

Anna Hillbricht-Ilkowska

Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
05-092 Łomianki

**Współczesne kierunki badawcze
w ekologii wód słodkich
III. Heterogenność środowiska
wodnego, czynniki biotyczne
a strategia życia organizmów**

Contemporary research trends
in freshwater ecology
III. Heterogeneous nature of
freshwater environment, biotic
factors and life strategy of
organisms

1. Wstęp

W poprzednich artykułach niniejszego cyklu (Hillbricht-Ilkowska 1984a, 1984b) omówiono te kierunki badawcze we współczesnej limnologii, które dotyczą zjawisk i procesów w dużej skali przestrzennej i czasowej, np. krajobrazowej czy wieloletniej (skala „mega”), bądź też ekosystemowej, rocznej, sezonowej (skala „makro”). Zainteresowania ekologów jednakże skupiają się coraz częściej na strukturach i procesach skali czasowej i przestrzennej mniejszej niż powyższe, nazwijmy je skali „mezo” i „mikro”. Badania takich zjawisk, nie do pomyslenia bez współczesnych technik badawczych, mają dwojaki cel ogólniejszy: wykazują duże ich znaczenie w podstawowych funkcjach całego ekosystemu oraz wskazują, że tego typu heterogenność siedliska wodnego, przestrzenna i czasowa, modyfikuje bardzo istotnie losy organizmów i ich wzajemne zależności, często umożliwia współwystępowanie wielu antagonistycznie ustosunkowanych gatunków i dostarcza nowych odpowiedzi na stare pytanie Hutchinsona (1961) — dlaczego w na pozór jednorodnym siedlisku, jakim jest toń wodna, może występować tyle gatunków i osobników.

2. Skala zmienności środowiska a skala reakcji organizmu

Znakomicie zagadnienie to postawił Harris (1980), który dokonał swoistej klasyfikacji reakcji fitoplanktonu na zmiany siedliska fizycznego, głównie warunków świetlnych i ruchów wody. Wyróżnił on m.in. zjawiska przystosowawcze mikroskali przestrzennej, ograniczone często

do kilku lub kilkunastu metrów, o dużej zmienności w czasie (od kilku do kilkunastu minut), które są efektem reakcji fizjologicznych osobnika (jak np. stan chlorofilu mierzony jego fluorescencją, oddychanie, przyswajanie). Następnie wyróżnił reakcje ekologiczne całej populacji i dalej — całego zespołu, np. wzrost zagęszczenia populacji, sezonowe zastępowanie się gatunków, długotrwała zmiana dominacji, trwała przebudowa ilościowa i jakościowa zespołu, które to zjawiska zachodzą już w skali przestrzennej dużej, np. całego ekosystemu i w czasie o wiele dłuższym (np. tydzień, miesiąc, rok, okres klimatyczny). Zdaniem tego autora powszechne podejście badawcze i metody albo uniemożliwiają właściwe poznanie, albo nie docenia się w nich zjawisk pierwszego typu, jak też ogólnie niedostatecznie są rozpoznane zjawiska i reakcje zespołów zachodzące ze szczególnie zmienną i nieregularną częstotliwością i o bardzo zmiennym zasięgu w ekosystemie jeziornym.

Przykładem może tu być zależność (korelacja dodatnia) pomiędzy maksymalną dla danego profilu produkcją fotosyntetyczną P_{max} a stosunkiem głębokości warstwy eufotycznej (mierzonej np. widzialnością krążka) do warstwy mieszanej (epilimnionu) (tzw. stosunek Z_{eu}/Z_{mix}) stwierdzona przez Harrisa i współpracowników (Haffner, Harris i Jaraí 1980, Harris, Haffner i Piccinin 1980, Harris i Piccinin 1980) w pelagialu jeziornym. Stosunek ten decyduje o czasie przebywania komórki glonu w warstwie eufotycznej, gdzie przeważają procesy asymilacji, i w strefie dysfotycznej lub afotycznej, gdzie przeważają straty materii w wyniku oddychania, rozkładu i wydzielania. Stosunek ten jest zmienny w czasie, często w sposób nieregularny, gdyż zależy od intensywności wiatrów i nasłonecznienia. Gdy stosunek ten jest niski ($<0,35$) (np. w okresie zakładania się stratyfikacji, gdy termoklina leży na większych głębokościach) dominują okrzemki, gdy jest on bardzo wysoki — sinice, zielenice; grupy te różnią się zasadniczo wytrzymałością na dłuższe przebywanie w strefie dys- lub afotycznej. Stąd ogólnie stabilność warstwy mieszanej (tzn. tempo, w jakim ona zanika bądź tworzy się) decyduje o strukturze i wydajności fitoplanktonu (tzw. intermediate disturbance hypothesis, Harris, Piccinin i Van Ryin 1983). W warunkach ciepłego i płytkiego epilimnionu zespół jest słabo zróżnicowany, biomasa wysoka, przeważają gatunki o długim okresie rotacji („turnover”) i dużej masie osobniczej (tzn. sieciowy fitoplankton), niepodatne na wyjadanie przez zooplankton. Przeciwnie wykazuje zespół fitoplanktonu utworzony w wyniku silnego pogłębienia epilimnionu i ogólnie dużej ruchliwości pionowej tej warstwy. Na podstawie zmiennego w czasie i przestrzeni układu statyczności mas wodnych Trimbee i Harris (1984) wyjaśnili zmiany sukcesji glonów (w tym sinic) obserwowane z roku na rok w badanym przez nich jeziorze.

3. Podstawowe mezostruktury fizyczne środowiska jeziorowego i ich efekty biotyczne

Termoklina, decydująca o względnej miąższości wód mieszanych i nie mieszanych, jest tą mezostrukturą fizyczną, którą współczesna limnologia zajmuje się zarówno z punktu widzenia rozmieszczenia organizmów, jak też krążenia i dynamiki materii. Z warstwą termokliny związana jest często wąska (1—2 m) strefa koncentracji glonów o kilkakrotnie większej koncentracji chlorofilu (tzw. subsurface chlorophyll maximum). Różne jest pochodzenie tej warstwy. Czasem jest to efekt wzrostu populacji glonów *in situ*, czasem efekt nagromadzenia „schodzących” w dół komórek powierzchniowego planktonu (Pick, Nalewajko i Lean 1984) lub ich zróżnicowanej prędkości opadania, małej intensywności wyjadania, lub zgoła wpływ turbulencji i dyfuzji mas wodnych (Abbott i in. 1984).

Według Molla i Stoermera (1982) zjawisko to zachodzi w jeziorach różnych głębokości, ale słabo eutroficznych, tzn. w warunkach, gdy do głębokości termokliny dochodzi jeszcze światło fotosyntetycznie efektywne. Strefa ta może być szczególnie rozbudowana w głębokich jeziorach oligotroficznych, jak np. w jeziorach Tahoe (Abbott i in. 1984) czy Superior (Fahnenstiel i Glimme 1983).

Występowanie tej warstwy, często nie stwierdzanej rutynowymi metodami, może być m.in. wynikiem „strategicznej” reakcji glonów, które skupiają się w miejscu bogatym i stale zasilanym w pierwiastki biofilne (rozkład *in situ* opadającej materii oraz dopływ dyfuzyjny z hypolimnionu), gdzie warunki świetlne jeszcze umożliwiają fotosyntezę. Z warstwą metalimnionu związany jest często charakterystyczny zespół fitoplanktonu, jak np. sinic z rodzaju *Oscillatoria*, występujący niekiedy w jeziorach słabo eutroficznych. Jest on obiektem interesujących poszukiwań z zakresu fizjologii sinic (cieniolubność, zdolność do regulacji pływalności) i prób powiązania z procesem eutrofizacji (Walsby, Utkilen i Johnson 1983). Często w tej warstwie stwierdza się skupienie szczególnie drobnych glonów (rzędu 1—2 μm) (Takahashi i Hori 1984).

Podobnie swoiste zespoły powstają w strefie oksykliny, jaką jest granica warstw tlenowej i beztlenowej, często charakteryzująca się obecnością H_2S , np. w postaci zespołu fotosyntetyzujących bakterii siarkowych. Ogólnie jednak rozpoznanie biologiczne tego typu mezostruktury jest słabe.

Szczególnie ważna, ale słabo rozpoznana jest rola termokliny w procesie zstępującego i wstępującego transportu materii w jeziorze. Gliwicz (1979, 1980) udowodnił, że im ostrzejszy gradient termiczny w metalimnionie, tym różnica pomiędzy pulą materii organicznej w epilimnionie a masą materii tryptonowej chwytej w pułapki ustawione pod metalimnionem jest większa. Oznacza to, że tym mniej materii

krążącej w epilimnionie opuszcza okresowo tę warstwę, czyli zwiększa się jej retencja w strefie fotycznej i w konsekwencji nasilają się efekty eutrofizacyjne. Objawia się to tym, że jeziora o podobnych zasobach troficznych, ale o różnie ze względów klimatycznych lub morfometrycznych wykształconym gradiencie termicznym w lecie różnią się istotnie koncentracją chlorofilu — jest ona większa w jeziorze o ostrzejszej i wcześniejszej stratyfikacji. W koncepcji tej termoklina funkcjonuje jako mniej lub więcej statyczna bariera przeciwdziałająca stratom materii z warstwy eufotycznej. P r e m a z z i, M a r e n g o i R o s s i (1981) oraz K o r t m a n n i j n. (1982) podnoszą natomiast jej rolę w dostarczeniu zmineralizowanych związków pokarmowych z hypo- do epilimnionu i zasilaniu warstwy eufotycznej. Zwracając uwagę na dynamikę ruchów pionowych i rozpiętości tej warstwy wprowadzając pojęcie „erozji” metalimnionu. Zmiany miąższości metalimnionu w czasie i przestrzeni powodują przedostawanie się pierwiastków biofilnych z górnych warstw hypolimnionu, tym silniejsze im większa jest różnica ich koncentracji pomiędzy meta- i hypolimnionem i im mniej stabilne termicznie są warstwy metalimnionu. Proces zasilania epilimnionu współgra z rozpoznany wcześniej w limnologii procesem dyfuzyjnego przemieszczania się pierwiastków z warstw głębszych do powierzchniowych.

Badania powyższe, łącznie z uprzednio wspomnianymi, są przykładem zainteresowań gradientem termicznym mas wodnych rozumianym również jako układ pionowy mas wodnych o różnej stabilności (miksji), w której warstwa skoku funkcjonuje również jako swego rodzaju „mikso-klina”.

Z kolei badania G e o r g e'a (1983) są przykładem poszukiwań konsekwencji biologicznych gradientu świetlnego, który w warunkach bardzo obfitej zawiesiny może być szczególnie ostry. W tych warunkach skupienia *Daphnia hyalina* Leydig są bardzo silnie wyrażone, a całość populacji skoncentrowana w warstwie powierzchniowej. Fitoplanktonowi stwarza to większe szanse przeżycia. Natomiast w warunkach bardziej rozproszonego i głębiej przenikającego światła, a więc braku ostrego gradientu świetlnego, populacja wioślarek jest rozmieszczona równomiernie w strefie eufotycznej, co sprzyja efektywniejszemu odłowieniu komórek glonów.

4. Dynamika mas wodnych a przestrzenne rozmieszczenie organizmów

W referacie wygłoszonym na zjeździe Kanadyjskiego Towarzystwa Limnologicznego L e g e n d r e i D e m e r s (1984) wskazali na penetrację dziedziny hydrodynamiki jako na szczególną cechę postępu badawczego w ekologii wód ostatnich lat. Inaczej mówiąc dostrzega się, że system jeziorny (a tym bardziej rzeczny) jest dynamicznym układem

mas wodnych, powiązanych ściśle z lokalnym reżimem hydrologicznym i meteorologicznym. Dobitnym przykładem tego podejścia są wspomniane wyżej koncepcje Harrisa, ale nie tylko.

Na tej drodze m.in. poszukuje się przyczyn niejednolitego rozmieszczenia poziomego planktonu w pozornie jednolitej masie wodnej, skupiskowości czy „plamistości” występowania. Skala przestrzenna tych zjawisk jest różna. Największe są skupienia powstające w wyniku działalności wiatru (Stauffer 1982, Teraguchi, Stucke i Noga 1983) lub niejednorodności mas wodnych różnie zmieszanych (np. w przypadku rzeki przepływającej przez jezioro). Sell, Carney i Fahrenstiel (1984) stwierdzili, że stopień trwałego mieszania wód rzeki z wodami jeziora, przez które przepływa (jez. Michigan), decyduje o współwystępowaniu kilku konkurujących ze sobą gatunków okrzemek, niejako pozwalając im na swobodny rozwój w różnych strefach mieszania.

