

Anna Hillbricht-Ilkowska

Instytut Ekologii PAN
Dziekanów Leśny
50-092 Łomianki

**Współczesne kierunki badawcze
w ekologii wód słodkich**

**II. Produktywność ekosystemów
i trofoekologia organizmów**

Contemporary research trends
in freshwater ecology

II. Productivity of ecosystems
and trophoecology of organisms

1. Międzynarodowy Program Biologiczny — garść wspomnień

Dekada badań produktywności i bioenergetyki ekosystemów, populacji i osobników (1964—1974) stanowiła niewątpliwie próbę integracji problematyki ekologicznej wokół określonych koncepcji i metodologii badawczej. Wzięło w niej udział wiele liczących się ośrodków ekologicznych na świecie i w kraju. Sprzyjały temu formy organizacyjne oparte na współpracy międzynarodowej, a ujęte w strukturę programów (zależnie od typu ekosystemu) z odpowiadającymi im radami naukowymi, podówczas dostatecznie zasobnymi, aby efektywnie stymulować współpracę naukową, tworzyć zespoły badawcze, organizować spotkania. Pierwszym syntezom i podsumowaniom tego kierunku badawczego poświęcony był I Międzynarodowy Kongres Ekologiczny (Haga, 8—14 IX 1974 r.). Ogólne prawidłowości krążenia materii i przepływu energii w ekosystemach i populacjach sformułowane na tym Kongresie znalazły się wśród podstawowych koncepcji wyjaśniających i opisujących funkcjonowanie układów żywych (D o b b e n i L o w e - M c C o n n e l l 1975). Większość sesji poświęcone było wynikom badań porównawczych produkcji, asymilacji, wydajności czy tempa krążenia w różnych ekosystemach i zespołach, wynikom wyrażanych w jednostkach węgla, energii, biomasy (P r o c e e d i n g s... 1974).

Okres ten jest również okresem szczególnej aktywności ekologii polskiej (w tym hydrobiologii) na arenie międzynarodowej; krajowe programy badań produktywności ekosystemów i bioenergetyki osobników stanowiły znaczącą część składową programu światowego, w tym również jego osiągnięć metodycznych (R i c k e r 1968, E d m o n d s o n i W i n b e r g 1971).

W okresie ostatnich 10 lat, jakie minęły od oficjalnego, administracyjnego zakończenia MPB ukazało się prawie trzydzieści obszernych publikacji stanowiących syntezę bądź przegląd dorobku światowego w dziedzinie zarówno badań ekosystemowych, jak i tematyki specjalnej (np. z ekologii człowieka, wiązanie biologiczne azotu itp.), nie licząc wielu

wydawnictw różnych krajów prezentujących swoje syntezy i wkład w rozwój badań nad produktywnością.

Dorobek światowy MPB w zakresie badań ekosystemów słodkowodnych został niedawno (1980) podsumowany w kolejnym (22.) tomie tzw. syntez IBP. Ten tom pod znamienym tytułem „Funkcjonowanie ekosystemów wodnych” (Le Cren i Lowe-McConnell 1980) opiera się m.in. na dorobku polskim. Cytowane jest około 75 pozycji, co stanowi 6% wszystkich pozycji (1200), jak też — co może ważniejsze — wyniki liczbowe dotyczące produktywności polskich jezior i stawów oraz różnych organizmów wodnych są wmontowane w liczne zestawienia i porównania, przyczyniając się w ten sposób do rzeczywiście twórczej syntezy dorobku światowego. Razem z wkładem myśli i metod polskich hydrobiologów zaprezentowanych w paru podręcznikach metodycznych (Ricker 1968, Edmondson i Winberg 1971) oraz materiałach sympozjalnych wydanych w latach 70-tych (Kajak i Hillbricht-Ilkowska 1972) jest to znaczący wkład w rozwój hydrobiologii światowej.

Powyższa publikacja syntetyczna jest praktycznie w kraju nie znana (brak jakiegokolwiek recenzji), stąd warto ją omówić bardziej szczegółowo. Wyniki i wnioski w niej zawarte mają nie tylko sens historycznej dokumentacji, ale dotyczą wielu problemów współczesnych, nie mówiąc o inspirującej metodologii badawczej.

Pięć lat potrzeba było (1974—1979) na syntezę i przygotowanie do druku materiału na temat produktywności ekosystemów słodkowodnych zawartych w blisko setce „Data reports”¹, z czego znakomita większość dotyczyła jezior (głównie seria mezoeutroficzna) Europy i Ameryki Płn., zaledwie kilka odnosiło się do jezior arktycznych i tropikalnych, a jedynie około 20 — do zbiorników zaporowych i rzek. Ta „baza materiałowa” upoważniła autorów syntezy do stwierdzenia, że główny cel MPB został spełniony, a mianowicie: rozpoznanie tempa i charakteru procesów składających się na produktywność ekosystemów słodkowodnych opisanych w porównywalnych wielkościach oraz porównanie w tym względzie ekosystemów różnych geograficznie. Kolejne rozdziały poświęcono: siedliskowym i geograficznym uwarunkowaniom produktywności, prawidłowościom produkcji pierwotnej, produkcji wtórnej oraz produkcji bakteryjnej i procesom rozkładu w ekosystemach słodkowodnych o różnej lokalizacji geograficznej. Najliczniejszym materiałem dysponowano dla ocen produkcji pierwotnej, której zakres określono jako $20\text{--}46\,000\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{r}^{-1}$, mniej licznym dla ocen produkcji wtórnej konsumentów I i II stopnia (zakres dla zooplanktonu — $0,2\text{--}310$, dla zoobentosu $10\text{--}1000$, dla ryb $4\text{--}300\text{ kJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{r}^{-1}$), a zaledwie kil-

¹ Spis podstawowych danych o siedlisku, metodzie oraz danych liczbowych o produkcji, asymilacji itp. różnych zespołów i populacji opracowany przez wykonawców badań.

koma danymi dysponowano w zakresie produkcji bakteryjnej. Aż trzy rozdziały poświęcono próbom modelowania: modelowi wpływu fizycznych zmiennych w siedlisku (morfometria, światło, stabilność mas wodnych, lokalizacja geograficzna) na produkcję pierwotną, statystycznej analizie zależności pomiędzy różnymi parametrami produktywności i warunkami siedliskowymi dokonanej wyłącznie na danych zebranych w „Data reports”, wreszcie modelowi zmian stanów biomasy w kolejnych ogniach i układach troficznych ekosystemu wodnego. Zagadnienia wydajności ekologicznej i fizjologicznej w ekosystemie (opartej na parametrach bilansu energetycznego dla osobnika) omówiono w osobnym rozdziale. Głównym wnioskiem jest stwierdzenie, że wydajność produkcji międzypoziomowej (interlevel efficiency) rzędu 15—20%, czyli istotnie wyższa niż teoretyczna wartość 10%, nie jest rzadka w ekosystemach słodkowodnych. Każdy rozdział opracowany był przez odrębne, nieraz liczne zespoły autorów, a z reguły redagowany przez jednego lub dwóch. Całość kończy specjalny rozdział poświęcony wynikom badań produktywności kilkudziesięciu jezior i zbiorników zaporowych ZSRR oraz spis wzmiankowanych wyżej „Data reports”.

Lektura tej publikacji z perspektywy dziesięciolecia jest szczególnie interesująca, choć dostarcza również i niejakich rozczarowań. Przede wszystkim mimo wielu wysiłków włożonych w rekomendację określonych metod (pomiaru czy zbioru i opracowywania prób) celem ich ujednolicenia nie osiągnięto w skali światowej pełnej porównywalności wyników. Zdają sobie z tego sprawę i autorzy, i redaktorzy syntezy, czego zresztą należało oczekiwać, bowiem techniczne możliwości wprowadzenia określonej metody, porównywalna częstotliwość zbioru i dokładność opracowania prób, wreszcie przekonanie badaczy do rekomendowanej metody są zawsze bardzo różne. Stąd z konieczności autorzy poszczególnych opracowań cząstkowych znacznie ograniczali się we wnioskowaniu z zebranych materiałów i dokonali uproszczeń w jego interpretacji, choć nie zrezygnowano na ogół ze wskazania konieczności pewnych ogólnych prawidłowości, mechanizmów czy też wskazania dalszych poszukiwań.

Typowym przykładem takiego ujęcia jest rozdział „Oceny produktywności jezior i zbiorników zaporowych” (M. Brylinsky). Treścią jego jest analiza statystyczna prostych zależności liniowych pomiędzy czynnikami siedliska a produktywnością pierwotną i wtórną; opiera się na danych zebranych ze wszystkich szerokości geograficznych. Cel jej jest m.in. prognostyczny, a mianowicie odpowiedź na pytanie, na podstawie jakich czynników i uwarunkowań (np. czynniki klimatyczne, morfometryczne, hydrologiczne, koncentracja pierwiastków biofilnych) można z maksymalnym prawdopodobieństwem określić produktywność określonego ogniwa troficznego (tzn. produkcję, biomasę, współczynnik P/B, wydajność ekologiczną). Stwierdzono m.in., że taki czynnik, jak położenie geograficzne wyrażone jako szerokość geograficzna wyjaśnia około

50% zmienności produkcji pierwotnej (zależność negatywna). Jest to bowiem swoisty „syntetyczny” wskaźnik nasłonecznienia i temperatury. Gdy do tego czynnika „dodać” koncentrację chlorofilu, przezroczystość i głębokość termokliny otrzymuje się wyjaśnienie około 88% zmienności produkcji pierwotnej, czyli prawdopodobieństwo oceny dość wysokie. Na tak zaskakujący wynik wpłynął fakt uwzględnienia w analizowanej puli jezior niewielkiej liczby silnie odbiegających danych dla kilku jezior dużych i małych szerokości geograficznych. Z kolei produkcja roślino-żerców w 50% może być wyjaśniona na podstawie takich czynników jak: wielkość produkcji pierwotnej (lub biomasy fitoplanktonu), średnia głębokość i średnia temperatura epilimnionu; dodanie wielu innych czynników do tej analizy niestety nie polepsza wyniku. Ogólnie można rzec, że wyniki powyższej analizy oparte na kilkuset danych zebranych z całego świata są zaskakujące i niewspółmierne do nakładu sił i środków na uzyskanie wyjściowych danych. Wynika z nich m.in., że wielkości produkcji wtórnej można prognozować z błędem nie mniejszym niż 120% średniej, zaś produkcji pierwotnej — z błędem wynoszącym 40% średniej, i że wystarczy do tego niewielka liczba podstawowych warunków siedliskowych. Zaskakujący jest również brak korelacji pomiędzy koncentracją pierwiastków biofilnych (a szczególnie P ogólnym i P—PO₄) a produkcją pierwotną; korelacji tej nie wykazała „światowa” pula danych z kilkudziesięciu jezior. Przeczy to pozornie wyobrażeniom o przyczynach eutrofizacji i ścisłym związku pomiędzy zasobnością wód w ten eutrofogeny pierwiastek a poziomem produkcji i biomasy glonów obserwowanym powszechnie w jeziorach strefy umiarkowanej. Jednakże analiza statystyczna bardzo różnych termicznie jezior (z różnych szerokości geograficznych) tego związku nie wykazuje. Autor tłumaczy ten fakt różnym tempem krążenia fosforu w tych jeziorach.

