: 602—614.
- Gliwicz Z. M. 1986 — „Biomaniplulacja”. I. Czym teoria ekologii służyć może praktyce ochrony środowiska wodnego? — Wiad. ekol. 32: 155—170.
- Grimm M. P. 1981 — The composition of northern pike (*Esox lucius* L.) populations in four shallow waters in the Netherlands, with special reference to factors influencing 0+ pike biomass — Fish. Manage. 12: 61—77.
- Grimm M. P. 1984 — Regulation of biomass of small (less than 41 cm) northern pike (*Esox lucius* L.) with special reference to the contribution of individuals stocked as fingerlings (4—6 cm) — EIFAC Tech. Pap. 42: 1—7.
- Hartmann J. 1977 — Fischereiliche Veranderungen in kulturbendingt eutrophierenden Seen — Schweiz. Z. Hydrol. 39: 243—254.
- Hillbricht-Ilkowska A., Prejs A., Węgleńska T. 1973 — Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak. VIII. Approximate assessment of the utilization by fish of the biomass and production of zooplankton — Ekol. pol. 21: 553—562.
- Holčík J. 1977 — Changes in fish community of Kličava reservoir with particular reference to Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), 1957—72 — J. Fish. Res. Bd Can. 34: 1734—1747.
- Hrbaček J., Dvořáková M., Kořínek V., Prochazková V. 1961 — Demonstration of the effect of the fishstock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association — Verh. Int. Ver. Limnol. 14: 192—195.
- Jachner A. 1988 — „Biomaniplulacja”. IV. Zagęszczenie i aktywność pokarmowa ryb planktonożernych — Wiad. ekol. 34: 143—163.
- Johnson R. E. 1949 — Maintenance of natural population balance — Assoc. Game, Fish Conserv. Comm. Conv. 38: 34—42.
- Kajak Z., Dusoge K. 1973 — Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak. IX. Numbers and biomass of bottom fauna — Ekol. pol. 21: 564—573.
- Karzinkin G. 1955 — Podstawy biologicznej wydajności zbiorników wodnych — PWRiL, Warszawa, ss. 385.
- Korycki A. 1966 — Stynka — Opracowanie IRS nr 18, ss. 10.
- Lammens E. H. R. R. 1986 — Interactions between fishes and the structure of fish communities in Dutch shallow, eutrophic lakes — Univ. Agriculture, Wageningen, ss. 100.
- Lazzaro X. 1987 — A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts — Hydrobiologia, 146: 97—167.
- Mann R. H. 1980 — The numbers and production of pike (*Esox lucius*) in two Dorset rivers — J. anim. Ecol. 49: 899—915.
- Mastyński J. 1971 — Jezioro Malta w Poznaniu jako zbiornik produkcyjny — Gosp. ryb. 12: 10—12.

- McQueen D. J., Post J. R., Mills E. L. 1986 — Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571—1581.
- Mills E. L., Forney J. L., Wagner K. J. 1987 — Fish predation and its cascading effect on the Oneida Lake food chain (W: Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities. Red. N. C. Kerfoot, A. Sih) — Univ. Press New England, Hanover, London, ss. 386.
- Nagięć M. 1977 — Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland — *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1581—1585.
- Opuszyński K. 1987 — Sprzężenie zwrotne między procesem eutrofizacji a zmianami zespołu ryb. Teoria ichtioeutrofizacji — *Wiad. ekol.* 33: 21—30.
- Persson L. 1987 — The effects of resource availability and distribution on size, class interactions in perch, *Perca fluviatilis* — *Oikos*, 48: 148—160.
- Phillips G. L., Eminson D., Moss B. 1978 — A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters — *Aquat. Bot.* 4: 103—126
- Pieczynska E., Ozimek T., Rybak J. I. w druku — Long-term changes of littoral habitats and communities in Lake Mikołajskie, Poland — *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.*
- Pieczynski E. 1973 — Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak. XII. Numbers and biomass of the fauna associated with macrophytes — *Ekol. pol.* 21: 595—610.
- Pliszka F. 1953 — Spostrzeżenia nad wpływem warunków rozrodu ryb jeziorowych na liczebność ich stadiów młodocianych — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 1: 165—188.
- Popova O. A. 1967 — The "predator-prey" relationship among fish (W: The biological basis of freshwater fish production. Red. S. D. Gerking) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, Edinburgh, ss. 495.
- Popova O. A., Sytina L. A. 1977 — Food and feeding of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in various waters of the USSR — *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 1559—1570.
- Prejs A. 1973 — Experimentally increased fish stock in the pond type lake Warniak. IV. Feeding of introduced and autochthonous non-predatory fish — *Ekol. pol.* 21: 445—505.
- Prejs A. 1976 — Fishes and their feeding habits (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczynska) — Wyd. UW, Warszawa, 155—172.
- Prejs A. 1978 — Eutrofizacja jezior a ichtiofauna — *Wiad. ekol.* 23: 201—208.
- Prejs A. 1984 — Herbivory by temperate fishes and its consequences — *Env. Biol. Fish.* 10: 281—296.
- Rudenko G. P. 1971 — Ichtiomassa i čislennost ryb v platvično-okunevom oze-re — *Vopr. ichtiol.* 11: 630—642.
- Rudenko G. P., Umnov A. A. 1982 — Ryboprodukcijonna charakteristika malych ozer raznogo tipa severo-zapada Evropejskoj časti SSSR — *Vopr. ichtiol.* 22: 746—759.
- Rudenko G. P., Volkov J. P. 1974 — Produktivnost populacii ryb mezotrof-nogo ozera Račkovo (bassejn r. Velikoj) — *Gidrobiol. Ž.* 10: 84—89.
- Scavia D., Fahnestiel G. L., Evans M. S., Jude D. J., Lehman J. 1986 — Influence of salmonine predation and weather on long-term water quality trends in Lake Michigan — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 433—443.
- Schindler D. W., Comita G. W. 1972 — The dependence of primary production upon physical and chemical factors in a small senescing lake, including the effects of complete water oxygen depletion — *Arch. Hydrobiol.* 69: 413—451.