Mniejsze, bo rzędu kilku-kilkunastu metrów są agregacje powstające w związku z tzw. krążeniem Langmuira — szczególnym rodzajem turbulencji powierzchniowej warstwy wody powstałej w wyniku gwałtownego falowania po silnych wiatrach (George 1981, Malone i McQueen 1983). Częstym efektem powstającego w takich warunkach układu równolegle biegnących wirów (w których masy wody są naprzemiennie wynoszone na powierzchnię i wciągane w głąb, nieraz na znaczne głębokości) jest zjawisko biegnących równolegle do kierunku wiatru pasm piany i skupień detrytusu widocznych niekiedy na powierzchni jeziora. Ten rodzaj turbulencji powierzchniowej ma jak się zdaje duże (np. Buranathant, Cochrell i John 1982), choć nie w pełni rozpoznane znaczenie w funkcjonowaniu ekosystemu jeziornego. Prąd wstępujący w zawirowaniach, choć niewielkiego zasięgu, ale silny, może powodować kondensację rozproszonej martwej i żywej materii cząsteczkowej zarówno opadłej na powierzchnię jeziora (np. wylinki), jak i autochtonicznej. Silne napowietrzanie zaś (powstaje piana i aerosole) może na granicy faz kondensować również i rozpuszczoną materię organiczną. Ogólnie dzięki tego rodzaju turbulencji rozpuszczona i cząsteczkowa materia organiczna może tworzyć większe agregaty i stawać się w ten sposób bardziej dostępna konsumentom, zaś jej część pod postacią aerosoli może opuszczać system i być transportowana nawet na duże odległości. W strefie powyższych zawirowań powstają z kolei skupienia fitoplanktonu oraz zooplanktonu, a w ślad za nimi również ich drapieżców (np. ryb).

Oczywiście nie zawsze niejednorodne w przestrzeni występowanie planktonu da się powiązać jednoznacznie z dynamiką mas wodnych, często przyczyną jest skupienie pokarmu czy ucieczka przed drapieżnikiem (o czym dalej). Ważne są jednak konsekwencje tego zjawiska dla funkcjonowania systemu pelagicznego i to one są najczęściej obiektem badań i spekulacji myślowych (np. wspomniane wyżej badania George'a

1983). Tessier (1983) badał przemieszczanie się skupienia (o średnicy kilkudziesięciu metrów, nie związane z działalnością wiatru) *Holopedium gibberum* Zaddach w małym jeziorze i stwierdził silną redukcję liczebności fitoplanktonu wewnątrz skupienia do „głodowej” wartości progowej. Szczególnie interesujące są badania drobnych, ale często dość trwałych skupień zooplanktonu w strefie litoralnej lub na granicy: litoral-pelagial (Butorina 1981, 1982, Fairchild 1981). Niezależnie od przyczyn powodujących powstawanie takich skupień ich wpływ na rozmieszczenie przestrzenne i śmiertelność fitoplanktonu (często w skali kilku metrów) jest niezaprzeczalny.

5. Mikrostruktury i mikrowarstwy

Badania Shanksa i Trenta (1979), Cole'a (1982), Lehmana i Scavii (1982) oraz Pearla i Meskela (1982) z zastosowaniem metody autoradiografii są przykładem poszukiwań struktur, jakie tworzą się dookoła pojedynczych żywych zwierząt, komórek glonów bądź martwych cząstek detrytusu. Uwolnione w procesie przyżyciowego wydzielania pierwiastki biofilne kumulują się dookoła żywego zwierzęcia na czas dostateczny, aby umożliwić glonom ich asymilację. Wykazano bowiem, że glony w takich warunkach intensywniej przyswajają znakowany fosfor wydzielony przez zwierzęta. Według Lehmana i Scavii (1982) powstaje w ten sposób zjawisko „nutrient microscale patchiness” w skali przestrzennej rzędu 10^{-6} — 10^{-4} m. Currie (1984) jednakże podważa możliwość realnego korzystania glonów z takich mikrokoncentracji pierwiastków.

Podobne mikroskupienia, gdzie koncentracje pierwiastków są znacznie większe niż w otaczającej masie wodnej, tworzą się dookoła cząstek detrytusu. Shanks i Trent (1979), badając tzw. śnieg morski (opadające agregaty detrytusu o wielkości 0,05—10 cm) stwierdzili, że koncentracje związków mineralnych azotu i fosforu są większe do kilkuset razy niż w otaczającej wodzie. Paerl i Meskel (1982) wykazali, że bakterie związane z takimi agregatami w jeziorach wykazują intensywniejsze tempo pobierania pierwiastków biofilnych niż bakterie wolno unoszone w wodzie, zaś Prezelin i Alldredge (1983), że są one miejscem szczególnej aktywności bakterii nitryfikacyjnych i chemoautotroficznych. Agregaty te są również miejscem bardzo intensywnej produkcji fotosyntetycznej. Knauer, Hebel i Cipriano (1982) stwierdzili, że może być w nich zlokalizowane do 58% całkowitej produkcji warstwy fotycznej. Cole (1982) wprowadza pojęcie fikosfery („phycosphere”), tzn. przestrzeni rzędu mikronów i o zmienności czasowej rzędu minut, jaka tworzy się w otoczeniu żywej komórki glonu, jej błony lub otoczek śluzowych czy galaretowatych. W przestrzeni tej

zachodzą wszystkie podstawowe zależności zarówno stymulujące (trophiczne), jak i inhibitujące pomiędzy rośliną a bakterią. Tego typu mikrostruktury winny się również tworzyć dookoła dryfujących cząstek materii mineralnej i organicznej w rzekach.

Mikrowarstwa powierzchniowa, stanowiąca strefę kontaktu powierzchni zbiornika z atmosferą, jest dalszym przykładem mikrostruktury, która przyciąga nieustannie zainteresowania ekologów, choć jeszcze nie takie, jak strefa kontaktu woda—osad denny, mimo że stanowi w pewnym sensie środowisko analogiczne. Jest to siedlisko bardzo dobrze rozpoznane w warunkach morskich (W a n g e r s k y 1976) i to od dość dawna w związku ze zjawiskiem tzw. opalizującej plamy („slick”), często obserwowanej na powierzchni morza. Należy od razu dodać, że zarówno powyższe zjawisko, jak i w ogóle badania mikrowarstwy powierzchniowej nie muszą być powiązane bezpośrednio z zanieczyszczeniem wód związkami ropopochodnymi. Wyróżnia się bowiem wyraźnie mikrowarstwy będący produktem takich właśnie zanieczyszczeń (stanowią one zupełnie inny problem, zresztą niezwykle — jak wiadomo — ważny) i mikrowarstwy utworzone zarówno ze związków produkowanych w samym systemie, autochtonicznych, jak też ze związków pochodzących z opadu atmosferycznego oraz pyłu (L e w i s 1983).

Mikrowarstwa powierzchniowa ma grubość z reguły rzędu kilkunastu do kilkuset mikronów (często zależy ona od stosowanej techniki badawczej¹). Tworzą ją różnorakie związki organiczne, przeważnie wysokocząsteczkowe, często koloidalne oraz związki mineralne, których koncentracje są na ogół większe, często o rząd wielkości, niż w bezpośrednio niżej leżącej masie wodnej. Według V a n V l e e t a i W i l l i a m s a (1983) na te organiczne substancje składają się głównie związki białkowe i cukrowe oraz humusowe (a nie tylko i nie zasadniczo — związki tłuszczowe).

Znaczenie mikrowarstwy powierzchniowej jest wyrażane w postaci tzw. wskaźnika wzbogacenia („enrichment factor”, C a r l s o n 1982), choć zmienność w tym zakresie jest bardzo duża zależnie od rodzaju związku, pory dnia lub nocy, siły wiatru, stopnia falowania. Na przykład wg C a r l s o n a (1983) trudno jest stwierdzić koncentrowanie się rozpuszczonych związków węgla, natomiast węgiel cząsteczkowy jest trwale obecny w większych koncentracjach. S a v e n k o (1979) stwierdził, że koncentracja P og. dochodzi w niej do 6 mg/l, zaś w pianie do 24 mg/l. W warstwie tej również i żywe składniki wskazują niekiedy na silną koncentrację, np. ilości chlorofilu mogą dochodzić do 1000 $\mu\text{g/l}$, zaś jego zmiany dobowe wykazują typową inhibicję świetlną. E s t e p

¹ Techniki stosunkowo prostych, opartych na przyczepności wody do odpowiednio przygotowanych płytek szklanych lub siatki metalowej (V a n V l e e t i W i l l i a m s 1980, C a r l s o n 1983).

i Remsen (1984) zbadali występowanie w niej różnych gatunków fitoplanktonu stawowego i stwierdzili, że okrzemki (np. *Fragillaria*, *Synedra*, *Navicula*) aktywnie wybierają tę warstwę dając wartości wskaźnika wzbogacenia dochodzące do 14. Intensywność asymilacji ^{14}C , czy też biologiczne wiązanie azotu jest w mikrowarstwie powierzchniowej intensywniejsze (Mitamura i Matsumoto 1981). Danos, Maki i Remsen (1983) podają wskaźnik wzbogacenia w dwóch jeziorach dla chlorofilu 11—22, dla P og. 3—13, dla bakterii do 3, zależnie jednak od metody zbioru mikrowarstwy. Dotyczy to również metali i innych związków (Semenov 1982). Hermansson i Dahlbäck (1983) badali aktywność bakterii i ich przemieszczanie się za pomocą znakowanego tymidyną (^3H) kwasu palmowego rozlanego na powierzchni. Niekiedy obserwuje się silną koncentrację martwego detrytusu, np. w wyniku opadania wylinek owadów czy pyłu z otaczającego lądu, a nawet zdolność kumulowania niektórych jonów dochodzących z opadem (Lewis 1983). Warstwie tej, szczególnie gdy tworzy ona (jak np. w środowisku morskim) wspomniany wyżej efekt „opalizującej plamy”, przypisywane są funkcje ochronne względem działania ultrafioletu.

Za jedną z przyczyn zwiększonych koncentracji cząsteczkowej i rozpuszczonej materii w mikrowarstwie powierzchniowej uważa się kondensację i wynoszenie tejże materii na pęcherzykach gazu powstających w wyniku turbulencji mas wodnych, wirów Langmuira, czy fermentacji osadów dennych. Wykazali to doświadczalnie w warunkach wody morskiej m.in. Johnson i Cooke (1980) oraz Gershey (1983). Obserwowano interesujące zjawisko powstawania cząstki materii organicznej w momencie pęknięcia lub zanikania pęcherzyka powietrza. Badania te nawiązują do niektórych dawniejszych poszukiwań i spekulacji myślowych, postulujących istnienie mechanizmów fizycznych (turbulencja, zmiany temperatury) i biologicznych (aktywność bakterii), które by powodowały kondensację i adsorpcję wysokocząsteczkowych organicznych związków rozpuszczonych na powierzchni faz lub komórek bakteriowych. W wyniku tego procesu mogą powstawać cząstki mające kształt i wielkość podobną do cząstek detrytusu. Mechanizm ten, o niezwykle ważnym znaczeniu dla dróg obiegu materii organicznej, nie jest rozpoznany na tyle, aby można było mówić o nim jako o równoległym funkcjonującym do np. obiegu troficznego — od producentów do konsumentów (różnego rzędu) i destruentów.

Ogólnie rzecz biorąc, ten typ siedliska razem ze swoim mikrobiotem², dobrze rozpoznany w systemach morskich, nie jest reprezento-

² Wchodzącym w skład tzw. neuston — zespołu organizmów związanego z najbardziej powierzchniową warstwą zbiornika. Neuston jest dość dobrze rozpoznany w limnologii pod względem taksonomicznym, natomiast słabo lub wcale pod względem funkcjonalnym w powiązaniu z chemiczną i fizyczną strukturą mikrowarstwy powierzchniowej.

wany wśród badań limnologów tak jak na to zasługuje. Jak się wydaje, jest to system skrajnie zmienny zarówno w przestrzeni, jak i w czasie, tworzący się i zanikający z różną częstotliwością i funkcjonujący zmiennie, zależnie od rodzaju i intensywności falowania oraz powierzchniowej turbulencji. Główna rola w metabolizmie jeziora wydaje się polegać na okresowej kondensacji i kumulacji materii organicznej.