Natomiast analiza Brylinsky’ego wykazała bardzo ściśle zależności pomiędzy produkcją (P) każdego zespołu lub populacji a jego biomasą (B) czy też współczynnikiem P/B , co jest poniekąd oczywiste.

To nieco dłuższe omówienie wyników analizy „światowej” puli danych przytaczam celowo, ponieważ dobrze ilustruje ówczesne podejście i stan wiedzy w zakresie produktywności. Część z tych współzależności (np. P jako funkcja B czy P/B) jest w dalszym ciągu wykorzystywana i pogłębiana, natomiast wiedza o uwarunkowaniach siedliskowych procesów produkowania żywej masy w ekosystemach wodnych postąpiła dalej i dziś nikt nie korzysta z korelacji zawartych w powyższej analizie.

Niektóre z myśli i interpretacji zawartych w omawianej publikacji syntetycznej nie tracą jednak aktualności, gdyż zahaczają wyraźnie o problematykę późniejszą. Na przykład już wtedy krytycznie oceniono niektóre zależności pomiędzy koncentracją P ogólnego w wodzie jezior a intensywnością produkcji czy koncentracją chlorofilu (np. typu Vollenweidera czy Dillona-Riglera, omawiane w cz. I cyklu — Hillbricht-

-Ilkowska 1984). Stwierdzono (Straškraba wg Le Crena i Lowe'a - McConnella 1980), że nie jest to zależność typu prostej regresji, ale asymptotyczna (logistyczna), wg której powyżej koncentracji P og. rzędu 150—200 $\mu\text{g/l}$ nie występują już kierunkowe zmiany wartości ani produkcji, ani chlorofilu; ponadto rozrzut punktów jest bardzo szeroki. Również krytycznie ustosunkowano się do tego typu regresji w rozdziale poświęconym bilansom związków chemicznych oraz mechanizmom chemicznym (Golterman wg Le Crena i Lowe'a - McConnella 1980). Skrytykowano założenie o stałym odsetku zasobów fosforu w jeziorze, który corocznie podlega sedymentacji i wypada z obiegu. Założenie takie występuje często w modelach służących do prognozowania koncentracji fosforu lub chlorofilu.

Najbardziej udane ze względu na trwałą wartość informacyjną wydają się być rozdziały poświęcone trzem podstawowym układom produkującym i przetwarzającym materię i energię, tzn. produkcji pierwotnej, produkcji wtórnej i produkcji bakteryjnej łącznie z procesami rozkładu. Znajdujemy tutaj krytyczne zestawienie danych światowych na temat produktywności (średnia i maksymalna produkcja, biomasa, wydajność) różnych zespołów troficznych. Porównano udział zespołów w produktywności danego poziomu troficznego, np. udział fitoplanktonu, makrofitów i peryfitonu w produkcji pierwotnej jezior czy też różnych grup zooplanktonu, zoobentosu i ryb w produktywności wtórnej. Wiele miejsca poświęcono analizie zmienności sezonowej, wieloletniej, przestrzennej (np. stratyfikacji pionowej). Szczególnie interesujące są części poświęcone różnym zależnościom, np. zależność produkcji pierwotnej od światła, głębokości mieszania, chlorofilu czy biomasy i struktury gatunkowej glonów oraz ich oddychania (wraz z próbami modelowania), zaś w zakresie produkcji wtórnej — zależność współczynnika P/B od temperatury, odżywiania, zależność produkcji ryb od produkcji pierwotnej itp. Interesujące wyniki przynosi analiza wartości tzw. P_{max} zdefiniowanej jako maksymalne tempo fotosyntezy osiągnięte w wysokim naświetleniu i wyrażone w mg O_2 (lub C) na jednostkę chlorofilu. Według danych MPB mieści się ona w granicach 0,5—38,0 mg O_2 na mg chlorofilu a na godzinę, co jednocześnie informuje o zakresie wydolności aparatu fotosyntetycznego producentów w siedliskach wodnych.

W rozdziale o zasobach materii organicznej w wodach słodkich i procesach rozkładu podano oceny dopływu materii allochtonicznej (na tle produkcji autochtonicznej) dla kilkunastu jezior MPB, zestawiono dane o koncentracji bakterii dla różnych typów jezior i zbiorników, analizowano zależności: BZT_5 a liczebność bakterii, wskazano na istnienie różnych frakcji węgla rozpuszczonego (labilnej i odpornej na rozkład), wreszcie ostro skrytykowano wiele praktyk i metod oceny produkcji bakterii, wskazując kierunki dalszych poszukiwań.

Ogólnie podsumowując, choć niektóre stwierdzenia, liczby i korelacje prezentowane w syntetycznej publikacji MPB na temat produktywności wód słodkich mogą dziś budzić wątpliwości, to lektura jej jest szczególnie inspirująca. Inspirująca tym bardziej, że badania — nazwijmy je — sensu stricto produkcyjne czy też bioenergetyczne, kontynuowane są jednak stale, choć z mniejszą intensywnością. Utrzymuje się bowiem stale zainteresowanie globalnymi ocenami konsumpcji i produkcji różnych zespołów i grup (producentów, roślinożerców, drapieżników, ryb). Dokonuje się porównań z produkcją pierwotną; ocenia się tzw. produkcję ostateczną lub produkcję biocenozy (W i n b e r g 1981), rozważa się pojęcie produkcji potencjalnej i faktycznej (W i n b e r g 1979).

W następnych dwu rozdziałach wskazane zostaną niektóre — zdaniem autorki typowe — przykłady współczesnych badań nad produkcją pierwotną i wtórną (głównie na przykładzie fito- i zooplanktonu) ekosystemów jeziornych.

2. Produkcja pierwotna — nowe spojrzenie i metody

Ogólnie można powiedzieć, że w zakresie metodyki pomiaru produkcji pierwotnej (jako ilości wytworzonej in situ materii w drodze fotosyntezy) nowoczesne metody i techniki pomiaru stały się bardziej wyrafinowane, angażujące bardziej wiedzę fizjologiczną na temat aktywności fotosyntetycznej glonów uzyskaną ze specjalnych badań laboratoryjnych i eksperymentalnych. Obserwuje się odejście od ocen ogólnych na rzecz takich technik, które dają rozeznanie w produktywności poszczególnych grup i gatunków glonów. Praktycznie nie stosuje się już metody tlenowej pomiaru fotosyntezy fitoplanktonu (izolowanego w jasnych i ciemnych butelkach), a głównie metodę znakowania węglem radioaktywnym. Odnotowuje się próby wprowadzenia stabilnego izotopu ^{13}C , który daje praktycznie identyczne wyniki z ^{14}C (H a m a i in. 1983). F a l k o w s k i i O w e n s (1982) zastosowali pomiary ATP i DNA do oceny tempa namnożenia się glonów izolowanych w ciemnych i jasnych butelkach. G u t e l m a c h e r i P e t r o v a (1982a, 1982b) w wyniku zastosowania audioradiografii określili zależność produkcji i współczynnika P/B poszczególnych gatunków glonów od ich wielkości (objętości). Zależności te podali również dla różnych grup (np. okrzemki, zielenice, sinice), wyróżnili gatunki szczególnie aktywne, tj. takie, których produkcja fotosyntetyczna jest niewspółmiernie wyższa niż to wynika z ogólnej relacji: produkcja a objętość komórki.

W powyższych technikach zwraca uwagę fakt możliwości wyróżniania zarówno frakcji wielkościowych fitoplanktonu (poprzez odpowiednie sączenie próby po inkubacji), jak i nawet poszczególnych gatunków (meto-

da autoradiografii). Jest to okoliczność znacznie poszerzająca zastosowanie badawcze tych technik.

Bardzo typowa dla rozważań metodycznych nad produkcją pierwotną jest praca autorów holenderskich: Colijna, Gieskesa i Zevenbooma (1983). Stwierdzono m.in., że metoda tlenowa i węgla radioaktywnego daje wyniki identyczne tylko wtedy, gdy czas inkubacji jest bardzo krótki (około pół godziny, w praktyce jest stosowany co najmniej kilkugodzinny, o ile nie całodzienny). Ponadto wyniki pomiaru fotosyntezy zależą od tzw. historii świetlnej komórek glonów, czyli od tego, w jakich warunkach świetlnych przebywały przed ich izolacją w jasnych i ciemnych butelkach. Jest to ważne, gdy ocena dobowej produkcji opiera się na krzywej zależności: produkcja a naświetlenie, otrzymanej z jednej serii prób (pobranej z jednej głębokości i o określonej godzinie), a następnie umieszczonej na różnych głębokościach. Ta zależność ma bowiem inny przebieg dla fitoplanktonu pobranego w różnych warstwach i porach dnia, czyli o różnej „przeszłości świetlnej”, kondycji i fazie wzrostu. Autorzy kończą swoje rozważania metodyczne opinią, że oceny produkcji fotosyntetycznej winny być skorelowane z jednoczesnymi pomiarami wzrostu *in situ* populacji glonów, czyli pomiarem tempa dzielenia się i namnażania komórek i kolonii. Opinia taka jest bardzo znamieną dla współczesnych zainteresowań produkcją pierwotną. Można ogólnie powiedzieć, że zainteresowanie z ocen ilości wytworzonej materii organicznej przez zespoły producentów przesuwają się na zagadnienia demograficzne populacji producentów, z naciskiem na pozyskanie możliwie wiarygodnych ocen tempa ich wzrostu *in situ*.