- Shapiro J., Lamarra V., Lynch M. 1975 — Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration (W: Proc. symposium on water quality management through biological control. Red. P. L. Brezonik, J. L. Fox) — Univ. Florida. USEPA, Gainesville, 85—96.
- Shapiro J., Wright D. J. 1984 — Lake restoration by biomanipulation: Round Lake, Minnesota, the first two years — *Freshwat. Biol.* 14: 371—383.
- Tatrai I., Ponyi J. E. 1976 — On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Balaton in 1970 — *Ann. Biol. Tihany*, 43: 93—104.
- Tonn W. M., Paszkowski C. A. 1986 — Size-limited predation, winterkill, and the organization of *Umbra-Perca* fish assemblages — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 194—202.
- Van Densen W. L. T. 1985 — Feeding behaviour of major 0⁺ fish species in a shallow eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands) — *Z. angew. Ichtiologie*, 1: 49—70.
- Van Densen W. L. T., Dijkers C., Veerman R. 1986 — The fish community of the Loosdrecht Lakes and the perspective for biomanipulation — *Hydrobiol. Bull.* 20: 147—163.
- Van Donk E., Gulati R. D., Grimm M. P. w druku — Restoration by biomanipulation in a small hypertrophic lake: Preliminary results — *Dev. Hydrobiol.*
- Vanni M. J. 1986 — Fish predation and zooplankton demography: Indirect effects — *Ecology*, 67: 337—354.
- Vijveberg J., Van Densen W. L. T. 1984 — The role of the fish in the food web of Tjeukemeer — *Verh. Int. Ver. Limnol.* 22: 891—896.
- Vøllestad L. A., Skurdal J., Qvenild T. 1986 — Habitat use, growth, and feeding of pike (*Esox lucius* L.) in four Norwegian lakes — *Arch. Hydrobiol.* 108: 107—117.
- Wiktor K. 1964 — Związki między produkcją zooplanktonu a odżywianiem ryb planktonożernych — *MIR, Studia i materiały A*, 2, ss. 100.
- Willemssen J. 1980 — Fishery aspects of eutrophication — *Hydrobiol. Bull.* 14: 12—21.
- 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—457.
- Zalachowski W. 1965 — Odżywianie się szczupaka z Jezior Legińskich — *Zesz. nauk. WSR, Olsztyn*, 20: 195—212.
- Zaret T. M. 1980 — Predation and freshwater communities — Yale Univ. Press, New Haven, London, ss. 187.
- Zaret T. M., Paine R. T. 1973 — Species introduction in a tropical lake — *Science*, 182: 449—455.
- Zawisza J., Ciepielewski W. 1973 — Experimentally increased fish stock in pond type lake Warniak. II. Changes of the autochthonous ichthyofauna due to the introduction of carp (*Cyprinus carpio* L.) and bream (*Abramis brama* L.) — *Ekol. pol.* 21: 423—444.

Summary

Recent data suggest that, at each trophic level of freshwater pelagic systems, biomass can be controlled from above by consumers. According to the biomanipulation approach, increased grazing pressure by predatory fish can create a trophic structure wherein planktonic crustaceans are able to keep algal abundance in check.

However, the grazing pressure of piscivores on planktivores in most lakes is too weak to keep the zooplankton community dominated by large cladocerans that are capable of reducing the algal standing stock. To promote a community shift to large-bodied herbivorous zooplankton in the eutrophic lakes of Middle Europe, the biomass of the dominant species of fish at the planktivorous stage should be reduced at least by five to eight times.

Size-selective predation by young of the year fishes seems to be the most important factor controlling the structure of the zooplankton community in these lakes. Thus, to prevent the decimation of large cladocerans by planktivore, the stock of yearlings should be reduced as early as possible. This could be done by maximizing the stock of early stages of piscivorous fish, which as gape-limited predators are forced to feed on small prey.

The management implication is that, apart from substantially increasing the density of piscivores, their population structure must be drastically changed.

However, ecological theory, especially the principles of population ecology and models of the predator-prey system, question the maintenance of such transformed and unbalanced fish assemblages. Also, the biomanipulation approach finds little support in the stocking practices and adjustments of population of northern pike and pikeperch which lead to higher than natural density of these species.

In many European freshwaters subject to rapid eutrophication, apart from natural factors controlling the density of population, one must take into consideration the tendency of pike density to decrease as a result of eutrophication related changes in the littoral habitat (e.g. disappearance of macrophytes).

Thus, the first step should aim at counteracting the process of changes in fish communities e.g. by habitat-engineering providing pike populations with shelters and new spawning areas. Further increase of predator density, above the level achieved by habitat-engineering and suitable population adjustment, would be probably impossible. However, the constant effort to keep the predator density at highest level by methods mentioned above, combined with more traditional ones (e.g. selective catches) can be of significant help in shaping the trophic structure of freshwater ecosystems.

(wpłynęło: 9 XII 1987 r.)