6. Heterogenność siedliska a współwystępowanie konkurentów

Limnologowie, sprowokowani sławnym paradoksem Hutchinsona (1961, patrz wstęp), stale poszukują okoliczności i mechanizmów umożliwiających współwystępowanie gatunków korzystających z podobnych zasobów pokarmowych czy przestrzennych. Gilarov (1984) stwierdza, że przez dwie dekady badań dowiedziono, że paradoks przestał być paradoksalny i że z jednej strony nieustanna zmienność siedliska, w tym również tempo odnawiania zasobów pokarmowych, a z drugiej nawet niewielkie różnice w szybkości reagowania osobników, zmieniają nieustannie układ warunków ich życia w sposób nie doprowadzający do całkowitego ustąpienia jednych na korzyść drugich. Dobitnie stwierdza to Herbert (1982) mówiąc, że heterogenność siedliska toni wodnej w czasie i przestrzeni, zmienny układ mikro- i mezostruktur fizycznych, wszelkiego rodzaju skupień („patchiness”), zapewnia współwystępowanie gatunkom planktonu, które w warunkach laboratoryjnych podlegają często konkurencyjnemu wyparciu. De Bernardi i Maucha (1982), manipulując wielkością przestrzeni eksperymentalnej, stworzyli warunki współwystępowania dwóch blisko spokrewnionych gatunków wioślarek przez stworzenie mikrosiedlisk umożliwiających przeżycie osobnikom wolniej rosnącego gatunku.

Problem współwystępowania glonów o podobnych wymaganiach pokarmowych był przedmiotem niezwykle ciekawych badań Sommera (1982, 1983), Tilmána (1982) oraz Tilmána i Stermera (1984). Badali oni kolejność ustępowania jednego gatunku okrzemki na rzecz drugiego w kulturach, w których stosowano różne koncentracje i proporcje fosforu i krzemu. Zwyciężał ten gatunek, który wymagał do prawidłowego podziału komórek niższej koncentracji pierwiastka (w tym przypadku krzemu), mimo że wymagania wobec drugiego pierwiastka mogły być identyczne. Na podstawie zarówno badań w kulturach chemostatycznych, jak i obserwacji w terenie Sommer (1983) stwierdza, że gatunki o podobnych wymaganiach mogą współistnieć, jeśli są ograniczone przez różne pierwiastki lub różne koncentracje tego samego pierwiastka, nawet jeśli różnice w ich wymaganiach są niewielkie. W innej pracy Sommer (1982) stwierdził, że dwa gatunki z rodzaju *Rhodomonas* lokalizują się w czasie dnia na różnych głębokościach zależnie

od swego niewiele różniącego się optimum świetlnego. We wszystkich tych badaniach czynnikiem umożliwiającym współwystępowanie są często niewielkie różnice fizjologiczne, które przy generalnie podobnych wymaganiach siedliskowych stwarzają jednak różne szanse rozwoju i podziału obu konkurentom. A b r a m s (1983) ujął nawet powyższe zjawisko w tzw. teorię ograniczającego podobieństwa („limiting similarity”). Termin ten oznacza maksymalny stopień podobieństwa w sposobie korzystania z zasobów środowiska, który jeszcze umożliwia współwystępowanie dwu lub kilku konkurencyjnych gatunków. Natomiast to co w rzeczywistości umożliwia współwystępowanie, to przede wszystkim różnice (często niewielkie) między gatunkami w zależności pomiędzy tempem korzystania z zasobów np. pokarmowych a tempem ich odnawiania w siedlisku.

Zasadniczo podobnie można interpretować wiele przypadków współwystępowania gatunków zooplanktonu, o których wiadomo, że użytkują podobne zasoby siedliska. W następnym rozdziale opisano przykłady badań dowodzących, jak krótkotrwałe zmiany obfitości i różnorodności pokarmu stwarzają warunki do współwystępowania gatunków wykorzystujących ten sam rodzaj pokarmu (np. *Daphnia* i *Bosmina* w badaniach D e M o t t a i K e r f o o t a 1982). B a l t z i s i F r e d r i c k s o n (1984) stworzyli w laboratorium warunki współwystępowania dwóch drapieżnych gatunków pierwotniaków odżywiających się bakteriami. Taki układ powstał w warunkach stale podtrzymywanych oscylacji liczebności bakterii, bowiem zależność tempa podziału komórek jednego i drugiego konsumenta od liczebności bakterii różniła się niewiele, ale na tyle, aby zróżnicować ich reakcję na kolejne wzrosty i spadki koncentracji bakterii w hodowli, dając kolejno szanse obu gatunkom.

Badania powyższe wskazują również na znaczenie elastyczności behawioru pokarmowego oraz niekiedy drobnych różnic w tempie odławiania pokarmu, szybkości asymilacji, preferencji pokarmowej, które mogą różnicować reakcję konsumentów na zmienne warunki pokarmowe. D e M o t t (1983) stwierdził, że dominowanie *Daphnia pulicaria* Forbes w środku lata, a ustępowanie *D. rosea* O. F. Müller, jest wynikiem tego, że pierwszy gatunek może efektywniej korzystać z większych glonów w sytuacji, gdy te występują powszechnie w siedlisku (co właśnie ma miejsce w środku lata w badanym zbiorniku). Natomiast oba gatunki mają identyczne zapotrzebowanie na drobne glony, stanowiące ich podstawowy pokarm.

Innych danych związanych z konkurencją jako czynnikiem porządkującym występowanie gatunków w siedlisku dostarczają wyniki badań nad rozmieszczeniem przestrzennym różnych gatunków o podobnych wymaganiach siedliskowych i pokarmowych (w rodzaju wyżej wspomnianych badań S o m m e r a 1983 nad *Rhodomonas*). P a t a l a s (1981) stwierdził, w tak dużym jeziorze jak Winnipeg, że połowa ogólnej liczby gatunków skorupiaków zajmuje przestrzeń poniżej 5% powierzchni jezioro-

ra, trzymając się stref przybrzeżnych i dopływów. Są to „pechowi przybysze” („unsuccessful invaders”), którzy prawdopodobnie będą mogli zasiedlić pelagial jeziorny, jeśli w wyniku eutrofizacji zaczną ustępować gatunki w nim obecnie żyjące. Einsle (1983) twierdzi, że Jezioro Bodeńskie jest stale obiektem imigracji i kolonizacji przez nowe gatunki (nie zawsze związane jest to z eutrofizacją), które stwarzają napięcia konkurencyjne, np. *Cyclops vicinus* Lilljeborg — nowy imigrant w J. Bodeńskim, względem tubylca, jakim jest *Mesocyclops leuckartii* Claus. Alcaraz (1983) stwierdził współwystępowanie 4 gatunków *Acartia* w zatoce morskiej, ale rozdzielonych przestrzennie i czasowo. Gatunki o typowej strategii *r* zajmowały strefy o zmiennym siedlisku (zasolenie, poziom wód), zaś pozostałe gatunki występowały w strefach i w okresach o bardziej stabilnych warunkach siedliskowych. Matveev (1983) i Matveeva (1983) wznowili znane techniki porównywania stopnia zachodzenia nisz gatunków zooplanktonu w czasie i przestrzeni. Stwierdzili, że jest on znaczny i że płodność wioślarek w lecie jest silnie limitowana przez pokarm, prawdopodobnie na drodze konkurencyjnej.

7. Strategia życia w środowisku o „przewidywalnej” i „nieprzewidywalnej” zmienności — problem supermodny

Strategia życia rozumiana jako system reakcji osobników populacji (czyli reprezentacji gatunku w siedlisku) pozwalających na ich przeżycie i rozród w zmiennym środowisku była zawsze jednym z centralnych problemów w ekologii, zaś we współczesnej hydrobiologii obserwujemy renesans tej problematyki. Zmiany siedliska zachodzące w przestrzeni penetrowanej przez osobniki populacji, jak też w czasie ich życia, stymulują różnego rodzaju przystosowania, np. do zmiennej i różnorodnie objawiającej się presji drapieżców, do konieczności dzielenia się zasobami pokarmowymi lub przestrzenią z konkurentem, minimalizując negatywne skutki tych sytuacji. Z punktu widzenia strategii przeżycia aktywizowane są stare koncepcje tzw. strategii *r* lub *K*, zaś w interpretacji oddziaływania środowiska używa się pojęcia zmian środowiskowych „dających się przewidzieć” („predictable”) (np. zmiany dobowe czy sezonowe, tzn. o stałym rytmie, choć często o zmiennej intensywności) oraz zmian „nieprzewidywalnych” („unpredictable”). Do nich należą m.in. te, które wprowadza człowiek np. poprzez selektywną eksploatację czy introdukcję ryb, jak też inne zmiany zachodzące nieregularnie (np. przesuszanie, silne fluktuacje poziomu wody).

Badaniom strategii populacji gatunków w konkretnym układzie siedliskowym i biotycznym podporządkowana jest większość współczesnych badań nad dynamiką populacji i cyklem życiowym, zależnością drapieżca—ofiara, mechanizmami współwystępowania gatunków spokrewnionych

taksonomicznie lub troficznie, jak też wiele badań autekologicznych i fizjologicznych. Odzywają niektóre dawne teorie biocenotyczne i populacyjne oraz ewolucyjne o charakterze ogólnoekologicznym (np. genotypowe a fenotypowe podłoże zmienności, czynniki doboru naturalnego). Ogólnie można powiedzieć, że poszukuje się tych cech osobniczych czy populacyjnych, które w konkretnym układzie warunków siedliska zapewniają gatunkowi dostosowanie („fitness”), będące podstawą przeżycia, bądź nawet sukcesu środowiskowego. Jest to zasadniczo inne podejście badawcze do organizacji systemów wodnych niż to, które prezentują badania ekosystemowe, bioenergetyczne czy też fizjocenotyczne.

Punktem wyjścia do rozważań o strategii życia są opisy dynamiki populacji (w kategoriach b , d i r , czyli tempa rozrodu, śmiertelności i wzrostu populacji *in situ*) i jej cyklu życiowego w konkretnym siedlisku, których metody badawcze i próby modelowania znacznie się ostatnio rozwinęły (De Bernardi 1979). Wiele inspiracji w tym zakresie dostarczają również badania laboratoryjne losów pojedynczych, izolowanych osobników, stanowiące podstawę konstrukcji tzw. tablic życia („life tables”).

8. Dynamika populacji glonów

Przykładem powyższych poszukiwań mogą być badania Reynoldsa i współpracowników (Reynolds 1982, Reynolds i Wiseman 1982; Reynolds i in. 1982, 1983), którzy opisali dynamikę populacji różnych gatunków glonów i wyjaśnili następstwo ich dominowania w jeziorze. Ocenili oni wszystkie parametry dynamiki populacji, tzn. tempo podziału komórek *in situ*, tempo strat komórek w wyniku odpływu, opadania, rozkładu i wyjadania przez zooplankton. Parametry te porównali z tempem wzrostu lub spadku liczebności populacji w środowisku. Stwierdzili, że zmienność takich czynników, jak temperatura, światło, miąższość warstwy mieszanej oraz selektywność i intensywność odławiania przez zooplankton różnorodnie zmieniają wielkości powyższych parametrów w sposób, który sprawia, że różne gatunki osiągają „sukces środowiskowy” w różnym czasie. W wyniku tworzy się typowa sukcesja sezonowa dominantów od okrzemek (wiosną) do sinic lub bruzdnic (latem).

Innym przykładem badań nastawionych na ocenę parametrów dynamiki liczebności glonów jest praca Crumptona i Wetzela (1982), w której tempo podziału komórek oceniano w naczyniach z błony półprzepuszczalnej (dializa) napełnionych przefiltrowaną wodą jeziorną i fitoplanktonem pozbawionym zooplanktonu. Autorzy twierdzą, że następstwo gatunków jest wynikiem przede wszystkim zmiennej presji drapieżniczej, czyli odławiania przez zooplankton i różnego tempa opa-

dania komórek zależnie od ich wielkości i pływalności. Ogólnie wielu autorów (np. Tilzer 1984) skłania się raczej ku twierdzeniu, że o dynamice fitoplanktonu w jeziorach bardziej decydują czynniki powodujące straty komórek (wyjadanie, sedymentacja) niż czynniki ich wzrostu (troficzne). Na przykład efektem przełowienia fitoplanktonu przez rozwijający się zooplankton jest obserwowane powszechnie w jeziorach na wiosnę zjawisko tzw. czystej wody („clear water phase”, Geller 1980), z reguły trwające dość krótko. Konsekwencją powyższej interpretacji jest, że wszelkie cechy osobnicze glonów, które różnicują ich podatność na odławianie i opadanie, będą decydujące dla ich przeżycia.