W tym zakresie odnotowujemy dwie grupy metod stosunkowo prostych i dających się stosować *in situ*. Pierwsza wykorzystuje zjawisko dializy i błony półprzepuszczalne do izolacji fitoplanktonu pozbawionego swoich konsumentów (uprzednia filtracja). Jest to istotne *novum* w stosunku do techniki izolacji w naczyniach szklanych lub plastikowych, bowiem zapewnia stały dopływ związków pokarmowych i ruch mas wodnych (Toth 1980, Furnas 1982). Druga grupa metod opiera się na pomiarze frekwencji komórek dzielących się w pobranej i odpowiednio zabarwionej próbce i z powodzeniem stosowana jest przede wszystkim dla bruzdnic (*Ceratium*, *Ditylium*) (McDuff i Chilholm 1982). Obie metody są również stosowane do pomiaru produkcji komórek bakteryjnych, o czym wspomniano w części I cyklu (Hillbricht-Ilkowska 1984).

Należy podkreślić, że obie te metody odchodzą od „nieśmiertelnego” założenia leżącego u podstaw wszystkich dotychczasowych pomiarów produkcji (i sporów wokół niej), mianowicie trwałej izolacji fitoplanktonu w naczyniach i ocenie produkcji wg różnicy w ciemnej i jasnej butelce. Te okoliczności sprawiły, że wielokrotnie podnoszone były głosy o generalnie sztucznie obniżonych ocenach produkcji pierwotnej wód słod-

kich, szczególnie jaskrawych w zestawieniu z ocenami destrukcji. Wygląda na to, że nie mamy jeszcze rzetelnej oceny intensywności wytwarzania materii przez hydrosferę (a tym samym i całą biosferę), bowiem powyższe zastrzeżenia dotyczą również i ocen produkcji w światowym oceanie (S u ŝ k i n a, V i n o g r a d o v i V i k t o r o v 1984).

3. Produktywność wtórna — weryfikowanie metod i zależności funkcjonalnych

Mimo że okres tworzenia metod i formułowanie podstawowych zależności bioenergetycznych dotyczących konsumentów wodnych dawno minął, obserwujemy tendencje do dalszego doskonalenia, weryfikowania, uogólniania, niekiedy upraszczania tejże metodyki produkcyjnej.

Oдноśnie do metod oceny produkcji konsumentów odnotowujemy zarówno reaktywowanie starych, jak i dochodzenie nowych sporów.

W latach 1975—1978 na łamach czasopisma „Limnology and Oceanography” rozgorzał spór na temat oceny tzw. instantaneous birth rate, czyli momentowego tempa wzrostu populacji zwierzęcej w wyniku dochodzenia młodych osobników z wykluwających się jaj (symbol b). Jest to parametr podstawowy dla kalkulacji produkcji jako masy osobników „dochodzących” lub eliminowanych z populacji (tzw. recruitment rate) w określonym czasie. W okresie badań MPB parametr ten kalkulowano wg wzoru Edmondsona (E d m o n d s o n i W i n b e r g 1971):

$$b = \ln \left(1 + \frac{N_e}{N_i D_e} \right)$$

Obecnie stosuje się wzór Poloheimo (R o m a n o v s k y i P o l i s h c h u k 1982):

$$b = \frac{1}{D_e} \ln \left(1 + \frac{N_e}{N_i} \right)$$

gdzie N_e — liczebność jaj, N_i — liczebność osobników dorosłych, D_e — długość rozwoju jaja w dniach. Jak widać, oba wzory różnią się jedynie kolejnością logarytmowania, jednakże poprawniejszy jest wzór Poloheimo, gdyż lepiej uwzględnia śmiertelność jaj w okresie, dla którego kalkulowana jest produkcja (czyli „dochodzenie”) nowych osobników. R o m a n o v s k y i P o l i s h c h u k (1982) skonstruowali jednolitą formułę oceny produkcji generatywnej i somatycznej populacji konsumenta, oparli się jednak na krzywej wzrostu osobnika i liczebności stadiów dla oceny produkcji somatycznej oraz na zmodyfikowanym przez siebie wzorze Poloheimo oceny produkcji generatywnej. Eksperymenty komputerowe przeprowadzone przy użyciu tej formuły wykazały niezwykłą czu-

łość wyników na częstotliwość w czasie analiz liczebności i struktury wieku badanej populacji.

T. E. A n d r e w s (1983) porównał cztery metody (wszystkie używane w okresie MPB) oceny produkcji konsumenta na przykładzie populacji *Daphnia hyalina* (Leydig). Są to metody: (1) wg tempa wzrostu stadiów; (2) wg tempa przybywania osobników, (3) na podstawie przyjętej z eksperymentów wartości współczynnika P/B , (4) na podstawie przyjętej zależności pomiędzy asymilacją a produkcją (tzw. metoda fizjologiczna); otrzymał różnice kilkudziesięciokrotne. Zdaniem tego badacza oceny wg tempa wzrostu stadiów dają wartości zbyt wysokie, wg tempa przybywania osobników — zbyt niskie (do tych ostatnich metod należy również wyżej omówiona metoda Edmondsona i Poloheimo). C a j a n d e r (1983) powrócił do sposobu oceny produkcji jako eliminowanej biomasy. Eliminowaną biomasę ocenił jako różnicę pomiędzy teoretycznym wzrostem populacji b (wg Poloheimo) a realną jej zmianą w danym czasie (r). C h m e l e v a i G o l u b e v (1978) uzupełnili metodę kalkulacji produkcji skorupiaków o ocenę masy produkowanych wylinek, konstruując zależność tej produkcji od ciężaru ciała i wzrostu.

Odnotowujemy również dalsze próby tworzenia czy też weryfikowania podstawowych zależności funkcjonalnych pomiędzy określonym parametrem przepływu energii (produkcja, konsumpcja, oddychanie, wydajność) a biomasą (ciężarem) osobnika czy populacji.

Dokonuje się analizy porównawczej parametrów tych funkcji (np. wielkości wykładnika) dla różnych populacji, gatunków, zespołów, grup troficznych, a nawet całego świata zwierzęcego. Takie zabiegi ułatwia fakt, że w wyniku badań MPB i późniejszych nagromadzono w literaturze wiele danych, które nieustannie skłaniają do kolejnych syntez i porównań.

Dość znana i często wykorzystywana jest zależność, jaką stwierdził H u m p h r e y s (1979) nawiązując do prób m.in. Hemmingsena i Engelmanna (wg L a v i g n e ' a 1982) i innych z lat 60-tych, analizując związek pomiędzy oddychaniem 235 populacji zwierzęcych a ich produkcją (ocenionymi niezależnie w $\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{r}^{-1}$). Dochodzi on do wniosku, że pomiędzy tymi zależnościami (wyrażonymi w skali logarytmicznej) zachodzi w ramach dużych grup zwierząt (jak np. stałocieplne, zmienno-cieplne, owady, bezkręgowce lądowe i wodne łącznie) dostatecznie stała i ścisła zależność: w przybliżeniu roczna produkcja populacji równa się jednej trzeciej jej oddychania. Stąd znając oddychanie populacji (z kolei skalkulowane z reguły na podstawie znanych zależności pomiędzy oddychaniem a ciężarem osobniczym zwierzęcia) można orientacyjnie, z określoną dokładnością ocenić roczną produkcję populacji na jednostkę środowiska. Do podobnych wniosków dotyczących bezkręgowców wodnych dochodzi Alimov (wg W i n b e r g a 1979).

Do wyników H u m p r e y s a (1979) i innych wcześniejszych badaczy nawiązuje bardziej współcześnie L a v i g n e (1982). Stwierdził on, że jeśli produkcję (P) i oddychanie (R) podobnych metabolicznie grup zwierzęcych wyrazić jako funkcję ciężaru ciała o stałym wykładniku ($\approx 0,75$), to P populacji będzie proporcjonalne do R , zaś zależność $\log P$ a $\log R$ równa się jedności. Z charakteru tej zależności wynika, że wydajność produkcji ($P/P+R$) nie wykazuje zależności od ciężaru ciała w całym świecie zwierzęcym. Stwierdza on również, że podobne pod względem metabolicznym grupy zwierząt wykazują określone odrębne zależności. Na przykład stałocieplne mają ogólnie wysokie koszty energetyczne, natomiast niższą wydajność asymilacji ($P/P+R$) niż zmiennocieplne, podobnie zachowują się ogólnie wszystkie drapieżniki w stosunku do roślinożerców. L a v i g n e (1982) dokonał również sprawdzenia (na kilkuset danych zebranych z całego świata zwierzęcego) zależności wykładniczej pomiędzy współczynnikiem P/B a ciężarem osobniczym w świecie zwierzęcym i stwierdził, że wartość tego wykładnika wynosi $-0,25$.

A l i m o v (1983) poszukuje innych ogólnych prawidłowości, a mianowicie, jak się zmienia przepływ energii w miarę komplikowania się struktury systemu. Porównał asymilację (jako sumę produkcji i oddychania) i biomasę populacji poszczególnych gatunków bentosu i planktonu oraz całych tych zespołów w skali rocznej na podstawie wszelkich dostępnych danych empirycznych (około kilkudziesięciu). Stwierdził, że asymilacja populacji gatunków bentosu jest przeciętnie 5 razy większa niż zawartość energetyczna średniorocznej biomasy, zaś populacji gatunków planktonu — aż 40 razy większa. Natomiast odpowiednie stosunki dla całego zespołu wynoszą 10 i 35 odpowiednio dla bentosu i planktonu. Autor konkluduje, że w miarę wzrostu złożoności układu (populacja a zespół), choć wzrasta wartość absolutna przepływu energii (czyli asymilacja), to spada jej wydajność.

Powyższe prace są przykładem wciąż żywych poszukiwań bardzo ogólnych zależności bioenergetycznych, tzn. takich, które obowiązują różne grupy organizmów i systemy ekologiczne. Ich znaczenie wzrasta, gdy dostarczają formuł ułatwiających czy też upraszczających ocenę przepływu energii i produkcji w różnych ogniwach ekosystemu.