Przykładem poszukiwań właściwości fizjologicznych organizmu, które umożliwiają „sukces środowiskowy” (czyli dominację w zespole i maksymalne wykorzystanie środowiska) są współczesne badania nad sinicami powodującymi zakwity wód jeziornych. Paerl i Ustach (1982) uważają, że sinice wiążące wolny azot mogą czerpać dwutlenek węgla z powietrza podpływając pod samą powierzchnię. Tworzące się skupiska tych glonów zacieniają skutecznie niżej rozmieszczonych konkurentów skazanych na rozpuszczone źródła węgla. W innych pracach (Paerl, Tucker i Bland 1983, Paerl 1984) twierdzi się, że umiejętność syntezy karotenoidów i ich zwiększona koncentracja w komórce zapewniają lepsze wykorzystanie światła przy niskiej i średniej intensywności *PhAR* oraz lepszą osłonę przeciw inhibitującemu działaniu silnego nasłonecznienia (w tym promieniowania ultrafioletowego) i supernasyceń tlenu. Stąd sinice te mogą bezpiecznie gromadzić się w dużych masach na samej powierzchni wód. Murphy, Lean i Nalewajko (1976) uważają, że sinice mogą „wyłapywać” żelazo ze środowiska poprzez wydzielanie związków je kompleksujących i tą drogą niejako pozabawiać inne glony ważnego mikroelementu. W warunkach silnego zanieczyszczenia, słabej penetracji światła oraz wyczerpanych zasobów fosforu mineralnego również i te sinice muszą ustąpić na rzecz gatunku *Oscillatoria agardhii* Gomont, który w warunkach słabego naświetlenia ma stosunkowo mniejsze zapotrzebowanie na fosfor (Nicklish, Conrad i Kohl 1981). Zevenboom (1982) jest zdania, że obserwowana w jeziorach hypetroficznych sukcesja od zielenic — poprzez sinice wiążące azot — do *Oscillatoria agardhii* da się wyjaśnić różnym tempem wzrostu tych taksonów w miarę spadku koncentracji pierwiastków biofilnych (głównie azotu) i spadku intensywności naświetlenia związanego z przezroczystością. Murphy i Brownlee (1981) stwierdzili, że sinice mają zdolność magazynowania azotu z formy amonowej, co pozwala na przetrzymanie silnych, choć krótkotrwałych spadków koncentracji tej formy azotu, jakie cechują zbiorniki hypertroficzne. Lampert (1981a, 1981b, 1982) wystąpił z interesującą (choć nie nową) hipotezą, że toksyczność niektórych sinic, jak *Microcystis aeruginosa* Kütz, jest przystosowaniem obronnym przeciw drapieżnictwu filtratorów. Dowiódł

on, że to właśnie zjedzone przez filtratora komórki tej sinicy zmniejszają tempo filtracji i konsumpcji, zaś filtrowana woda otrzymana z hodowli sinicy tego efektu nie wykazuje. Spadek filtracji i konsumpcji trwa tak długo, jak długo w pokarmie występują sinice. Zwierzęta przeniesione do innego pokarmu szybko odzyskiwały wysokie tempo filtracji. Wiele badań wskazuje na znaczenie regulacji pływalności („buoyancy”) przez sinice w wykorzystaniu środowiska przez te glony.

9. Strategia rozrodu, rozwoju i zdobywania pokarmu u gatunków zooplanktonu

W strategii życia, na którą składa się strategia przeżycia i rozrodu, pierwszoplanową rolę odgrywają następujące cechy osobnicze i populacyjne: elastyczność behawioru, szczególnie w zdobywaniu pokarmu, zapewniająca szybkie przestawienie się na zmienny ilościowo pokarm, szybkość wzrostu i osiągnięcia maksymalnego rozmiaru lub momentu złożenia jaj, szybkość reakcji na niesprzyjające warunki siedliska wyrażająca się w produkcji form spoczynkowych. Duże znaczenie mają także: szybkość reakcji na czynniki umożliwiające aktywizację tych form i zasiedlenie środowiska, umiejętność i szybkość wykorzystania wszelkiego rodzaju okresowo powstających i zanikających mikrosiedlisk (o jakich była mowa w poprzednim rozdziale), wreszcie — co wydaje się najważniejsze dla strategii przeżycia — umiejętność unikania lub minimalizowania presji drapieżniczej. Wszystkie te cechy winny sprzyjać maksymalizacji tempa wzrostu populacji, (tzw. r), który jest miarą dostosowania i podstawą sukcesu środowiskowego gatunku w siedlisku.

Szczególnie wdzięcznym obiektem badań nad strategią rozrodu z punktu widzenia typu zmienności siedliska (zmienność przewidywalna i nieprzewidywalna) jest proces rozrodu i rozwoju u wrotków i widłonogów. Pourriot i Snell (1983) oraz Ricci (1983) wyróżniają dwa typy procesu tworzenia jaj spoczynkowych w populacjach wrotków (poprzedzone pojawem samic miktycznych) i ich rozwoju: jeden — gdy jaja rozwijają się w różnych odstępach czasu (tzn. okres spoczynkowy jest zmienny i ogólnie długi) a okres produkowania młodych jest rozciągnięty w czasie, oraz drugi — gdy rozwój większości jaj zachodzi w krótkim czasie i jest do pewnego stopnia zsynchronizowany. Pierwszy stwierdza się w populacjach i u gatunków żyjących w szczególnie zmiennym środowisku, drugi w środowisku o zmianach regularnych i przewidywalnych. Narzuca się tu analogia z różnymi typami tworzenia i rozprzestrzeniania się nasion u roślin wyższych jako adaptacji gatunku i populacji (Pourriot i Snell 1983).

Schwartz (1984) jest zdania, że gatunki rodzaju *Daphnia* nadają się szczególnie do porównań i rozważań o adaptacji strategii rozwoju

i rozrodu do warunków siedliskowych oraz biotycznych. Wśród nich są bowiem gatunki zarówno o szerokim zasięgu geograficznym, jak i ograniczone do różnych stref klimatycznych, nie mówiąc już o różnorodności warunków pokarmowych i presji drapieżniczej w siedliskach, w których występują te wioślarki. Na przykład *Daphnia pulex* Sars — gatunek kosmopolityczny, cechuje się tendencją do szybkiego dojrzewania i częstego produkowania wielu jaj, z których wykluwają się młode osobniki (neonata) o stosunkowo małych rozmiarach, zaś inny gatunek (arktyczny) wymaga więcej czasu do osiągnięcia dojrzałości płciowej, produkuje mało jaj, ale młode osobniki są większych rozmiarów.

King (1982) zastanawia się nad znaczeniem przystosowawczym okresu starości u wrotków, ponieważ osobniki w hodowli żyją na ogół dość długo po swoim okresie rozrodczym (długość życia równa się w przybliżeniu podwójnemu okresowi generacji). Jest zdania, że może to być kwestia opieki (parental care), jak też mechanizm wewnętrznej stabilizacji liczebności populacji redukujący konkurencję pomiędzy rodzicami a potomstwem poprzez stopniowe wycofywanie osobników. Występowanie takich starych i nieproduktywnych osobników (zresztą trudne do stwierdzenia w warunkach naturalnych) przeczy hipotezie, że strategia życia w warunkach silnej selekcji faworyzować powinna te cechy, które maksymalizują tempo wzrostu populacji (strategia typu r).

Jak wiadomo, okres diapauzy osobników i jaj widłonogów, jego czas rozpoczęcia, długotrwałość oraz czynniki inicjujące start i zakończenie w konkretnych siedliskach były zawsze obiektem poszukiwań. Elgmork i in. (1978), Elgmork (1980), a bardziej współcześnie Papińska (1984) udowodnili, że w niektórych siedliskach o szczególnie intensywnej presji ryb na ten składnik zooplanktonu unikanie drapieżcy jest tym czynnikiem, który „zmusza” większe i podatniejsze na eliminację osobniki do przechodzenia do warstw naddennych i diapauzy. Hairston i Muns (1984) udowodnili, że w ewolucyjnie stałym siedlisku, z regularnie pojawiającym się okresem intensywnej presji ryb, czas gdy osobniki przechodzą do diapauzy pojawia się ze znacznym wyprzedzeniem wynoszącym ok. 1,3 pokolenia przed okresem wzmożonej śmiertelności. Typ reprodukcji i rozwoju populacji (tzn. częstość i liczba produkowanych jaj rozwijających się natychmiast bądź przechodzących diapauzę o odpowiedniej długotrwałości) jest cechą trwałą konkretnej populacji żyjącej w określonym siedlisku. Wykazali to Hairston i Olds (1984) dla jednego z gatunków *Diaptomus* dokonując efektywnych przeniesień samic tego gatunku ze zbiorników stałych do okresowych i vice versa.

Z punktu widzenia strategii życia interpretuje się również znaczenie wędrówek pionowych, w czasie których, jak wiadomo, zwierzęta są często wystawione na bardzo zmienne temperatury. Orcutt i Porter (1983)

udowodnili brak wpływu takich regularnie zmiennych temperatur na tempo wzrostu populacji (czyli na r , np. poprzez przyspieszenie rozwoju jaja), które było zawsze mniejsze niż w stałych, wysokich temperaturach powierzchniowych. Czynnikiem, który niejako zmusza populację do okresowego opuszczania strefy najcieplejszej jest zdaniem autorów właśnie drapieżnictwo ryb szczególnie intensywne w tej warstwie. A zatem minimalizowanie śmiertelności jest w tym wypadku czynnikiem nadrzędnym w stosunku do czynników maksymalizujących strategię typu r .

Strategiczne znaczenie elastyczności w sposobie zdobywania pokarmu wykazano w licznych pracach cytowanych w poprzednim artykule cyklu (Hillbricht-Ilkowska 1984b) o postępach w zakresie trofoekologii. W badaniach De Motta i Kerfoota (1982) dwa gatunki filtratorów — mniejsze osobniki z rodzaju *Bosmina* i większe z rodzaju *Daphnia* mogą współwystępować w zmiennej koncentracji różnorodnej zawiesiny pokarmowej. Jest to możliwe, gdyż w okresach spadku koncentracji *Bosmina* uruchamia, obok filtracyjnego, aktywny sposób zdobywania rozproszonych większych cząstek. W badaniach Gouldena, Henry'ego i Tessiera (1982) mechanizm był inny — *Bosmina* reagowała szybciej na odradzanie się populacji glonów po ich odłowieniu przez *Daphnia* niż sama *Daphnia*. *Bosmina* ma krótszy okres dojrzewania i szybciej produkuje więcej jaj niż *Daphnia*, stąd w krótszym czasie populacja staje się zdominowana przez rozmnażające się osobniki dorosłe.

Dla sukcesu środowiskowego populacji duże znaczenie mają również wszelkie oddziaływania chemosensoryczne, szczególnie wtedy gdy informują o obecności skupień pokarmu (pozytywne oddziaływanie) lub o obecności drapieżnika (negatywne, następny rozdział). O niektórych (np. Poulet i Quelet 1982) wspomniano w poprzednim artykule niniejszego cyklu (Hillbricht-Ilkowska 1984b). Buskey (1984) badał tempo i sposób poruszania się (częstotliwość pauz, skoków, kierunek itp.) widłonogów w obecności żywego pokarmu (glony), w wodzie filtrowanej pochodzącej z hodowli glonów i wobec obojętnych cząstek (kulki plastikowe). Stwierdził, że typ i szybkość poruszania się w pierwszym i drugim środowisku są wyraźnie różne w porównaniu z trzecim, zapewniając w rezultacie efektywny odłów cząstek pokarmu w pierwszym środowisku. Seitz (1984) stwierdził istnienie oddziaływań typu allelopatycznego, gdyż dwa gatunki z rodzaju *Daphnia* wykazały istotne różnice w relacji: długość ciała—wielkość miotu zależnie od tego, czy hodowane były na wodzie pochodzącej z hodowli własnego czy innego gatunku.

Czynnikiem sprzyjającym maksymalnemu wykorzystaniu siedliska jest różnorodność klonów występująca w populacjach gatunków zooplanktonu rozmnażających się partenogenetycznie. Kerfoot (1981) oraz Loaring i Hebert (1981) wykazali w populacjach wioślarek istnienie klonów identycznych morfologicznie, ale różniących się tempem

wzrostu i długością życia oraz produkcją jaj spoczynkowych. Zmienne czynniki siedliska dokonują selekcji klonu na korzyść tego, który w danych warunkach ma większe tempo wzrostu i wcześniej produkuje jaja.

Większość badań wskazuje na to, że najważniejszym czynnikiem wpływającym na strategię przeżycia i rozrodu jest drapieżnictwo.

10. Selektywne drapieżnictwo — podstawowy czynnik strukturotwórczy

Strukturotwórczy wpływ drapieżców, szczególnie ryb na zespoły ofiar wśród zooplanktonu jest znany i szeroko badany od dłuższego czasu (np. klasyczne już badania H r b a ě k a 1962). Drapieżca zależnie od sposobu poszukiwania, wybierania, a następnie atakowania ofiary określa selektywnie szanse przeżycia ofiar, zatem kształtuje strukturę wieku, liczebność, płodność populacji, zaś dalej dobór, rozmieszczenie przestrzenne oraz następstwo sezonowe gatunków w zespole ofiar. Stale dochodzą coraz to nowe dane świadczące, że każda dostatecznie istotna zmiana w zespole bezkręgowców drapieżnych (widłonogi, *Mysidacae*, *Notonectidae*, larwy muchówek), ichtiofauny czy innych kręgowców (np. salamandra) odbija się na dynamice i współwystępowaniu niedrapieżnego zooplanktonu (wioślarek, wrotków, widłonogów) (L y n c h 1979, M a t v e e v 1980, L a n g e l a n d 1981, M o r g a n, G o l d m a n i R i c h a r d s 1981, C o o p e r i S m i t h 1982, S k o p c o v i K r u p e n n i k o v a 1982, W r i g h t i O ' B r i e n 1982). Zjawisko to zostało wykorzystane przez G r y g i e r e k (1979) przy tworzeniu zasad doboru obsady rybnej w stawach hodowlanych.

W obecności drapieżców krzywa śmiertelności wioślarek (jaką jest zależność między wiekiem lub wzrostem a śmiertelnością) przestaje być typową funkcją monotoniczną, a ma kształt zdeformowany (L y n c h, M o u s o n i S a n d h e i r i c h 1981, S k o p c o v i K r u p e n n i k o v a 1982). Wykazuje bowiem bardzo dużą redukcję w młodszych stadiach — efekt eliminacji przez drapieżne widłonogi oraz dodatkowo dużą redukcję przy stadiach najstarszych i największych — efekt eliminacji przez ryby. Według S k o p c o v a i S a l a m a t o v e j (1984) zmiany w strukturze wieku i wielkości zooplanktonu skorupiakowego zachodzą szybciej pod wpływem selektywnego wyjadania przez ryby planktonożerne niż zmiany w ogólnej liczebności poszczególnych populacji.

Średnia wielkość samic noszących jaja oraz ich średnia płodność jest mniejsza w populacjach silnie eliminowanych przez ryby (B r a m b i l l e 1982) oraz mniejsza jest wielkość samic, które noszą maksymalną w populacji liczbę jaj (G l i w i c z 1981). Oznacza to, że w obecności drapieżcy — ryby, która wybiera osobniki większe, maksimum produkcji jaj u ofiary przesuwa się na młodsze i mniejsze samice (B a j ě o r o v 1982). Zróznicowana lub umiarkowana presja drapieżców na zespoły ofiar

umożliwia współwystępowanie gatunków o podobnych wymaganiach, poprzez zróżnicowanie szans ich przeżycia (Matveev 1980, Cooper i Smith 1982). Selektywna eliminacja form większych, bardziej rozczłonkowanych (długie odnóża czy anteny, wyrostki pancerza) lub bardziej się odznaczających w oświetlonej toni wodnej (duża liczba jaj lub siodełka, duże ciemne oko, różne rodzaje zabarwienia, większa częstość pozostawania w bezruchu) przyczynia się do odpowiedniej zmienności morfologicznej i behawioru oraz selekcjonuje klony i morfotypy w obrębie populacji. Kerfoot (1981) wykazał taką wymianę typów morfologicznych u wioślarek w okresie polodowcowej historii jeziora — w miarę kształtowania się w nim zespołu drapieżców kręgowych i bezkręgowych gatunki i formy o długich antenach ustępowały na rzecz gatunków o krótkich odnóżach. O'Brien i Vinyard (1978) udowodnili, że w obecności drapieżcy z dwóch form dafni zwycięża ta, której nie preferuje drapieżca z powodu gładkiego, zwartego kształtu, mimo że jej płodność i intensywność odżywiania się są mniejsze niż formy, która bardziej cierpi od drapieżcy. Byron (1982) próbuje wyjaśnić strategię przeżycia u gatunków widłonogów, które żyją w zbiornikach górskich na wysokościach powyżej 2500 m i które charakteryzują się pigmentacją (kumulacja karotenoidów w ciele) jako przystosowaniem ochronnym przeciwko intensywnemu naświetleniu. Jednakże posiadanie takiej cechy jest ryzykowne, gdyż jednocześnie znacznie zwiększa prawdopodobieństwo eliminacji przez ryby. Autor stwierdza, że szybkość ucieczki, wędrówki pionowe, jak też ogólnie krótki okres wegetacyjny w tych zbiornikach równoważą straty na rzecz drapieżcy i pozwalają populacji na „luksus” pigmentacji.

Badania Windfielda i Townsenda (1983) wykazują, jak często ryzykowne jest dla samicy widłonoga noszenie worków jajowych, które czynią ją lepiej widoczną dla ryby reagującej na taką ofiarę ze znacznie mniejszej odległości niż na osobnika bez jaj. Osobniki takie bronią się mniejszą ruchliwością. Ogólnie badania laboratoryjne tych autorów wykazały, że widłonogi w obecności drapieżcy dłużej pozostają w bezruchu w kontakcie z podłożem. Na przykładzie tych badań i wyżej opisanych widać, jak często osobniki ofiary muszą optymalizować swoje reakcje, aby z jednej strony zapewnić dostateczny sukces rozrodczy, z drugiej zredukować śmiertelność w wyniku presji drapieżcy.

Spośród rozlicznych cech ofiary, które mogą zmniejszać efekt drapieżnictwa, Kerfoot (1982) podniósł znaczenie jej „smakowitości” jako kaska pokarmowego. W ten sposób można np. wyjaśnić utrzymywanie się trwałego jaskrawego ubarwienia wodopójek, które co prawda może czynić je widocznymi dla ryb, ale są one z kolei unikane w wyniku procesu uczenia się ryby prawdopodobnie wskutek złego smaku i twardej okrywy ciała. Jest on zdania, że ogólnie taki mechanizm obronny, jak kumulacja substancji chemicznych, czyniąca tkanki ofiary „nie-

smaczny”, a zatem odstraszającymi, jest może bardziej powszechna niż to się przypuszcza.

Stich i Lampert (1981, 1984) wykazali, że w Jeziorze Bodeńskim gatunek wioślarki, który jest eliminowany wizualnie przez drapieżcę (rybę) jest zmuszony do wędrówek dobowych do warstw ciemnych i chłodnych, mimo że z punktu widzenia optymalizacji rozrodu i rozwoju korzystniejsze energetycznie byłoby pozostawanie w ciepłych i bogatych w pokarm warstwach powierzchniowych. Przykładem podobnych poszukiwań jest praca Iwasy (1982). Im silniejsza jest presja ryb (im więcej ryb), tym szybciej w okresie porannym i tym niżej przemieszcza się zooplankton w warstwy gorzej oświetlone.

Praca Dorazio i Lehman (1983) wykazuje na modelu dynamiki populacji, jak strategia rozrodu może być ściśle dopasowana do presji drapieżniczej. W obecności drapieżcy (ryba) wybierającego duże osobniki, populacja ofiary osiąga maksymalne tempo wzrostu (r), gdy zwierzęta rozwijają się z licznych, małych jaj i szybko osiągają dojrzałość płciową przy stosunkowo niewielkich rozmiarach. Natomiast gdy ofiary są eliminowane przez drapieżcę bezkręgowego, usuwającego stosunkowo mniejsze osobniki, mogą wybrać trzy sposoby zwiększenia tempa wzrostu populacji: (1) poprzez zwiększenie przeżywalności młodych, wykluwających się z jaj dużych o większych rezerwach pokarmowych i wydłużenie skrócenie okresu dojrzewania; (2) poprzez produkowanie dużej liczby młodych z małych jaj, ale rozciągnięcie w czasie okresu dojrzewania, tak aby część osobników mogła szybko osiągnąć wiek i rozmiary, przy których już nie będzie obiektem napaści drapieżcy lub (3) poprzez wydłużenie przedłużenie okresu wzrostu i produkcji jaj poza okres dojrzewania, tak aby zapewnić obecność w populacji starszych i większych, niedostępnych dla drapieżcy, ale jeszcze produktywnych osobników.

Badania Schwartz, Hanna i Herberta (1983) świadczą o dużej skuteczności mechanizmów obronnych u wioślarek żyjących w siedliskach, w których są stale narażone na określony typ drapieżcy. Badacze ci stwierdzili, że tak szczególny drapieżca, jak stułbia, czatujący biernie na ofiary, nie reaguje na obecność wioślarek *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller), z którymi stale współżyje w warunkach litoralu jeziornego, natomiast chwytą i pożera wioślarki *Daphnia pulex* G. O. Sars, gatunku nie związanego z litoralem jako głównym siedliskiem. Stułbia reaguje jednak wzmożoną aktywnością czułków, gdy przebywa w wodzie pochodzącej z hodowli każdej z tych wioślarek. Autorzy ci twierdzą, że wymuszone i trwałe współżycie stułbi z *Simocephalus vetulus* spowodowało prawdopodobnie inaktywację reakcji drapieżcy na obecność żywych wioślarek; mechanizm obronny *S. vetulus* pozostaje jednak nieznany.

Jak ważne jest dla populacji unikanie lub zmniejszanie skutków drapieżnictwa dowodzą m.in. znane od dawna, ale wciąż kontynuowane

badania nad współwystępowaniem dwóch gatunków wrotków — *Brachionus calyciflorus* Pallas (ofiara) i *Asplanchna sieboldii* Guerne (drapieżca) (Pourriot 1983). W obecności *A. sieboldii*, pod wpływem chemicznego sygnału, jakim są wydzielane przez drapieżcę substancje (prawdopodobnie białkowe) *B. calyciflorus* przeznacza część materii i energii na wytworzenie długich wyrostków, które efektywnie utrudniają temu drapieżcy atak i pożarcie. Podobne mechanizmy obronne u wioślarek omówili w swoich przeglądach Pijanowska (1980) i Gerritsen (1983).

W celu poznania szczegółów mechanizmu oddziaływania drapieżcy na ofiarę wiele badań koncentruje się na drobiazgowej analizie behawioru drapieżcy oraz sposobu uciekania i unikania drapieżcy przez ofiarę. Inna jest np. wybiórczość ryby, która stale poluje w trakcie nieustannego poruszania się (*Alosa* sp.), inna gdy ryba poluje w momentach chwilowego bezruchu (*Lepomis* sp.); pierwsza zjada ofiary bez względu na ich sposób poruszania się, druga preferuje ruchliwsze (Janssen 1982).

Znaczenie drapieżnictwa w ekologii zooplanktonu najpełniej podsumował Zaret (1980) przedstawiając spójną teorię na temat wyników i mechanizmów oddziaływania drapieżców na zespoły ofiar na przykładzie filtrujących wioślarek. Zasadniczo wyróżnia on dwa typy drapieżców ze względu na mechanizm wybierania i pożerania ofiar i jego skutki: „gape—limited predators” (GLP), polujące na cząstki stosunkowo duże, ale nie większe niż stopień rozwarcia otworu gębowego, oraz „size limited predators” (SLP), które wybierają cząstki w określonym zakresie ich wielkości. Do pierwszych należą typowo ryby, posługujące się wzrokiem w trakcie polowania i wybierania pokarmu, który w konkretnych warunkach siedliska ma szansę być dostrzeżony, a więc — osobników lub gatunków większych lub (i) bardziej rozczłonkowanych (tzn. lepiej odcinających się od tła z uwagi na pigmentację ciała i przytwierdzonych jaj) lub (i) mniej ruchliwych, z częstszymi momentami bezruchu. Stąd dla sukcesu drapieżcy i ofiary podstawowe znaczenie mają m.in. warunki świetlne w wodzie. Ofiara jest z reguły połykana w całości. Do drugich należą typowo drapieżne widłonogi (*Cyclopoida*), które wykrywają ofiarę na zasadzie hydrodynamicznej — ruchów wody wywołanych przez poruszające się ofiary, stąd warunki świetlne nie mają tu tak dużego znaczenia, jak u ryb, a wybiórczość jest podobna w dzień i w nocy. Odpowiednio silne ruchy poruszającej się ofiary oraz właściwy tym drapieżcom sposób atakowania i rozrywania (a nie połykania w całości) sprawiają, że są wybierane tylko ofiary o odpowiedniej wielkości i kształcie, jak też o umiarkowanej zdolności ucieczki. Intensywność eliminacji ofiary w tej grupie drapieżców jest bardziej zależna od jej zagęszczenia i zagęszczenia drapieżcy (wzrastają szanse spotkania ofiary) niż w poprzedniej, w której eliminacja bardziej zale-

żała od stopnia wygłodzenia drapieżcy i reżimu świetlnego w toni wodnej.