Tendencję do takich uogólnień widać również wśród uczniów prof. Winberga (W i n b e r g 1979, 1981). Różnorakie metody oceny produkcji i biomasy bezkręgowców wodnych sprowadzono do jednolitej formuły dla tych, u których ciężar osobnika zmienia się w trakcie wzrostu (skorupiaki) oraz dla tych, u których jest on niezależny (bakterie, pierwotniaki, wrotki) (Ivanova wg W i n b e r g a 1979). Stwierdzono również (tamże), że średnie tempo wzrostu somatycznego (P/B) jest cechą stosunkowo stałą nawet dla grupy gatunków (np. wioślarki), może być zatem używane do oceny ich produkcji somatycznej, gdy znana jest biomasa wszystkich osobników w populacji lub grupie. Z kolei ocena

produkcji jaj może być oparta na zależności pomiędzy długością (czyli wiekiem) samicy a liczbą jaj przez nią produkowanych w czasie jej życia. B a j č o r o v (1982) stwierdził bowiem zależność taką u wielu gatunków skorupiaków; wynika z niej, że maksymalna liczba jaj produkowana jest na początku okresu dojrzałości. Jest to wynik ewolucyjnego przystosowania do drapieżnictwa ryb eliminującego większe i łatwiej widoczne osobniki. W ten sposób do szacunkowej oceny produkcji wystarczy znać jedynie średnią biomase osobników oraz średnią wielkość samic jako dane empiryczne, a dalsze kalkulacje opierać na wyżej wspomnianych zależnościach.

Innym przykładem jest praca B a n s e ' a i M o s h a r a (1980), którzy przeanalizowali dane o ciężarze osobnika dojrzałego i przeciętnym rocznym współczynniku P/B dla kilkudziesięciu gatunków wodnych i lądowych bezkręgowców (w zakresie wielkości od wrotka do małża). Stwierdzili, że „przystają one” z zadowalającą dokładnością do funkcji: $P/B = 0,65 \cdot W^{-0,37}$ (gdzie W jest ciężarem osobnika dorosłego) bez względu na typ troficzny, rodzaj siedliska, bezwzględną wielkość produkcji i biomasy. T r e m p l a y i R o f f (1983) sprawdzili tę relację na przykładzie widłonogów i porównali z wynikami innych metod, otrzymując wystarczająco zgodne wyniki. B o r g m a n (1982) jeszcze bardziej upraszcza sposób oceny produkcji operując nie populacją czy poziomem troficznym, ale zakresem wielkości cząstek sestonu (im większa cząstka, tym na ogół należy ona do organizmu wyższego poziomu troficznego); przyrost biomasy cząstek określonej wielkości określa jako produkcję poziomu troficznego.

Weryfikacji poddawane są również różne cząstkowe zależności nieodzowne do oceny produkcji oraz asymilacji populacji zwierzęcych. Dla różnych grup organizmów nowelizowane są zależności pomiędzy długością i kształtem ciała organizmu a jego ciężarem (W i n b e r g 1979, 1981), pomiędzy suchą masą a zawartością węgla (S c h r a m m i S c h m i t z 1983). Zweryfikowano funkcje zależności oddychania od ciężaru u pierwotniaków (C h l e b o v i č wg W i n b e r g a 1979, F e n c h e l i F i n l a y 1983), wrotków (G a l k o v s k a j a i C h l e b o v i č wg W i n b e r g a 1979 i W i n b e r g a 1981), nicieni (V a r t a l o v a wg W i n b e r g a 1981) i innych bezkręgowców (A l i m o v wg W i n b e r g a 1979).

Kontynuowane są stale badania specjalne nad tempem wzrostu i rozwoju w kontrolowanych warunkach celem uzyskania danych wyjściowych do ocen produkcji in situ (G r a s i S a i n t - J e a n 1981a, 1981b, 1983).

Odnosnie do pierwotniaków odnotowuje się ogólnie duży postęp w zakresie rozpoznania ich trofoekologii i produktywności. Sformułowano funkcję opisującą zależności odżywiania się tych drobnych konsumentów od ich ciężaru (C h l e b o v i č wg W i n b e r g a 1979), porównano różne metody oceny ich produkcji (C h l e b o v i č 1982) oraz ogólną zależność

oddychania od ciężaru (Fenchel i Finley 1983). W tej ostatniej pracy wykazano, że osobniki populacji rosnących i dzielących się podlegają niejako zależności swego czasu sformułowanej przez Hemmingsena dla wszystkich zmiennocieplnych, natomiast zależności tej nie stwierdziły autorki dla wszystkich kilkudziesięciu danych, wśród których jest wiele odnoszących się do populacji laboratoryjnych o różnym stanie kondycji osobników. Opisano zespoły gatunków odpowiadających różnemu zakresowi trofii jezior od oligo- do silnej eutrofii (Beaver i Crisman 1982).

4. Temperatura — temat nieśmiertelny

W powiązaniu z badaniami wód podgrzanych, a także problematyką przepływu energii i produktywności w ekosystemach wodnych obserwujemy tendencję do weryfikowania znanych i powszechnie stosowanych zależności różnych funkcji życiowych od temperatury. Można ogólnie powiedzieć, że obserwuje się wyraźną reaktywację zainteresowania badaniami wpływu temperatury na różne funkcje organizmów. Poszukuje się przede wszystkim rozróżnienia wpływu temperatury w warunkach pełnej aklimacji i w sytuacji tzw. ostrych reakcji organizmów, jak też wpływu temperatur zmiennych (Suščenija, Alimov i Monakov 1982, Orcutt i Porter 1983, Winberg 1983).

Weryfikuje się funkcje opisujące zależności rozwoju embrionalnego i postembrionalnego od temperatury. Sarvala (1979) skonstruował gólną funkcję zależności rozwoju jaja od temperatury pasującą do większości danych i uwzględniającą obserwowany fakt wydłużania się czasu rozwoju w wysokich temperaturach. Szczegółowo analizuje się zmiany Q_{10} dla różnych funkcji organizmów i zakresu temperatur (Winberg 1983). Ivleva (1980) na przykładzie morskich gatunków skorupiaków strefy umiarkowanej i tropikalnej analizowała zależność oddychania (R) od ciężaru osobnika (W) w różnych temperaturach ($5-30^{\circ}\text{C}$) i przy pełnej aklimacji. Zależność ta ma jak wiadomo postać $R = a \cdot W^k$. Stwierdziła spadek wykładnika k w miarę wzrostu temperatury, zaś wzrost stałej a . Jej zdaniem obala to hipotezę o możliwości kompensacji metabolicznej gatunków zmiennocieplnych żyjących w wysokich lub niskich temperaturach. Trubeckaja (1981) analizowała zależność racji pokarmowej skorupiaków od koncentracji pokarmu w różnych temperaturach i przy długotrwałej aklimacji i stwierdziła, że w temperaturach wyższych niż 25°C tempo wzrostu racji pokarmowej wraz z koncentracją pokarmu obniża się, zaś największe Q_{10} mieści się w zakresie $15-20^{\circ}\text{C}$.

Przykładem poszukiwania zależności funkcjonalnych w ramach dużych grup zwierzęcych są badania Robinsona, Petersa i Zim-

merman (1983). Sformułowali oni funkcję zależności oddychania (R) od ciężaru ciała (W) i temperatury (T) ($\ln R = \ln a + b \ln W + cT$), podając wielkości dla stałych a , b i c dla czterech dużych grup organizmów, m.in. dla grupy wszystkich zmiennocieplnych i grupy wszystkich jednokomórkowców.

Szczególnie twórczo „temperaturowy” kierunek badań w hydrobiologii kontynuują Galkovskaja i Suščenija (1979) zajmując się wpływem przemiennych temperatur na wzrost i inne funkcje życiowe skorupiaków i wrotków. Stwierdzono m.in., że regularna zmienność temperatury środowiska w zakresie kilku stopni (a więc normalnie występująca) przyspiesza wzrost (w stosunku do stałej średniej), zaś większa rzędu 10°C (rzadko występująca w środowisku i obca dla populacji) wyraźnie wzrost wydłuża. W powiązaniu z problemem specyficznym dla wód podgrzanych poszukuje się granic tolerancji oraz temperatury maksymalnej aktywności metabolicznej (Semenčenko, Eremova i Semenuk 1983). Na przykład dla *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller) obie temperatury praktycznie się pokrywają, natomiast dla *Limnocalanus macrurus* Sars. temperatura maksymalnej aktywności jest o 6 stopni niższa niż temperatura jeszcze tolerowana.

5. Mechanizmy pozyskiwania pokarmu — czyli jakim lepiej być: małym, czy dużym?

Badania produktywności i bioenergetyki wiązały się bardzo ściśle z badaniami nad trofoekologią organizmów i zespołów. Rozeznanie w zakresie intensywności odżywiania się i wybiórczości było podstawowe dla konstruowania schematów przepływu energii czy obiegu materii. Ten kierunek badawczy jest w dalszym ciągu prezentowany w literaturze światowej, z tym że aktualnie koncentruje się on na szczegółowym, a nawet drobiazgowym poznaniu behawioru pokarmowego osobników i gatunków oraz mechanizmów pozyskiwania pokarmu w zmiennych warunkach środowiska. Wiele z tych badań jest inspirowane przez ogólniejsze hipotezy. Jedną z nich jest koncepcja tzw. strategii optymalizacji żerowania „optimal foraging strategy” (OFS). W koncepcji tej zakłada się², że populacja i osobnik w środowisku o zmiennych przestrzennie i czasowo warunkach pokarmowych oraz presji drapieżniczej realizuje strategię polegającą na maksymalnym wykorzystaniu aktualnie dostępnego pokarmu kosztem minimalnych nakładów energetycznych. Zwierzęta realizują ją generalnie albo poprzez minimalizację czasu przeznaczoną na

² Dla potrzeb niniejszego artykułu charakteryzuję ją bardzo ogólnikowo i skrótowo. Na temat tej teorii napisano już kilkadziesiąt rozpraw i artykułów (przegląd: Pyke, Pulliam i Charnov 1977).

żerowanie (optymalizacja ruchu i penetracji terenu, szybka reakcja na skupienia pokarmu), albo poprzez maksymalizację energii pokarmu (silna preferencja i wyszukiwanie pokarmu wysokoenergetycznego). Teoria ta, choć głównie opracowana dla kręgowców lądowych (np. ptaków) (Pyke, Pulliam i Charnov 1977), może wyjaśniać również mechanizmy przeżywania i adaptacji u bezkręgowców wodnych (w tym też i filtratorów). Inną ogólniejszą koncepcją dotyczącą jedynie filtratorów jest postulowana w 1965 r. przez Brooksa i Dodsona hipoteza uzależniająca efektywność żerowania od wielkości zwierzęcia (tzw. size-efficiency hypothesis, SEH), bardziej współcześnie omówiona i skrytykowana przez Halla i in. (1976). Według tej teorii wszystkie filtratory konkurują o cząstki pokarmowe w zakresie 1—15 μm , jednakże duże gatunki i osobniki mają większe szanse przeżycia (szczególnie w niskich koncentracjach tej zawiesiny), gdyż odfiltrowują intensywniej (większa powierzchnia aparatu filtracyjnego) i mogą odławiać cząstki większe, a nie tylko najdrobniejsze. Te zależności konkurencyjne są modyfikowane przez selektywną eliminację dużych filtratorów przez drapieżniki.

Otóż współczesne badania trofoekologiczne wyjaśniają wiele mechanizmów przeżywania i współwystępowania gatunków w zmiennych warunkach środowiska wodnego³, testując niejako obie wyżej omówione hipotezy.

Odnosnie do filtratorów planktonowych drobiazgowej obserwacji poddano proces filtracji jako złożony system napędzania, koncentracji i połknięcia cząstek zawiesiny pokarmowej. Poszukuje się wyjaśnienia, w jakim stopniu proces ten jest natury czysto fizycznej (pasywna filtracja), a w jakich poszczególne jego etapy mogą być aktywnie modyfikowane przez zwierzę adekwatnie do sytuacji środowiskowej. Stąd bada się szczególnie te sytuacje, kiedy między rzeczywistą wybiórczością cząstek a tą, jaka winna być przy założeniu pasywnej filtracji, zachodzi szczególnie duża różnica. Stosowana jest często technika mikroskopii skanninowej (SEM) czy kinematografii szybkościowej.

Geller i Müller (1981) przebadali (techniką SEM) rozkład odstępów pomiędzy włoskami i szczecinkami (setulae) tworzącymi zasadniczą powierzchnię filtracyjną na odnóżach skorupiaków planktonowych. Odległości rzędu 0,2—0,3 μm zapewniają wysoką efektywność usuwania cząstek wielkości bakterii (np. *Daphnia cucullata* Sars, *D. magna* Straus, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Diaphanosoma*, *Diaptomus*), przy odległości rzędu 1—2 μm efektywność odżywiania się bakteriami jest mniejsza (np. *D. hyalina*, *D. pulex* (De Geer), (*Bosmina coregoni* Baird)), wreszcie odległości rzędu 2—5 μm czynią osobnika niezdolnym do odżywiania się bakteriami (*Sida*, *Holopedium*, większość *Calanoida*).

³ Obszerniej w części III niniejszego cyklu artykułów (Hillbricht-Ilkowska w druku).

Jednakże efekt ostateczny, jakim jest rzeczywista efektywność usuwania cząstek jest różny i częściowo niezależny od gęstości układu filtracyjnego. Na przykład Gerritsen i Porter (1982) uważają, że rozbieżności pomiędzy zmierzoną gęstością aparatu filtracyjnego a efektywnym usuwaniem zawiesiny są wynikiem m.in. stosunkowo dużych ładunków elektrostatycznych zlokalizowanych na powierzchni drobnych cząstek ($\approx 0,5 \mu\text{m}$); stąd są one zatrzymywane w proporcji mniejszej niż ich udział w zawieszynie. Porter, Feig i Vetter (1983) są zdania, że na podstawie wielkości ciała filtratora, budowy aparatu filtracyjnego, a nawet behavioru nie można przewidzieć tempa odfiltrowywania bardzo małych cząstek, np. zawiesiny komórek bakterii. Potwierdzili to w swoich eksperymentach z różnymi wielkościami gatunkami rozwielitek. Są zdania, że działa tu zjawisko, które nazwali „piggybacky” (holowanie na plecach, „na barana”) — drobne cząstki przyczepiają się do większych (na zasadzie hydrofobności, elektrostatycznie czy też aktywnie) i tą drogą wędrują do przewodu pokarmowego. Zwierzęta doświadczalne odfiltrowały bowiem relatywnie więcej drobnych cząstek (komórek bakterii), gdy w zawieszynie pokarmowej były cząstki większe (np. detrytus czy kolonie bakterii). Mogą one również przetrzymywać wodę w komorze filtracyjnej (regulując przepływ) i w ten sposób spowodować silniejsze „przyklejanie się” małych cząstek do większych agregatów. Wygląda na to, że filtratory dysponują umiejętnością koncentrowania zawiesiny pokarmowej już w obrębie komory filtracyjnej, nie tylko na powierzchni odnóży filtracyjnych.

Inne badania wykazują, że zależnie od sytuacji pokarmowej proces filtracji może być przez zwierzęta skoordynowany z innymi sposobami pobierania pokarmu, mianowicie aktywnym chwytaniem czy też wstępnym selekcjonowaniem i rozdrabnianiem cząstek pokarmowych (z reguły większych) w napędzanej zawieszynie. Od dość dawna znane było to zjawisko u *Calanoida*, które mogą przytrzymywać odnóżami większe cząstki (np. kolonie okrzemek) i rozdrabniać je szczękami. Krjučkova i Rybak (1980) stwierdzili zjawisko rozdrabniania kolonijnych glonów (okrzemki, *Dinobryon*) na pojedyncze komórki lub ich małe grupy przy żerowaniu *Eudiaptomus*, *Daphnia*, *Asplanchna*. Właśnie u *Diaptomidae* stwierdzono, że efektywność filtracji nie zależy od średniej odległości pomiędzy setulae na odnóżach filtracyjnych. Price i Paffenhöfer (1983) stosując metodę szybkościowej kinematografii stwierdzili, że widłonogi mogą wychwytywać z zawiesiny i manipulować bardzo drobnymi komórkami okrzemek, o wielkości około $12 \mu\text{m}$. Jest to swoista wartość progowa — poniżej tej wielkości zachodzi „pasywne” odfiltrowywanie, natomiast powyżej aktywne chwytanie. W obu rodzajach zdobywania pokarmu biorą udział inne odnóża i ruch jest różny. Gliwicz i Siedlar (1980) stwierdzili, że gatunki z rodzaju *Daphnia* (*magna*, *cucullata*, *hyalina*) reagują na obecność nitkowatych sinic i twardych pancerzy

bruzdnie zwązając otwór pomiędzy częściami pancerza i stosując w ten sposób swoistą preselekcję cząstek przeciwdziałającą blokowaniu i zatykaniu właściwego aparatu filtracyjnego. Utrzymują oni, że dzięki temu gatunki te nie są wypierane całkowicie w okresach masowych zakwitów sieciowego fitoplanktonu.

We wszystkich opisanych badaniach, w których zaobserwowano zależnie od sytuacji pokarmowej zmianę sposobu zdobywania pokarmu lub intensywności ruchów filtracyjnych, nie są znane koszty energetyczne takiego przestawienia behawioru, stąd trudno jest zinterpretować je z punktu widzenia teorii OFS.

Zmianę sposobu zdobywania cząstek pokarmowych zależnie od ich zagęszczenia i obecności konkurenta stwierdził również De Mott (1982) i to u tak typowego drobnego filtratora, jak *Bosmina*. Wykazał on podając łącznie (znakowany różnymi izotopami) pokarm bakteryjny (drobny) i glonowy (większe cząstki), że w niskich koncentracjach tej mieszaniny mniejsza *Bosmina* radzi sobie lepiej niż większa *Daphnia*. *Bosmina* pływając ruchem ciągłym częściej natrafia na większe cząstki, które aktywnie chwytą. *Daphnia* zaś poruszając się charakterystycznymi „skokami w górę i opadaniem” ma mniejsze szanse natrafienia na większą cząstkę i jest skazana na intensywniejszą filtrację, która w warunkach niskiej koncentracji pokarmu wymaga większych nakładów energetycznych.

Tillman i Lampert (1984) dowiedli eksperymentalnie, że z trzech gatunków rozwielitek o różnej wielkości (*D. magna*, *D. longispina* O. F. Müller, *D. pulicaria* Forbes) największa „zwyciężała” (największy wzrost somatyczny i produkcja jaj) jedynie w warunkach nie ograniczanego pokarmu. W warunkach niskiej koncentracji pokarmu zwyciężał gatunek najdrobniejszy, jako jedyny, który w tych warunkach zachował zdolność produkowania jaj.

Starkweather (1983) dokonał zestawienia i syntezy tego, co wiadomo na temat dobowych migracji filtratorów i związanego z tym dobowego rytmu odżywiania się. Stwierdził on różny i mijający się w czasie dobowy rytm odżywiania się małych i dużych gatunków i osobników z rodzaju *Daphnia*. Duże osobniki wykazały: maksimum odżywiania się w okresie późnonocnym, bardzo dużą amplitudę wartości oraz gwałtowne jej zmiany z godziny na godzinę. Intensywność odżywiania się małych osobników była bardziej wyrównana w ciągu doby, ze słabo zaznaczonym maksimum w okresie wczesnoporannym.

Powyższe badania nie potwierdzają również uniwersalności koncepcji SEM — o powodzeniu w zdobywaniu pokarmu decyduje raczej elastyczność behawioru pokarmowego i szybkość reagowania na zmiany w sytuacji pokarmowej środowiska niż cechy skorelowane jedynie z wielkością zwierzęcia.

Tego typu poszukiwań dokonuje się również na drapieżnikach planktonowych. Ich behawior drapieżniczy, a szczególnie sposób penetrowania

środowiska, szanse spotkania ofiary, efekt uprzedniego głodowania są częstym obiektem badań (np. Williamson 1980). W niektórych badaniach punkt ciężkości przypada na sposób poruszania się i cechy morfologiczne ofiary, które sprawiają, że szanse spotkania drapieżnika są często istotnie różne przy nieraz bardzo niewielkich różnicach pomiędzy ofiarami, nawet o tej samej wielkości czy kształcie. Stąd i w zakresie tej grupy bezkręgowców wodnych obserwujemy odejście od koncepcji uzależniającej sukces drapieżnika jedynie od jego własnej wielkości i wielkości ofiary. Na przykład Gilbert i Bogdan (1981) stwierdzili, że posiadanie wici u glonów zwiększa szanse ich schwytania przez wrotki z rodzaju *Polyarthra* w porównaniu z szansą schwytania innych glonów tej samej wielkości. Wić pomaga, jak się zdaje, łatwiej zlokalizować ofiarę i aktywizuje schwytanie.