Analizując wszelkiego rodzaju przystosowania ewolucyjne, etologiczne i ekologiczne Zaret dochodzi do rewelacyjnego wniosku, że w ogromnej większości reakcje te są determinowane przez drapieżcę lub drapieżców i to zarówno aktualnie działających, jak i w przeszłości historycznej danej populacji.

Do typowej strategii unikania presji I grupy drapieżców należą dobowe wędrówki pionowe, redukcja zabarwienia, zmniejszanie się rozmiarów ciała osobnika, skracanie okresu postembrionalnego, przesuwanie maksimum produkcji jaj w populacji na młode lub mniejsze samice. Natomiast tworzenie wyrostków (np. cyklomorfoza) utrudnia atak i połykanie drapieżców zarówno I jak i II grupy. Zwiększenie szybkości ucieczki nie stanowi, zdaniem autora, dobrego rozwiązania taktycznego ze względu na koszt energetyczny takiego przedsięwzięcia. Przykładem tego mogą być badania E p p a i L e w i s a (1984), którzy stwierdzili, że u wrotków koszt energetyczny lokomocji za pomocą rzęsek jest szczególnie wysoki (do 70% wszystkich kosztów energetycznych). Jest to wg autorów okoliczność upośledzająca możliwości obronne wobec drapieżców, ale też i może mająca nikłe znaczenie wobec podstawowej cechy obronnej wrotków, jaką są małe rozmiary ciała, przynajmniej chroniące je przed większością drapieżców, szczególnie ryb. Zasoby pokarmowe, np. zwiększająca się w miarę eutrofizacji obfitość fitoplanktonu, detrytusu i bakterii zdaniem autora wpływają jedynie na ogólną liczebność wszystkich lub prawie wszystkich gatunków zooplanktonu, natomiast jego skład gatunkowy i relacje ilościowe są wynikiem drapieżnictwa. Skład gatunkowy i wielkościowy zespołu czy populacji oraz zależności ilościowe wśród zooplanktonu są wynikiem współdziałania drapieżców I i II grupy.

Koncepcje i prace Z a r e t a (1980) oraz innych autorów (np. wspomniane Kerfoota) dostarczyły bodźca do powstania szeregu opracowań syntetycznych i przeglądowych na temat mechanizmów obronno-przystosowawczych wśród ofiar oraz odpowiednich wśród drapieżców, a szczególnie ich skutków ekologicznych (w konkretnym układzie warunków siedliskowych) oraz ewolucyjnych. Na przykład P o u r r i o t (1983) stwierdza, że struktura zooplanktonu kształtowana jest przez dwa typy drapieżców: (1) bezkręgowce, u których mechanizm selekcji opiera się na oddziaływaniu sensorycznym („tactile selection”), a obiektem są ofiary o mniejszych rozmiarach i (2) kręgowce (jak ryby) wizualnie wybierające ofiary („optical selection”), stąd ofiarami są na ogół osobniki większe. Te zasadniczo odmienne typy selekcji stymulują odmienne typy reakcji ofiary natury zarówno osobniczej (rodzaje ucieczki), demograficznej (migracje, poli- i cyklomorfoza), jak biocenotycznej (rekonstrukcja

struktury zespołu). Autor wykorzystuje również wyniki badań polskich (dotyczących ostatniego rodzaju efektu presji drapieżniczej).

Różnego rodzaju mechanizmy obronne u zwierząt planktonowych opisała P i j a n o w s k a (1985), wyróżniając te, które są skierowane przeciw holofagom — drapieżcom połykającym ofiarę w całości (np. ryby) oraz hemifagom, rozrywającym ofiarę i zjadającym jej część (np. niektóre drapieżne bezkręgowce). Przeanalizowała ona bardzo szczegółowo wybiórczość pokarmową różnych drapieżców i jej konsekwencje dla zespołów ofiar, dyskutując pojęcie podatności czy atrakcyjności ofiary, na którą składają się różne cechy, jak wielkość, rozmiary, kształt, zabarwienie ciała, ruchliwość, widoczność w toni wodnej przy różnym reżimie świetlnym, zagęszczenie względne i bezwzględne determinujące częstość kontaktów z drapieżcą i inne. Szczególnie jednak interesująca w przeglądzie P i j a n o w s k i e j (1985) jest próba wykazania roli różnych mechanizmów obronnych oraz roli innych procesów życiowych osobnika i populacji w strategii przeżywania w obecności drapieżcy lub drapieżców o różnej selekcji, skutecznego lub nieskutecznego ich unikania, czy też odbudowywania populacji zdziesiątkowanej przez drapieżcę. Do takich mechanizmów bądź procesów mogą należeć: (1) szybkość rozrodu (zdolność do szybkiego wydania dużej liczby potomstwa); (2) celowe utrzymywanie populacji na trwałym niskim poziomie utrudniającym wykrycie przez drapieżcę (rodzaj samoregulacji); (3) rozmijanie się przestrzenno-czasowe populacji ofiary z populacją jej głównego wroga (regulacja np. okresu spoczynkowego, migracje); (4) odpowiednie zmiany wielkości i widoczności ciała okresowo zmniejszające szanse detekcji przez drapieżcę; (5) regulacja aktywności lokomotorycznej w obecności drapieżcy (tzw. udawanie trupa) komplikująca jego atak i pożarcie.

Autorka pokusiła się także o analizę kosztów różnych osobniczych i populacyjnych adaptacji nastawionych na unikanie lub zmniejszenie efektu drapieżcy. Ogólnie dochodzi do wniosku, że są to koszty duże, ograniczające inwestowanie energii np. w potencjał rozrodczy czy też penetrację środowiska i eksploatację zasobów pokarmowych. Automatycznie zatem skuteczna obrona przed drapieżcą upośledza gatunki wobec konkurentów nie selekcionowanych przez tych drapieżców. W innej pracy (P i j a n o w s k a 1984) autorka na przykładzie trzech gatunków z rodzaju *Daphnia* wykazała, że najskuteczniejsze dla przeżycia gatunku eliminowanego są zmiany wielkości i kształtu ciała, bowiem zapewniają największą stałość i liczebność populacji w środowisku.

Podsumowania syntetyczne G r e e n e'a (1983) oraz L a z z a r y (1984) ujmują zagadnienie skutków selektywnego drapieżnictwa niejako od strony sukcesu drapieżców. G r e e n e (1983) analizuje tenże sukces jako skomplikowany wynik okoliczności decydujących kolejno o spotkaniu z ofiarą, jej zaatakowaniu, schwytaniu i wreszcie zjedzeniu. Skuteczny wynik każdego z tych kolejnych etapów procesu zdobywania pokarmu

przez drapieżcę jest zależny od aktualnych warunków środowiskowych, obronności ofiary (wszystkich wyżej omówionych cech osobniczych i populacyjnych) i kondycji drapieżcy. Znając dokładnie charakter i następstwo wymienionych etapów procesu drapieżniczego można wystarczająco dokładnie przewidzieć reakcje każdego gatunku ofiary i dalsze skutki w strukturze całego zespołu.

Obszerna synteza L a z a r r y (1984) jest warta wzmianki przede wszystkim dlatego, że analizuje on również skutki drapieżnictwa nie tylko ryb wybierających ofiary optycznie, które nazywa ogólnie „particulate feeders” (GLP wg Zareta czy holofagi wg Pijanowskiej), tzn. odżywiające się pokarmem cząsteczkowym, uformowanym w postaci jednego kąska, ale też ryb filtrujących pokarm, czy to go pompujących, czy też odławiających biernie poprzez pływanie z rozwartym otworem gębowym. Oczywiście wybiórczość pokarmowa, a przede wszystkim skuteczność różnych mechanizmów obronnych lub ogólnie znaczenie różnych cech osobniczych ofiary w unikaniu tego typu drapieżców są zupełnie różne, często zresztą dość nikłe, zależne praktycznie jedynie od zdolności ucieczki i wrażliwości sensorycznej na ruch wody. Przegląd L a z a r r y (1984) jest ponadto znakomitym kompendium wiedzy o mechanizmach wyszukiwania, chwytania i retencji (zatrzymania na powierzchni filtracyjnej i w przewodzie pokarmowym) ofiar różnych grup i gatunków ryb z wód tropikalnych i umiarkowanych. Analizuje on okoliczności decydujące o sukcesie kolejnego etapu procesu żerowania, wskazuje na elastyczność behawioru pokarmowego wielu ryb, jego zmian w procesie rozwoju oraz w procesie ewolucyjnym, znaczenie stadnego życia ryb i procesu uczenia się, krytykuje wiele metod oceny ilościowej wybiórczości pokarmowej. Zwraca uwagę, że strawność ofiar (odporność na działanie enzymów trawiennych ryby) jest bardzo różna i może być obiektem przystosowania obronnego, a nawet być wykorzystana w celach dyspersji gatunku, np. siodełka wioślarek często nie są trawione i zachowują swoją żywotność po opuszczeniu przewodu pokarmowego ryby. Zdaniem autora jest to okoliczność znacznie zmniejszająca skutki drapieżnictwa.

11. Co ważniejsze — unikać głodu czy drapieżcy?

Tak można ogólnie sparodiować kontrowersję, zachodzącą w sposobach interpretacji czynników i okoliczności decydujących o sukcesie, a w konsekwencji o strukturze i stosunkach w zespole zooplanktonu. Przemownie panuje koncepcja, że strategia życia jest kształtowana głównie pod wpływem aktualnie lub w przeszłości działającego drapieżcy lub zespołu drapieżców, często o odmiennym typie selekcji. Dowodzą tego

wyniki ogromnej liczby badań laboratoryjnych i terenowych, których próbę scharakteryzowano w poprzednich rozdziałach, a które generalnie inspirowane są badaniami szkoły amerykańskiej, szczególnie Zareta i Kerfoota. Jest to koncepcja wdzięczna, stosunkowo łatwo sprawdzalna doświadczalnie, dająca pole do spekulacji na tematy ewolucyjno-genetyczne, doboru naturalnego itd. Jednakże ma również swoich nie tyle przeciwników (bo trudno jest przeczyć przekonywającym dowodom), co „wyciszaczy”. Jest bowiem bardzo dużo okoliczności mogących decydować o sukcesie gatunku, które nie są lub nie wydają się powiązane bezpośrednio lub pośrednio ze skutkami selektywnego drapieżnictwa. Do tych należą przede wszystkim dostępność, obfitość i struktura pokarmu, na ogół bardzo zmienne i to często w bardzo niewielkiej skali przestrzennej i czasowej (o czym była mowa w poprzednich rozdziałach). Lampert i Schober (1980) wykazali, że w naturalnym siedlisku jeziornym pojawiają się okresy bardzo małej koncentracji pokarmu, pozwalającej jedynie na przeżycie. W takich krytycznych okresach nawet niewielkie różnice fizjologiczne wśród gatunków, różnicujące ich odporność na głodowanie lub hamowanie rozwoju, mogą być decydujące dla przeżycia. Cytowane w drugim artykule niniejszego cyklu (Hillbricht-Ilkowska 1984b), przy okazji omawiania aktualnych kierunków w trofoekologii organizmów, oraz w poprzednich rozdziałach niniejszego artykułu prace De Motta i Kerfoota (1982), Gouldena, Henry'ego i Tessiera (1982), De Motta (1983), Tillmanna i Lamperta (1984) oraz innych autorów wskazują, że o powodzeniu osobników gatunku konkurującego z drugim o podobny pokarm może decydować krótkotrwała, niewielka zmiana w składzie czy obfitości zawiesiny pokarmowej, która od razu różnicuje szanse najedzenia się, a następnie przeżycia i rozrodu konkurentów. Porter, Orcutt i Gerritsen (1983) stwierdzili, że większość wskaźników decydujących o dostosowaniu (jak: tempo wzrostu ciężaru ciała, tempo rozrodu, tempo wzrostu populacji, czyli r) wykazuje największe wartości powyżej tzw. dolnej wartości progowej koncentracji pokarmu („incipient limiting concentration”), ale poniżej maksymalnej koncentracji zdarzającej się w naturalnym środowisku. Według autorów jest to wyraz adaptacji do bardzo zmiennej zasobności pokarmowej środowiska, w którym może się pojawiać bardzo duża ilość pokarmu, ale na nieznany okres, częściej zdarzają się zmienne koncentracje i raczej z zakresu niskich i średnich. Taka adaptacja, którą autorzy nazwali „suboptimal behaviour”, umożliwia przede wszystkim szybką odbudowę i rozród populacji w warunkach okresowego polepszenia się sytuacji pokarmowej. Wiele nieudanych prób wyjaśnienia określonego procesu lub zjawiska jedynie na podstawie teorii selektywnego drapieżnictwa można również znaleźć przede wszystkim w badaniach poli- i cyklomorfozy (np. Gerritsen 1983).