Analizując drobiazgowo sposób reagowania, atakowania i połykania ofiary przez *Cyclopoida* Williamson (1983a, 1983b) stwierdza, że sukces ataku zależy przede wszystkim od reakcji ofiary (bierna, czynna), zaś efektywne pożarcie od jej cech morfologicznych (np. twardość pancerza); stosunki wielkości nie grają istotnej roli.

6. Modele zależności „konsumpcja—pokarm” — czyli jak sobie radzić w trudnym środowisku

Ważne miejsce we współczesnych badaniach trofoekologicznych zajmują również badania zależności tempa konsumpcji od zmian koncentracji i charakteru pokarmu (tzw. functional response). Ich celem jest m.in. zweryfikowanie niektórych starych modeli, opartych głównie na eksperymentach z pokarmem jednolitym, jak też na rozeznaniu w charakterze i szybkości reakcji zwierząt na zmianę (często krótkotrwałą lub miejscową) pokarmu w środowisku, która to okoliczność ma ogromne znaczenie dla szans przeżycia w zmiennym środowisku.

Jak wiadomo odnośnie do filtratorów planktonowych, reakcja na wzrost koncentracji pokarmu polega ogólnie na tym, że stopniowo zmniejsza się intensywność odfiltrowywania, natomiast intensywność odżywiania zwiększa się. Oczywiście zmiany te nie układają się proporcjonalnie do koncentracji pokarmu. Stosuje się tutaj porównanie z trzema modelami sformułowanymi w latach 1965—1966 przez Hollinga (wg Downinga 1981, Porter, Gerritsen i Orcutt 1982). Typ I — konsumpcja stale i jednostajnie wzrasta z koncentracją pokarmu, zaś tempo filtracji stale spada, będąc zatem najwyższe w niskich koncentracjach; jest to model przyjęty jako najpospolitszy. Typ II — tempo konsumpcji wzrasta z koncentracją pokarmu aż do określonej wartości granicznej (incipient limiting concentration), powyżej której utrzymuje się na stałym poziomie; w tej sytuacji intensywność filtracji jest mniej

więcej stała również i w niskich koncentracjach zawiesiny pokarmowej. Wreszcie model III — w którym występują sytuacje progowe: w warunkach bardzo niskiej koncentracji pokarmu intensywność filtracji oraz konsumpcja są niskie; w miarę wzrostu pokarmu gwałtownie wzrasta tempo filtracji i konsumpcji aż do wartości granicznej opisanej w typie I. Istnienie sytuacji progowej w zakresie niskich koncentracji pokarmu jest z punktu widzenia strategii przeżycia gatunku bardzo ważne. Przede wszystkim pozwala na szybką reakcję filtratorów na zmiany koncentracji pokarmu w środowisku, stąd na eksploatację wszelkich skupień (plam) zawiesiny cząstek⁴ (np. glonów), jakie stale powstają i zanikają w toni wodnej penetrowanej przez plankton, jak też na szybkie wychodzenie z wszelkiej krytycznej sytuacji pokarmowej. A sytuacja taka, według badań Lamperta i Schober (1980) nie jest wcale wyjątkowa — występuje regularnie zarówno w okresach niskich temperatur jak i na początku lata, gdy fitoplankton jest nadmiernie przełowiony przez zooplankton (tzw. clear water phase). Wtedy koncentracja dostępnego pokarmu (cząstki $< 30 \mu\text{m}$) spada poniżej $0,2 \text{ mg C org.} \cdot \text{l}^{-1}$ i ustaje produkcja jaj, przynajmniej u wioślarek. Z kolei z punktu widzenia przeżycia glonów małe tempo ich odławiania przez filtratory w sytuacjach, gdy występują w małych koncentracjach zapobiega odłowieniu ich „do zera” z toni wodnej i pozwala, jak to zauważają Porter, Gerritsen i Orcutt (1982) na ucieczkę lub rozmnożenie się in situ. Sprawdzenie powyższych modeli było przedmiotem wielu badań, m.in. wykonanych przez Porter, Gerritsena i Orcutta (1982). Hodowali oni rozwielitki w bardzo szerokim zakresie koncentracji komórek (z rodzaju *Chlamydomonas* od 0 do $10^6 \text{ kom.} \cdot \text{ml}^{-1}$), obserwując sposób poruszania się i behawior pokarmowy oraz mierząc filtrację, konsumpcję, asymilację i respirację osobników. Stwierdzili realizowanie się modelu II Hollinga, tzn. asymptotycznego wzrostu konsumpcji w miarę wzrostu koncentracji pokarmu, aż do określonej wartości granicznej przy koncentracji ok. $10^4 \text{ kom.} \cdot \text{ml}^{-1}$. Nie stwierdzili zaznaczonej wartości progowej w zakresie niskich koncentracji, która by informowała o szczególnej aktywizacji pobierania pokarmu w miarę wzrostu koncentracji pokarmu. Autorzy ci konkludują, że rozwielitki nie mają zatem umiejętności orientowania się i wykorzystywania skupień cząstek pokarmowych i że to dotyczy wszystkich typowych filtratorów, których charakteryzuje ciągły proces poruszania się z jednoczesnym odławianiem cząstek pokarmowych. Do podobnego wniosku doszli również Muck i Lampert (1980) stosując szczególnie niskie koncentracje pokarmu (do $1 \mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$). Nie stwierdzili oni, aby zwierzęta przestały filtrować w tych tak niskich koncentracjach i to nie tylko wioślarki, ale i widłonogi (*Eudiaptomus*).

⁴ Szerzej omówione w cz. III niniejszego cyklu artykułów (Hillbricht-Ilkowska w druku).

Autorzy ci ustosunkowali się również do badań zooplanktonologów morskich, którzy stwierdzili progową reakcję zgodną z teorią OFS u widłonogów morskich. Otóż przypuszczają oni, że tego typu behavior jest ewolucyjnym przystosowaniem do często występujących okresów bardzo niskiej koncentracji pokarmu (silne rozrzedzenie cząstek pokarmowych), która to sytuacja cechuje bardziej środowisko morskie niż żyźniejsze ogólnie wody śródlądowe.

Badania Porter, Gerritsena i Orcutta (1982) przynoszą natomiast inne ciekawe wyniki o zachowaniu się filtratorów w warunkach, gdy tempo konsumpcji jest stałe, a koncentracja pokarmu nadal rośnie. Nadmiar napędzanego pokarmu jest aktywnie odrzucany z komory filtracyjnej przez odpowiednie ruchy odnóży, a tempo tego procesu (tzw. rejection rate) jest wysokie i stałe, stąd wymaga dużych nakładów energetycznych. Tym należy tłumaczyć obserwowany często w typowych eksperymentach bioenergetycznych spadek asymilacji u zwierząt trzymany w wysokich koncentracjach pokarmu. Oznacza to, że nie istnieje tzw. nadmierne odżywianie się (excess feeding, izbytočne pitanie), które przypisuje się filtratorom. Do tego również skłaniają się autorzy radzieccy (Suščenija, Alimov i Monakov 1982) twierdząc, że istnienie takiego zjawiska przeczy regułom strategii ewolucyjnej.

Typ reakcji konsumpcji filtratora na wzrost koncentracji pokarmu stwierdzony przez Porter, Gerritsena i Orcutta (1982) dla rozwielitek nie wydaje się stosować do wszystkich filtratorów. Na przykład u widłonogów i u wrotków można przypuścić, że ze wzrostem koncentracji pokarmu naturalnego następuje zmiana sposobu jego pobierania, np. przestawienie się z filtracyjnego na aktywne chwytanie (o czym była wyżej mowa). W rezultacie występuje zmiana „progowa” typowa dla modelu III Hollinga. Taka zmiana „progowa” związana ze wzrostem zagęszczenia ofiary jest bardziej typowa dla drapieżników; obserwował ją Williamson (1983a) u drapieżnych *Copepoda* odżywiających się wrotkami. Przy wzrastającej liczbie ofiar od wartości bardzo niskich następuje gwałtowny wzrost aktywności żerowania, a następnie jego spadek i stabilizacja.

Powyższe badania reakcji konsumentów planktonowych na wzrost koncentracji pokarmu były z reguły oparte na obserwacjach laboratoryjnych z jednolitym pokarmem. Badania reakcji konsumentów na kombinacje różnych pokarmów podawanych w różnych zagęszczeniach bezwzględnych i rozmaitych proporcjach, czyli w takich, które realnie mogą występować w środowisku, prowadzą do dalszych weryfikacji powyższych modeli.

Często używa się podwójnego znakowania izotopami np. glonów — ^{14}C lub ^{32}P , zaś bakterii — ^3H (Hadas i in. 1982). Stosuje się często pojęcie pokarmu alternatywnego (zastępczego w stosunku do zasadnicze-

go), często mniej cennego energetycznie, ale niekiedy dominującego w środowisku.

Interesujące wyniki w tym zakresie przynoszą znakomite badania *Downinga* (1981). W specjalnych naczyniach o poj. 6 l umieszczonych w jeziorze, zawierających roślinę ze znakowanym ^{32}P peryfitonem i zawieszoną znakowanych ^3H drożdży, badał on konsumpcję u osobników trzech gatunków wioślarek litoralnych. Stosował różne zagęszczenie i proporcje obu rodzajów pokarmu oraz kontrolował zagęszczenie i wielkość eksperymentalnych zwierząt. Zależność konsumpcji od zmian jednego rodzaju pokarmu względem drugiego (tzw. foraging response) ocenił dla różnych gatunków i grup wielkościowych osobników stosując skomplikowaną procedurę statystyczną. Stwierdził, że obecność i zagęszczenie (względne i bezwzględne) pokarmu alternatywnego może zmienić wybiórczość pokarmową, spowodować zmianę w behawiorze pokarmowym i ogólnie zmienić (często w sposób nie dający się przewidzieć) typ zależności „konsumpcja—pokarm” np. opisanych wyżej modeli *Hollinga*. W obecności pokarmu alternatywnego może nastąpić zwiększenie intensywności odżywiania się zwierzęcia, odpowiadające danej koncentracji pokarmu, jak i zmniejszenie w stosunku do przewidzianej przez model.

Ogólnie można powiedzieć, że współczesne poszukiwania nad zależnościami „konsument—pokarm” idą w kierunku znalezienia na tej drodze wyjaśnienia przeżywalności i ogólnie „radzenia sobie” zwierząt w zmienionym środowisku. Szczególnie ważna wydaje się umiejętność szybkiego reagowania na wszelkie przejściowe zmiany sytuacji pokarmowej w środowisku. Poza badaniami wyżej opisanymi poszukuje się tutaj tzw. chemicznych sygnałów. Na przykład *Poulet* i *Quellet* (1982) stwierdzili, że szybko namnażające się glony wydzielają aminokwasy, których obecność odbierana jest chemosensorycznie przez widłonogi reagujące gromadzeniem się dookoła takiego skupienia glonów. *J. C. Andrews* (1983) twierdzi, że wokół komórki glonu następuje koncentrowanie się produktów wydzielania dostatecznie silne, aby powodować reakcję behawioralną widłonoga, gdy taka aktywna przestrzeń znajdzie się w zasięgu strumienia wody napędzanej przez zwierzę.

W celu uzupełnienia tego typu badań eksperymentalnych ważne jest dysponowanie techniką pozwalającą *in situ* określić stopień najedzenia się poszczególnych osobników jako miarę „sukcesu pokarmowego”. *Tessier* i *Goulden* (1982) proponują łatwy i, jak twierdzą, wysoce czuły wskaźnik stopnia najedzenia się osobnika — liczbę, wielkość i kolor kropli tłuszczu gromadzonych w ciele i ovarium wioślarek (tzw. lipid index). Zróznicowanie tego wskaźnika jest znaczne zarówno pomiędzy osobnikami, jak i pomiędzy populacjami z odrębnych jezior czy też fazami rozwoju danej populacji.

Do światowych ciekawostek współczesnych badań trofoekologicznych należą badania nad przeżywalnością glonów w przewodzie pokarmowym

filtratorów. O tym, że niektóre gatunki glonów przeżywają (np. dzięki żelatynowej osłonie) było już wiadomo, jak też że są one dokarmiane związkami mineralnymi znajdującymi się w przewodzie pokarmowym (Porter 1976). Natomiast Epp i Lewis (1981) udowodnili, że mogą one nawet syntetyzować w tym środowisku.

Post scriptum. Po oddaniu do Redakcji powyższego artykułu w ręce autorki dostała się przypadkowo publikacja jeszcze nieosiągalna na rynku, a stanowiąca drugie wydanie podręcznika metod oceny produktywności wtórnej w wodach słodkich (Downing i Rigler 1984). Jak wiadomo, pierwsze ukazało się w 1971 r. (Edmondson i Winberg 1971). Jest to niezbity dowód żywotności problematyki produkcyjnej. Nowo wydany podręcznik właściwie nie jest drugim wydaniem podręcznika z 1971 r., ale nowym, nowoczesnym ujęciem metodologii, metod i techniki wiążących się z produktywnością wtórną ekosystemów słodkowodnych. Powstał z inicjatywy i na podstawie koncepcji nieżyjącego od 1980 r. znakomitego limnologa kanadyjskiego Franka H. Riglera. Opracowany jest przez niewielki zespół autorski (w przeciwieństwie do starego wydania) z reguły młodych uczonych wychowanych ideologicznie przez MPB, natomiast nie uczestniczących organizacyjnie i metodologicznie w tworzeniu podstaw badań produktywności w okresie dekady MPB. Wartość tego podręcznika — oprócz jego większej zawartości koncepcyjnej w porównaniu do wydania pierwszego — polega na syntetycznym przedstawieniu postępu technicznego w eksperymentowaniu oraz wiedzy i osiągnięć badawczych w zakresie bioenergetyki i produkcji konsumentów, jaka nastąpiła po 1971 r., czyli po ukazaniu się pierwszego wydania. 70% z listy 1300 pozycji literatury, na jakiej się ten podręcznik opiera, pochodzi właśnie z tego okresu. Kolejność i treść rozdziałów odpowiada kolejności procesu badawczego: od metodyki poboru i opracowywania prób ilościowych, analizy danych z odpowiednią statystyką poprzez wybór i opis metody oceny produkcji i biomasy, a skończywszy na technice badań odżywiania, tempa filtracji, asymilacji i oddychania. Pewną słabością podręcznika jest to, że ogranicza się on praktycznie do zooplanktonu. Inne grupy konsumentów, jak bentos wód stojących i wód płynących, jak też wylatujące imagines owadów wodnych (aquatic insect emergence) doczekały się jedynie rozdziałów omawiających metody ilościowego zbioru i opracowywania prób. Nowo wydany podręcznik metod produktywności wtórnej wód słodkich zdobi znamienne motto — zdanie wyjęte z dzieła K. R. Poppera („Logika odkrycia naukowego”) — o tym, że nieustanne i nieustępliwe oraz krytyczne poszukiwanie prawdy tworzy prawdziwego uczonego, nie zaś jego świadomość posiadania „niezbitej prawdy”. Trzeba przyznać, że jest to motto znakomite jak na drugie wydanie podręcznika metodycznego, opracowanego przez zupełnie nowych autorów!

Piśmiennictwo

- Alimov A. F. 1983 — Energy flow in populations and communities of aquatic animals — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68: 1—12.
- Andrews J. C. 1983 — Deformation of the active space in the low Reynolds number feeding current of calanoid copepods — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 40: 1293—1302.
- Andrews T. E. 1983 — The estimation of secondary production in a natural population of *Daphnia hyalina* (Leydig) using alternative methods of computation — *Hydrobiologia*, 107: 3—18.

- Bajčorov W. M. 1982 — Ekologičeskie značenie vozrastnogo izmenenija plodovitosti rakoobraznych — Ž. obšč. Biol. 43: 42—50.
- Banše K., Moshar S. 1980 — Adult body mass animal production/biomass relationship of field populations — Ecol. Monogr. 50: 355—379.
- Beaver J., Crisman T. L. 1982 — The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes — Limnol. Oceanogr. 27: 246—253.
- Borgman U. 1982 — Particle-size conversion efficiency and total animal production in pelagic ecosystems — Can. J. Fish. aquat. Sci. 39: 668—674.
- Cajander V. R. 1983 — Production of planktonic *Rotatoria* in Ormajarvi, an eutrophicated lake in southern Finland — Hydrobiologia, 104: 329—333.
- Chlebovič T. N. 1982 — Sravnitel'naja ocenka metodov opredelenija produkcii planktonnyh infuzorii na primere ozera Naroč — Hidrobiol. Ž. 18: 23—26.
- Chmeleva N. V., Golubev S. T. 1978 — Skorost' generativnogo i eksuvialnogo rosta kak funkcija vesa rakoobraznych — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 240: 1497—1499.
- Colijn F., Gieskes W. W. C., Zevenboom W. 1983 — The measurement of primary production: problems and recommendations — Hydrobiol. Bull. 17: 29—51.
- DeMott W. 1982 — Feeding selectivity and relative ingestion rate of *Daphnia* and *Bosmina* — Limnol. Oceanogr. 27: 518—527.
- Devol A. H., Packard T. T. 1978 — Seasonal changes in respiratory enzyme activity and production in Lake Washington microzooplankton — Limnol. Oceanogr. 23: 104—111.
- Dobben W. H., Lowe-McConnell D. W. (Red.) 1975 — Unifying concepts in ecology — W. Junk, Wageningen, ss. 302.
- Downing J. A. 1981 — In situ foraging responses of three species of littoral cladocerans — Ecol. Monogr. 51: 85—103.
- Downing J. A., Rigler F. H. (Red.) 1984 — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters — IBP Handbook 17, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, ss. 501.
- Edmondson W. T., Winberg G. G. (Red.) 1971 — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters — IBP Handbook no. 17, Blackwell, Oxford, ss. 313.
- Epp R. W., Lewis W. M. 1981 — Photosynthesis in copepods — Science, N. Y., 214: 1349—1350.
- Falkowski P. G., Owens T. G. 1982 — A technique for estimating phytoplankton division rates by using a DNA — binding fluorescent dye — Limnol. Oceanogr. 27: 776—782.
- Fenchel T., Finlay B. J. 1983 — Respiration rates in heterotrophic free-living *Protozoa* — Microbiol. Ecol. 9: 99—122.
- Furnas M. J. 1982 — An evaluation of two diffusion culture techniques for estimation phytoplankton growth rates in situ — Mar. Biol. 70: 63—72.
- Galkovskaja G. A., Suščenija L. M. 1978 — Rost vodnyh životnyh pri peremennyh temperaturach — Nauka i Technika, Minsk, ss. 141.
- Geller W., Müller H. 1981 — Scanning electron microscopic studies on the filtration apparatus of *Cladocera*: distance between setulae and their implications on food selectivity — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 1555—1556.
- Gerritsen J., Porter K. G. 1982 — The role of surface chemistry in filter feeding by zooplankton — Science, N. Y., 216: 1225—1227.
- Gilbert J. J., Bogdan K. G. 1981 — Selectivity of *Polyarthra* and *Keratella* for flagellate and aflagellate forms — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 1515—1521.
- Gliwicz Z. M., Siedlar E. 1980 — Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia* — Arch. Hydrobiol. 88: 155—177.