Najprawdźiwwsze wydaje się stwierdzenie kompromisowe, tzn. że zarówno drapieżnictwo, jak i ograniczenia i fluktuacje pokarmu selektywnie oddziałują na przeżycie i rozród osobników, które muszą realizować strategię optymalizującą dostosowanie do jednego i drugiego czynnika, ponieważ środowisko życia dostarcza niezmiernie dużej liczby kombinacji działania tych dwóch podstawowych czynników doboru naturalnego.

Piśmiennictwo

- Abbott M. R., Denman K. L., Powell T. M., Richerson P. J., Richards R. C., Goldman C. R. 1984 — Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe — *Limnol. Oceanogr.* 29: 862—878.
- Abrams P. 1983 — The theory of limiting similarity — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 359—376.
- Alcaraz M. 1983 — Coexistence and segregation of congeneric pelagic copepods: spatial distribution of the *Acartia* complex in the ria Vigo (NW of Spain) — *J. Plankton Res.* 5: 891—900.
- Bajčorov V. M. 1982 — Ekologičeskie značenie vozrastnogo izmenenija plodivosti u rakoobraznych — *Ž. obšč. Biol.* 53 (6): 42—50.
- Baltzis B. C., Fredrickson A. G. 1984 — Competition of two suspension-feeding protozoan populations for a growing bacterial population in continuous culture — *Microb. Ecol.* 10: 61—68.
- Brambille D. J. 1982 — Seasonal variation of egg size and number in *Daphnia pulex* population — *Hydrobiologia*, 97: 233—248.
- Buranathanitt T., Cochrell D., John P. H. 1982 — Some effects of Langmuir circulation on the quality of water resource systems — *Ecol. Modelling*, 15: 49—74.
- Buskey E. J. 1984 — Swimming pattern as an indicator of the role of copepod sensory systems in the recognition of food — *Mar. Biol. (N. Y.)* 79: 165—175.
- Butorina L. G. 1981 — K voprosu o stainosti gidrobiontov — *Inf. Bjull. Biol. vnutr. Vod*, 51: 23—28.
- Butorina L. G. 1982 — O stajach *Polyphemus pediculus* (L.) (Crustacea, Cladocera) — *Trudy Inst. Biol. vnutr. Vod*, 46: 69—88.
- Byron E. R. 1982 — The adaptive significance of calanoid copepod pigmentation: a comparative and experimental analysis — *Ecology*, 63: 1871—1886.
- Carlson D. J. 1982 — Phytoplankton in marine surface microlayers — *Can. J. Microbiol.* 28: 1226—1234.
- Carlson D. J. 1983 — Dissolved organic materials in surface microlayers: temporal and spatial variability in relation to sea state — *Limnol. Oceanogr.* 28: 415—431.
- Cole J. J. 1982 — Interactions between bacteria and algae in aquatic ecosystem — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13: 291—314.
- Cooper S. D., Smith D. W. 1982 — Competition, predation and the relative abundances of two species of *Daphnia* — *J. Plankton Res.* 4: 819—879.
- Crumpton W. G., Wetzel R. G. 1982 — Effects of differential growth and mortality in the seasonal succession of phytoplankton populations in Lawrence Lake — *Ecology*, 63: 1729—1739.
- Currie D. J. 1984 — Phytoplankton growth and the microscale nutrient patch hypothesis — *J. Plankton Res.* 6: 591—599.

- Danos S. C., Maki J. S., Remsen C. C. 1983 — Stratification of microorganisms and nutrients in the surface microlayer of small freshwater ponds — *Hydrobiologia*, 98: 193—202.
- De Bernardi R. (Red.) 1979 — Biological and mathematical aspects in population dynamics — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 37: 242—242.
- De Bernardi R., Maucha M. 1982 — Competition between *Daphnia obtusa* and *Simocephalus vetulus* — some additional experimental observations — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 39: 31—45.
- De Mott W. R. 1983 — Seasonal succession in a natural *Daphnia* assemblage — *Ecol. Monogr.* 53: 321—340.
- De Mott W. R., Kerfoot W. C. 1982 — Competition among cladocerans: nature of the interaction between *Bosmina* and *Daphnia* — *Ecology*, 63: 1949—1966.
- Dorazio R. M., Lehman J. T. 1983 — Optimal reproductive strategies in age structured populations of zooplankton — *Freshwater Biol.* 13: 157—175.
- Einsle U. 1983 — Long-term changes in planktonic associations of crustaceans in Lake Constance and adjacent waters and their effects on competitive situations — *Hydrobiologia*, 106: 127—134.
- Elgmork K. 1980 — Evolutionary aspects of diapause in freshwater copepods (W: Evolution and ecology of zooplankton communities, Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, 411—417.
- Elgmork K., Nilssen J. P., Broch T., Ovrevik R. 1978 — Life cycles strategies in neighbouring populations of the copepod *Cyclops scutifer* Sars — *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 2518—2524.
- Epp R. W., Lewis W. M. 1984 — Cost and speed of locomotion for rotifers — *Oecologia (Berl.)* 61: 289—292.
- Estep K. W., Remsen C. C. 1984 — The relationship of individual algal species to the surface microlayer of a small freshwater pond — *J. Plankton Res.* 6: 123—135.
- Fahnenstiel G. L., Glime J. M. 1983 — Subsurface chlorophyll maximum and associated *Cyclotella* pulse in Lake Superior — *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.* 68: 605—616.
- Fairchild G. W. 1981 — Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea — *Ecology*, 62: 1341—1352.
- Geller W. 1980 — Stabile Zeitmuster in der Planktonsuccession des Bodensees (Überlinger See) — *Verh. Ges. Ökologie*, 8: 373—382.
- George D. G. 1981 — Zooplankton patchness (a report) — *Freshwater Biol. Assoc. annu. Rep.* 49: 32—45.
- George D. G. 1983 — Interrelations between the vertical distribution of *Daphnia* and chlorophyll *a* in two limnetic enclosures — *J. Plankton Res.* 5: 457—475.
- Gerritsen J. 1983 — Cyclomorphosis of *Bosmina (Eubosmina) tubicen* in the Okefenokee Swamp — *J. Plankton Res.* 5: 713—722.
- Gershey R. M. 1983 — Characterisation of seawater organic matter carried by bubble-generated aerosols — *Limnol. Oceanogr.* 28: 309—319.
- Gilarov A. M. 1984 — The paradox of the plankton reconsidered or why do species coexist — *Oikos*, 43: 46—52.
- Gliwicz Z. M. 1979 — Metalimnetic gradients and trophic state of lake epilimnia — *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 37: 121—143.
- Gliwicz Z. M. 1980 — Thermal stratification, organic matter loss to the hypolimnia and residence time of a nutrient unit in the epilimnia of small temperate lakes — *Bull. Acad. pol. Sci. Sér. Sci. biol.* 27: 621—626.
- Gliwicz Z. M. 1981 — Food and predation in limiting clutch-size of cladocerans — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 1562—1566.

- Goulden C. E., Henry L. L., Tessier A. J. 1982 — Body size, energy reserves, and competitive ability in three species of *Cladocera* — *Ecology*, 63: 1780—1789.
- Greene C. H. 1983 — Selective predation in freshwater zooplankton communities — *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol.* 68: 297—315.
- Grygierek E. 1979 — Plankton as an ecological indicator of the influence of farming measures on pond biocenosis — *Pol. ecol. Stud.* 5 (4): 77—140.
- Haffner G. D., Harris G. P., Jarai M. K. 1980 — Physical variability and phytoplankton communities. III Vertical structure in phytoplankton populations — *Arch. Hydrobiol.* 89: 363—381.
- Hairston N. G., Munss W. R. 1984 — The timing of copepod diapause as an evolutionary stable strategy — *Am. Nat.* 123: 733—751.
- Hairston N. G., Olds E. J. 1984 — Population differences in the timing of diapause: adaptation in a spatially heterogenous environment — *Oecologia (Berl.)* 61: 42—48.
- Harris G. P. 1980 — Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology: mechanisms, methods, models and management — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 37: 877—900.
- Harris G. P., Haffner G. Y., Piccinin B. B. 1980 — Physical variability and phytoplankton community. II. Primary production by phytoplankton in a physically variable environment — *Arch. Hydrobiol.* 85: 393—425.
- Harris G. P., Piccinin B. B. 1980 — Physical variability and phytoplankton communities. IV. Temporal changes in the phytoplankton community of a physically variable lake — *Arch. Hydrobiol.* 89: 447—473.
- Harris G. P., Piccinin B. B., Van Ryin J. 1983 — Physical variability and phytoplankton communities. V. Cell size, niche diversification and the role of competition — *Arch. Hydrobiol.* 98: 215—239.
- Hebert P. D. 1982 — Competition in zooplankton communities — *Ann. zool. fenn.* 19: 349—356.
- Hermansson M., Dahlbäck B. 1983 — Bacterial activity at the air/water interface — *Microb. Ecol.* 9: 317—328.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1984a — Współczesne kierunki badawcze w ekologii wód słodkich. I. Funkcjonowanie ekosystemów oraz procesy wewnątrzsystemowe — *Wiad. ekol.* 30: 331—357.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1984b — Współczesne kierunki badawcze w ekologii wód słodkich. II. Produktywność ekosystemów i trofoekologia organizmów — *Wiad. ekol.* 30: 359—384.
- Hrbaček J. 1962 — Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock — *Rozpr. česk. Akad. Ved.* 72: 1—119.
- Hutchinson G. E. 1961 — The paradox of the plankton — *Am. Nat.* 95: 137—145.
- Iwasa Y. 1982 — Vertical migration of zooplankton: a game between predator and prey — *Am. Nat.* 120: 171—180.
- Janssen J. 1982 — Comparison of searching behaviour for zooplankton in an obligate planktivore, blueback herring (*Alosa aestivalis*) and a facultative planktivore, bluegill (*Lepomis macrochirus*) — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 39: 1649—1654.
- Johnson B., Cookie R. 1980 — Organic particles and aggregates formation resulting from dissolution of bubbles in seawater — *Limnol. Oceanogr.* 25: 653—661.
- Kerfoot W. C. 1981 — Long-term displacement cycles in *Cladocera* communities — a history of predation — *Ecology*, 62: 216—233.
- Kerfoot W. C. 1982 — A question of taste: crypsis and warning coloration in freshwater zooplankton — *Ecology*, 63: 538—553.

- King C. E. 1982 — The evolution of life span (W: Evolution and genetics of life histories. Red. H. Dingle, J. P. Hegman) — Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin, 121—138.
- Knauer G. A., Hebel D., Cipriano F. 1982 — Marine snow: major site of primary production in coastal waters — Nature (Lond.) 300: 630—631.
- Kortmann R. W., Henry D. D., Kuenther A., Kaufman S. 1982 — Epilimnetic nutrient loading by metalimnetic erosion and resultant algal responses in Lake Warameng — Hydrobiologia, 91: 501—510.
- Lampert W., Schober U. 1980 — The importance of „threshold” food concentrations (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. W. C. Kerfoot) — University Press of New England, 264—267.
- Lampert W. 1981a — Toxicity of the blue-green *Microcystis aeruginosa*: effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia* — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 1436—1440.
- Lampert W. 1981b — Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia* — Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 66: 285—298.
- Lampert W. 1982 — Further studies on the inhibiting effect of the toxic blue-green *Microcystis aeruginosa* on the filtering rate of zooplankton — Arch. Hydrobiol. 95: 207—220.
- Langeland A. 1981 — Decreased zooplankton density in two Norwegian lakes caused by predation of recently introduced *Mysis relicta* — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 926—937.
- Lazzaro X. 1984 — A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivity and impacts — Hydrobiologia (w druku).
- Legendre L., Demers S. 1984 — Towards dynamic biological oceanography and limnology — Can J. Fish. aquat. Sci. 41: 2—19.
- Lehman J. T., Scavia D. 1982 — Microscale patchiness of nutrients in plankton communities — Science (Wash. DC) 216: 729—730.
- Lewis W. M. 1983 — Collection of airborne materials by a water surface — Limnol. Oceanogr. 28: 1242—1246.
- Loaring J. M., Hebert P. P. 1981 — Ecological differences among clones of *Daphnia pulex* — Oceanologia (Berl.) 51: 162—168.
- Lynch M. 1979 — Predation, competition and zooplankton community structure: an experimental study — Limnol. Oceanogr. 24: 253—272.
- Lynch M., Mouson B., Sandheirich M. 1981 — Size specific mortality rates in zooplankton populations — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 363—368.
- Lynch M., Shapiro J. 1981 — Predation, enrichment and phytoplankton community structure — Limnol. Oceanogr. 26: 86—107.
- Malone B. J., McQueen D. J. 1983 — Horizontal patchiness in zooplankton population in two Ontario kettle lakes — Hydrobiologia, 99: 101—124.
- Matveev V. 1980 — Regularijuščye vlijanie *Mesocyclops leuckartii* (Crustacea) na vidovye raznoobrazie kladocer epilimniona ozera Glubokoe (W: Trofičeskie svjazy presnovodnych bespozvonočnych. Red. G. G. Winberg) — Nauka, Moskva, Leningrad, 51—58.
- Matveev V. 1983 — Estimating competition in cladocerans using data on dynamics of clutch size and population density — Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 68: 785—798.
- Matveeva L. K. 1983 — Community structure of planktonic rotifers in a mesotrophic lake — Hydrobiologia, 104: 353—356.
- Mitamura O., Matsumoto K. 1981 — Uptake rate of urea nitrogen and decomposition rate of urea at the surface microlayer in Lake Biwa — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 556—567.