- Gras R., Saint-Jean L. 1981a — Duree du development juvenile de quelques copepodes planctoniques du lac Tchad — Rev. Hydrobiol. trop. 14: 39—51.
- Gras R., Saint-Jean L. 1981b — Croissance en poids de quelques copepodes planctoniques du lac Tchad — Rev. Hydrobiol. trop. 14: 135—147.
- Gras R., Saint-Jean L. 1983 — Production du zooplancton du lac Thad — Rev. Hydrobiol. trop. 16: 57—78.
- Gutelmacher B. L., Petrova N. A. 1982a — Production of individual species of algae and its role in the production of phytoplankton in Ladoga Lake — Int. Revue ges. Hydrobiol. 67: 613—624.
- Gutelmacher B. L., Petrova N. A. 1982b — Phosphorus and carbon assimilation rates of the individual species of algae in Ladoga Lake — Int. Revue ges. Hydrobiol. 67: 837—844.
- Hadas O., Cavari B. Z., Kott Y., Bachrach U. 1982 — Preferential feeding behaviour of *Daphnia magna* — Hydrobiologia, 89: 49—52.
- Hall D. J., Threlkeld S. T., Burns C. W., Crowley P. U. 1976 — The size-efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities — Ann. Rev. Ecol. 7: 177—208.
- Hama T., Miy T., Ogawa Y., Iwakuma T., Takahashi M., Otsuki A. 1983 — Measurement of photosynthetic production of a marine phytoplankton population using a stable ^{13}C isotope — Mar. Biol. 73: 31—36.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1984 — Współczesne kierunki badawcze w ekologii wód słodkich. I. Zmienność antropogenna oraz procesy wewnątrzsystemowe — Wiad. ekol. 30: 331—357.
- Hillbricht-Ilkowska A. w druku — Współczesne kierunki badawcze w ekologii wód słodkich. III. Heterogenność środowiska, czynniki biotyczne a strategia życia organizmów — Wiad. ekol. 31.
- Humphreys W. F. 1979 — Production and respiration in animal populations — J. anim. Ecol. 48: 427—453.
- Ivleva I. V. 1980 — The dependence of crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature — Int. Revue ges. Hydrobiol. 65: 1—47.
- Kajak Z., Hillbricht-Ilkowska A. (Red.) 1972 — Productivity problems of freshwaters — PWN, Warszawa, Kraków, ss. 918.
- Krjučkova N. M., Rybak V. K. 1980 — K voprosu o vzaimootnošeniju fito i zooplanktona (W: Trofičeskie svjazi presnovodnych bezpozvonočnych. Red. G. G. Winberg) — Nauka, Moskva, Leningrad, 19—28.
- Lampert W. 1981 — Toxicity of the blue green *Microcystis aeruginosa*: effective defence mechanism against grazing pressure by *Daphnia* — Verh. int. Verein. Limnol. 21: 1436—1440.
- Lampert W., Schober U. 1980 — The importance of "threshold" food concentrations (W: Evolution and ecology of zooplankton communities. Red. C. Kerfoot) — University Press, New England, 264—267.
- Lavigne D. M. 1982 — Similarity in energy budgets of animal populations — J. anim. Ecol. 51: 195—206.
- Le Cren E. D., Lowe-McConnell R. H. (Red.) 1980 — The functioning of freshwater ecosystems — IBP Handbook No. 22, Cambridge University Press, ss. 588.
- McDuff R. E., Chilholm S. W. 1982 — The calculations of in situ growth rates of phytoplankton populations from fraction of cells undergoing mitoses: a clarification — Limnol. Oceanogr. 27: 783—788.
- Muck P., Lampert W. 1980 — Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentrations: poor evidence for "threshold feeding" and "optimal foraging" in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis* — J. Plank. Res. 2: 367—379.

- 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.
- Porter K. G. 1976 — Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton — *Science, N. Y.* 192: 1332—1334.
- Porter K. G., Feig Y. S., Vetter E. F. 1983 — Morphology, flow regimes and filtering rates of *Daphnia*, *Ceriodaphnia* and *Bosmina* fed natural bacteria — *Oecologia (Berl.)* 58: 156—163.
- Porter K. G., Gerritsen J., Orcutt J. 1982 — The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behaviour, ingestion, assimilation and respiration of *Daphnia* — *Limnol. Oceanogr.* 27: 935—949.
- Poulet S. A., Quillet G. 1982 — The role of amino-acids in the chemosensory warning and feeding of marine copepods — *J. Plankton Res.* 4.
- Price H. J., Paffenhöfer G. A. 1983 — Modes of cell capture in calanoid copepods — *Limnol. Oceanogr.* 28: 116—123.
- Proceedings of the First International Congress of Ecology. The Hague, the Netherlands, Sept. 8—14, 1974 — PUDOC, Wageningen, ss. 414.
- Pyke G. H., Pulliam H. R., Charnov F. L. 1977 — Optimal foraging: a selective review of theory and tests — *Rev. Biol.* 52: 137—154.
- Ricker W. E. (Ed.) 1968 — Methods for assessment of fish production in freshwaters — IBP Handbook No. 3, Blackwell, Oxford, ss. 340.
- Robinson R., Peters H., Zimmermann J. 1983 — The effects of body size and temperature on metabolic rate of organisms — *Can. J. Zool.* 61: 281—288.
- Romanovsky Y. E., Polishchuk L. V. 1982 — A theoretical approach to calculation of secondary production at the population level — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 67: 341—359.
- Sarvala J. 1979 — Effect of temperature on the duration of egg, nauplius and copepodite development of some freshwater copepods — *Freshwat. Biol.* 9: 515—534.
- Schramm M. D., Schmitz E. H. 1983 — Correlation of total organic carbon and dry weight data as indices of freshwater zooplankton biomass — *Hydrobiologia*, 106: 283—294.
- Semenčenko V. P., Eremova N. G., Semenjuk G. A. 1983 — Temperaturnaja tolerantnost planktonnyh rakoobraznyh ozera Dristvjaty, buduščego vo doema-ochladitela AES — *Dokl. Akad. Nauk belorussk. SSR*, 27: 1135—1138.
- Starkweather P. L. 1983 — Daily pattern of feeding behaviour in *Daphnia* and related microcrustacea, implications for cladoceran autecology and the zooplankton community — *Hydrobiologia*, 100: 203—221.
- Suščenija L. M., Alimov A. L., Monakov A. V. 1982 — Aktualnye problemy vodnyh životnyh — *Gidrobiol. Ž.* 18: 63—73.
- Suškina E. A., Vinogradov M. F., Viktorov S. V. 1984 — Ocenka per- vičnoj produkcii i heterotrofnoj destrukcii w epipelagiali okeana — *Okeanologija*, 24: 130—139.
- Tessier A. J., Goulden C. E. 1982 — Estimating food limitation in cladoceran populations — *Limnol. Oceanogr.* 27: 707—717.
- Tillman U., Lampert W. 1984 — Competitive ability of differently sized *Daphnia* species: an experimental test — *J. fresh. wat. Ecol.* 2: 311—323.
- Toth L. G. 1980 — The use of dialyzing sacks in estimation of production of bacterioplankton and phytoplankton — *Arch. Hydrobiol.* 89: 474—482.
- Tremplay M. J., Roff J. C. 1983 — Production estimation for Scotian shelf copepods based on mass specific P/B ratios — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 40: 749—753.

- Trubeckaja J. I. 1981 — Vlijanie koncentracii pišči na racjon *Daphnia pulex* pri dlitelnoj akklimacii v konstantich temperaturach — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 25: 277—280.
- Williamson C. E. 1980 — The predatory behaviour of *Mesocyclops edax*: predator preferences, prey defences, and starvation-induced changes — Limnol. Oceanogr. 25: 903—909.
- Williamson C. E. 1983a — Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey — J. Plankton Res. 5: 701—711.
- Williamson C. E. 1983b — Invertebrate predation on planktonic rotifers — Hydrobiologia, 104: 385—396.
- Winberg G. G. (Red.) 1979 — Obščye osnovy izučeniya vodnyh ekosistem — Nauka, Moskva, Leningrad, ss. 279.
- Winberg G. G. (Red.) 1981 — Osnovy izučeniya presnovodnyh ekosistem — Nauka, Moskva, Leningrad, ss. 170.
- Winberg G. G. 1983 — Temperaturnyj koefficient Van-Hoffa i uravnenie Arrheniusa v biologii — Z. obšč. Biol. 46: 31—42.

Summary

Briefly discussed are some aims and notions integrating ecological research within the International Biological Programme (1964—1974) covering the studies on productivity and bioenergetics of ecosystems and species. The achievements of Polish hydrobiology were also great at the time. The publication being a synthesis of world investigations (including Polish ones) on productivity of freshwater ecosystems published in 1980, i.e. some five years after compiling the material (Le Cren and Lowe-McConnell 1980), is discussed. Presented are some results of comparing the productivity of geographically different lakes which are analysed in this publication. Some correlations regarding this material are criticized. But descriptive data on the production range for freshwaters and the efficiency of their producers seem to be of more permanent value.

Some contemporary productivity research trends are mentioned, which are much less common than in the decade of International Biological Programme. As regards primary production more commonly used are techniques allowing to estimate the photosynthetic activity of various size groups and species of algae, the rate of cell division and population growth. In the interpretation of results, physiological knowledge on the photosynthetic response and algal growth under varying light and food conditions and predation by consumers is being widely used. Although for secondary production there are no new estimations of total values in different ecosystems there is a tendency to verify the functional relations used formerly for such estimations, e.g., relations between P (production), R (respiration) or P/B coefficient and the individual weight or population biomass. Similarities are looked for or differences of this relation are analysed for various populations, taxonomic and metabolic groups of animal world. On the basis of these relations suggested are new, simpler, relatively uniform methods for estimation of production in situ. Also verified are the functional dependences on temperature (e.g. of growth and respiration) and distinguishing between the acute response and that after acclimation, and the effect of constant temperature as related to the varying one.

Contemporary trophoecological studies tend to analyse thoroughly and estimate quantitatively particular stages of feeding behaviour, searching, ingestion and assimilation of food both by predators and planktonic filter feeders. The majority of

investigations show that the feeding success of a filtrating individual or species does not depend directly on its size, but rather on its elasticity in foraging food (joint action of passive filtering with active seizing of particles or their rejection in the food suspension) under the current food situation. According to a number of investigations the selectivity of a filtrator is not due to purely physical selectivity and settling of particles on the filtrating apparatus, but may be actively controlled by the animal itself.

Different models of functional relations between the varying food concentration, rate of particles removing and consumption have been verified. In these models the threshold situations are looked for as they would indicate the fast grazing activation under conditions of rapid changes in food concentration. Such reactions can explain the survival of animals under food conditions varying in space and in time, e.g., exploitation of algal agglomerations. This activation is promoted by chemical signals — reaction of consumer to chemical conditioning of water space surrounding the cell or agglomerations of algae.

Investigations of this kind are frequently inspired by the so-called notion of optimal foraging strategy and are also indispensable to explain the survival strategy of various zooplankters, their population dynamics etc.