- Moll R. A., Stoermer E. F. 1982 — A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes — *Arch. Hydrobiol.* 94: 425—440.
- Morgan M. D., Goldman C. R., Richards R. C. 1981 — Impact of introduced population of *Mysis relicta* on zooplankton in oligotrophic subalpine lakes — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 339—345.
- Murphy T. P., Brownlee B. G. 1981 — Blue-green algal ammonia uptake in hypertrophic prairie lakes — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 38: 1040—1044.
- Murphy T. P., Lean D. R., Nalewajko C. 1976 — Blue-green algae: their excretion of iron-selective chelators enable them to dominate other algae — *Science (Wash. DC)* 192: 900—901.
- Nicklish A., Conrad B., Kohl J. 1981 — Growth kinetics of *Oscillatoria redekei* van Goor as a basis to understand its mass development in eutrophic lakes — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 1427—1431.
- O'Brien J., Vinyard G. L. 1978 — Polymorphism and predation: the effect of invertebrate predation on the distribution of two varieties of *Daphnia carinata* in South India ponds — *Limnol. Oceanogr.* 23: 452—460.
- Orcutt J. D., Porter K. G. 1983 — Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia* — *Limnol. Oceanogr.* 28: 720—730.
- Paerl H. W. 1984 — Cyanobacterial carotenoids: their roles in maintaining optimal photosynthetic production among aquatic bloom forming genera — *Oecologia (Berl.)* 61: 143—149.
- Paerl H. W., Meskel S. M. 1982 — Differential phosphorus assimilation in attached and unattached microorganisms — *Arch. Hydrobiol.* 93: 125—134.
- Paerl H. W., Tucker J., Bland P. 1983 — Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface blooms — *Limnol. Oceanogr.* 28: 847—857.
- Paerl H. W., Ustach J. F. 1982 — Blue-green algal scums: an explanation for their occurrence during freshwater blooms — *Limnol. Oceanogr.* 27: 212—217.
- Papińska K. 1984 — Występowanie w jeziorach, cykl życiowy i odżywianie się *Mesocyclops leuckartii* Claus (*Cyclopoida*, *Copepoda*) — Praca doktorska, UW, Warszawa, ss. 56.
- Patalas K. 1981 — Spatial structure of the crustacean plankton community in Lake Winnipeg, Canada — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 305—311.
- Pick F. R., Nalewajko C., Lean D. R. 1984 — The origin of a metalimnetic chrysophyte peak — *Limnol. Oceanogr.* 29: 125—134.
- Pijanowska J. 1980 — Podłoże, przyczyny i znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych — *Wiad. ekol.* 26: 3—23.
- Pijanowska J. 1984 — Zmienność morfologiczna i inne mechanizmy obronne przed drapieżnictwem w populacjach trzech gatunków *Daphnia* — Praca doktorska, UW, Warszawa, ss. 72.
- Pijanowska J. 1985 — Mechanizmy obronne przed drapieżnictwem u zwierząt planktonowych — *Wiad. ekol.* (w druku).
- Porter K. G., Orcutt J. D., Gerritsen J. 1983 — Functional response and fitness in a generalist filter feeder — *Daphnia magna* — *Ecology*, 64:
- Poulet S. A., Quelet G. 1982 — The role of amino acids in the chemosensory swarming of marine copepods — *J. Plankton Res.* 4: 341—360.
- Pourriot R. 1983 — Influence selective de la predation sur la structure et la dynamique du zooplankton d'eau douce — *Acta Oecologica, Oecol. gen.* 4: 13—25.
- Pourriot R., Snell T. W. 1983 — Resting eggs in rotifers — *Hydrobiologia*, 104: 213—224.

- Premazzi G., Marengo G., Rossi G. 1981 — Phosphorus mass balance in a eutrophic subalpine lakes — *Verh. int. Verein. Limnol.* 21: 484—491.
- Prezelin B. B., Alldredge A. L. 1983 — Primary production of marine snow during and after upwelling event — *Limnol. Oceanogr.* 28: 1156—1167.
- Reynolds C. S. 1982 — Phytoplankton periodicity: its motivation mechanisms and manipulation — *Freshwater Biol. Assoc. annu. Rep.* 50: 60—75.
- Reynolds C. S., Thompson J. M., Fergusson A. J., Wiseman S. W. 1982 — Loss processes in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed systems — *J. Plankton Res.* 4: 561—600.
- Reynolds C. S., Wiseman S. W. 1982 — Sinking losses of phytoplankton in closed limnetic system — *J. Plankton Res.* 4: 489—524.
- Reynolds C. S., Wiseman S. W., Godfrey B. M., Butterwick C. 1983 — Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures — *J. Plankton Res.* 5: 203—234.
- Ricci C. 1983 — Life histories of some species of *Rotifera Bdelloidea* — *Hydrobiologia*, 104: 175—180.
- Savenko V. S. 1979 — O sodržanii fosfora v poverchnostnoj plenke Mazaj-skogo vodochranilišča — *Gidrobiol. Ž.* 15: 106—108.
- Schwartz S. S. 1984 — Life history strategies in *Daphnia*: a review and predictions — *Oikos*, 42: 114—122.
- Schwartz S. S., Hann B. J., Hebert P. D. 1983 — The feeding ecology of *Hydra* and possible implications on the structuring of pond zooplankton communities — *Biol. Bull.* 164: 136—142.
- Seitz A. 1984 — Are there allelopathic interactions in zooplankton? Laboratory experiments with *Daphnia* — *Oecologia (Berl.)* 62: 94—96.
- Sell D. W., Carney H. J., Fahnenstiel G. L. 1984 — Inferring competition between natural phytoplankton populations: Lake Michigan example reexamined — *Ecology*, 65: 325—328.
- Semenov J. L. 1982 — O sodržanii nekotorych chimičeskich komponentov v poverchnostnom mikrosloe vody Južnogo Kaspia — *Vodnye Res.* 4: 106—170.
- Shanks A. L., Trent J. D. 1979 — Marine snow — microscale nutrient patches — *Limnol. Oceanogr.* 24: 850—854.
- Skopcov V. G., Krupennikova T. V. 1982 — Rol' ryb — planktonofagov v formirovanju struktury planktonnogo soobčestva ozera — *Ėkologija*, 5: 41—46.
- Skopcov V. G., Salamatova T. V. 1984 — Vlijanie pressa ryb na sostojanie populacii nekotorych planktonnyh rakoobraznyh — *Ėkologija*, 1: 86—88.
- Sommer U. 1982 — Vertical niche separation between two ciosely related planktonic flagellate species — *J. Plankton Res.* 4: 137—142.
- Sommer U. 1983 — Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments — *Arch. Hydrobiol.* 96: 399—416.
- Stauffer R. E. 1982 — Wind stress effects on chlorophyll distribution in stratified eutrophic lakes — *Limnol. Oceanogr.* 27: 66—74.
- Stich H.-B., Lampert W. 1981 — Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton — *Nature (Lond.)* 293: 396—398.
- Stich H.-B., Lampert W. 1984 — Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration — *Oecologia (Berl.)* 61: 192—196.
- Takahashi M., Hori T. 1984 — Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters — *Mar. Biol.* 79: 177—186.

- Teraguchi M., Stucke D. E., Noga M. M. 1983 — Spatial dynamics of *Mesocyclops edax* (Crustacea, Copepoda) in Ohio pond — Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 68: 863—883.
- Tessier A. 1983 — Coherence and horizontal movements of patches of *Holopedium gibberum* (Cladocera) — Oecologia (Berl.) 60: 71—75.
- Tillman U., Lampert W. 1984 — Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: an experimental test — J. Freshwater Ecol. 2: 311—323.
- Tilman D. 1982 — Resource competition and community structure — Princeton University Press, Princeton, New Jersey, ss. 296.
- Tilman D., Stermer R. W. 1984 — Invasion of equilibria: tests of resource competition using two species of algae — Oecologia (Berl.) 61: 197—200.
- Tilzer M. M. 1984 — Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance — J. Plankton Res. 6: 309—324.
- Trimbee A., Harris G. P. 1984 — Phytoplanktonic population dynamics of a small reservoir: effect of intermittent mixing on phytoplankton succession and the growth of blue-green algae — J. Plankton Res. 6: 699—713.
- Van Vleet E. S., Williams P. M. 1980 — Sampling sea surface film — a laboratory evaluation of techniques and collecting materials — Limnol. Oceanogr. 25: 764—770.
- Van Vleet E. S., Williams P. M. 1983 — Surface potential and film pressure measurements in seawater — Limnol. Oceanogr. 28: 401—414.
- Walsby A. E., Utkilen H. C., Johnsen I. J. 1983 — Buoyancy changes of a red coloured *Oscillatoria agardhii* in Lake Gjersjon, Norway — Arch. Hydrobiol. 97: 18—38.
- Wangersky P. J. 1976 — The surface film as a physical environment — Annu. Rev. Ecol. Syst. 7: 161—176.
- Winfield I. J., Townsend C. R. 1983 — The cost of copepod reproduction increased susceptibility to fish predation — Oecologia (Berl.) 40: 406—411.
- Wright D. S., O'Brien W. J. 1982 — Differential location of *Chaoborus* larvae and *Daphnia* by fish: the importance of motion and visible size — Am. Midl. Nat. 198: 68—74.
- Zaret T. M. 1980 — Predation and freshwater communities — Yale University Press, New Haven, ss. 187.
- Zevenboom W. 1982 — N²-fixing cyanobacteria: why they do not become dominant in shallow hypertrophic lakes — Hydrobiol. Bull. 16: 288—290.

Summary

The heterogeneous nature of freshwater environment understood as its variability, especially in a small, even microscale one in space and time, also reactions of organisms (on individual, population and biocenotic levels), are the contemporary ecological problems in which limnologists are also interested.

On the example of such environment as the water mass the role of different kinds of variability for the functioning of the entire ecosystem has been indicated as well as its role as a factor forming the structure of communities and co-occurrence of species. Such is the variability connected with the physical and chemical structure of water masses of lake, e.g., thermal and mictic stratification, oxygen concentration, light penetration or hydrodynamic pattern (like Langmuir's circulation) as the sources of basic „meso-structures” and „microstructure”, e.g., microlayers connected with interfaces (e.g., surface microlayer) or forming around

live cells and detritus organisms and their aggregations. It has been also observed that these physical structures (both in the mezo- and micro-scale) greatly activate and differentiate in space the intensity of basic ecosystem functions, such as production, destruction, matter cycling etc. They are also the source of spatial differentiation of community and population structures and are responsible for the formation of all kinds of aggregations. There are studies proving that in an environment, where the resources (e.g. food) are being renewed at a different and uneven rate, competitive species may co-occur, i.e., having generally similar or identical environmental preferences but with a different rate of reaction to the variability of the habitat.

Examples of studies on the strategy of reproduction and survival of organisms in environments of different variability are given, i.e., type of stable changes (predictable) and irregular ones varying as to intensity (unpredictable). The kind of strategy can be concluded from detailed descriptions of population dynamics in categories of reproduction, mortality, population growth, time control and intensity of resting stages production. Such an approach has been described on the example of phytoplankton populations or that of different zooplankton groups. Physiological, individual and population characters of blue-green algae may, according to the latest investigations, explain their environmental success at increasing eutrophication.

Contemporary limnological studies are greatly concerned with selective predation of vertebrates and invertebrates as a basic structure-forming factors, modifying both the selection and succession of species in the community of prey, and also their population properties such as reproduction, numbers, age structure, morphological variability and finally the rate of population growth. Examples of many kinds of investigations are described — as well as the attempts to construct hypotheses and synthetic interpretations concerning both the strategy of predation (searching for, attacking and devouring of the prey) depending on the type of predator and its preferences, and also various defense mechanisms of prey for avoiding or minimalizing the predator's pressure. In an environment the limitations and variability of food conditions are also factors acting selectively upon survival and reproduction to a similar extent and equally common as predation.