

Ewa Pieczyńska

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Banacha 2
02-097 Warszawa

**Oddziaływania
roślinożernych bezkręgowców
na makrofity zanurzone**

The influences
of herbivorous invertebrates
on submerged macrophytes

1. Wstęp

Liczne bezkręgowce zasiedlają makrofity w zbiornikach wodnych i wykorzystują je jako miejsce bytowania, żerowania i/lub rozrodu. Wszystkie, choć w różny sposób, oddziałują na zasiedlane rośliny. Żerujące na makrofitach zwierzęta, w odróżnieniu od konsumentów fitoplanktonu, najczęściej nie zabijają roślin, a tylko je uszkodzają. Uszkodzona roślina może kontynuować wzrost z różną intensywnością w zależności od rodzaju i skali uszkodzeń. Zwierzęta mogą też stymulować wzrost makrofitów, m.in. przez usuwanie z ich powierzchni peryfitonu ograniczającego dostęp światła i soli mineralnych oraz przez użyźnianie środowiska (wydalanie mineralnych form azotu i fosforu).

Badania nad złożonymi relacjami roślina–roślinożerca odnoszą się w większości do organizmów lądowych. Z badań środowisk lądowych wywodzi się też większość uogólnień dotyczących natury współżycia roślin i zwierząt oraz ewolucji układu roślina–roślinożerca.

Piśmiennictwo dotyczące roślinożerności w środowiskach wodnych jest znacznie uboższe, a jego analiza wskazuje, że żaden rodzaj oddziaływań zwierząt na makrofity nie jest dostatecznie zbadany. Nawet w kwestiach tak podstawowych, jak stopień wykorzystania makrofitów jako pokarmu zwierząt wodnych, wciąż nie ma jednoznacznych opinii.

W tym artykule przedstawione będą oddziaływania zwierząt bezkręgowych na rośliny zanurzone, powodujące zarówno eliminację i uszkodzenia roślin w zbiorniku, jak też stymulujące wzrost roślin. Omówione też będą reakcje roślin minimalizujące straty, które może powodować roślinożerca.

2. Żerowanie bezkręgowców na makrofitach

Przez wiele lat uważano, że żywe makrofity są rzadko wykorzystywane jako pokarm zwierząt wodnych, które odżywiają się głównie porastającym je peryfitonem i rozkładającymi się roślinami (Hutchinson 1975). Pogląd ten, z którego wynika nieistotna rola zwierząt w redukcji biomasy makrofitów, utrwalił

się w piśmiennictwie na długo i znajduje swój wyraz również w aktualnych opracowaniach. W ostatnich kilkunastu latach coraz częściej wykazywano, że chociaż liczba roślinożerców wśród wodnych bezkręgowców jest ograniczona, to skala roślinożerności na makrofitach może być znaczna (Carpenter i Lodge 1986, Lodge 1991, Newman 1991, Kornijów 1994, Lodge i in. 1998).

Jako konsumentów makrofitów wśród bezkręgowców wymienia się najczęściej owady (larwy *Lepidoptera*, niektóre larwy *Trichoptera* i *Chironomidae*, larwy i postacie dorosłe *Coleoptera*), *Crustacea* (głównie raki) oraz *Gastropoda*. Tylko dla części z nich makrofity są pokarmem podstawowym, dla wielu udział makrofitów nie przekracza kilku do kilkunastu procent spożywanego pokarmu. Newman (1991) stwierdza, że na makrofitach w większości żerują wyspecjalizowane oligofagi, głównie przedstawiciele pierwotnie lądowych grup owadów (*primarily terrestrial = secondary invaders* w znaczeniu podawanym przez Hynesa 1984) spośród *Lepidoptera*, *Coleoptera* i *Diptera*, do których należą też szkodniki roślin lądowych. Roślinożerce z grup pierwotnie wodnych (*primary invaders*) to najczęściej generaliści wykorzystujący jako pokarm – poza makrofitami – również glony i detrytus. Dalsze prace doświadczalne potwierdzają te prawidłowości. Na przykład Cronin i in. (1998) porównywali preferencje pokarmowe kilku grup owadów powszechnie występujących na *Nymphaeaceae* w czterech małych jeziorach w USA i stwierdzili, że owady z grup pierwotnie lądowych (*Hyporhygma quadripunctatum*, *Bagous americanus*, *Donacia cincticornis* i *Galerucella nymphaeae*) mają węższą dietę (są specjalistami żerującymi na grzybieniovatych) w porównaniu z pierwotnie wodnymi (wg wyżej podanej klasyfikacji) chruścikami (*Limnephilus infernalis*), które żerowały też na innych gatunkach makrofitów i glonach.

Generalnie liczba grup owadów roślinożernych jest mniejsza w środowiskach wodnych niż lądowych. Newman (1991) podaje, że tylko 20% taksonów owadów wodnych żeruje na żywych makrofitach, a w środowiskach lądowych aż 45% to owady roślinożerne. Autor ten wskazuje, że przyczynami tych różnic mogły być czynniki historyczne związane z różnicami czasu pojawienia się w wodach owadów i makrofitów. Owady pierwotnie wodne występowały w wodach zanim pojawiły się tam rośliny okrytonasienne i żywiły się innym, dostępnym wtedy pokarmem. Wtórnie wodne owady, wśród których jest więcej roślinożerców, pojawiły się w wodach w czasie, gdy były już w nich liczne makrofity.

Kilku autorów podjęło próbę porównania eliminacji przez roślinożerce makrofitów i innych roślin w środowiskach lądowych i wodnych. Cyr i Pace (1993) na podstawie piśmiennictwa określili przeciętne wartości redukowanej przez roślinożerce produkcji roślin na 79% u glonów (planktonowych i peryfitonowych), 30% u makrofitów oraz 18% u roślin lądowych. Lodge i in.

(1998) porównali redukcję biomasy roślin naczyniowych i nienaczyniowych (z wyłączeniem fitoplanktonu) w środowiskach lądowych, morskich i słodkowodnych. Dla środowisk morskich wartości były najwyższe – wynosiły średnio ok. 70%, podczas gdy dla roślin naczyniowych w środowiskach lądowych i słodkowodnych były podobne – ok. 30%. Dane te należy traktować jako orientacyjne, ponieważ jak podkreślają to Lodge i in. (1998), trudno było uzyskać materiały porównywalne (rzadko w różnych zbiornikach badano te same grupy zwierząt, stosowano różne metody badań), stąd po koniecznych eliminacjach, liczba danych do uogólnień była stosunkowo niewielka. Porównując różne grupy zwierząt Lodge i in. (1998) wskazali, że wysokie wartości redukcji biomasy makrofitów słodkowodnych powodowane są głównie przez duże roślinożerce – ryby i ptaki, a wśród bezkręgowców – przez raki. Zazwyczaj mniejsze jest znaczenie owadów. Zróżnicowanie danych jest ogromne. Te same grupy zwierząt w różnych środowiskach redukują biomasę roślin nieznacznie lub prawie całkowicie. Intensywne żerowanie zwierząt, które preferują określone gatunki makrofitów, może prowadzić do zmiany struktury gatunkowej roślin. U bezkręgowców stwierdzano to np. w przypadku żerowania raków (Lodge i Lorman 1978) i larw motyli (Gross i in. 2001).

Nie ma jednoznacznych opinii na temat wpływu ślimaków na makrofity. Sheldon (1987) wskazywała na zależności między zagęszczeniem ślimaków a strukturą gatunkową makrofitów zanurzonych w kilku jeziorach amerykańskich. Praca ta jednak spotkała się z krytyką i polemizujący z autorką Brönmark (1990) uważa (z czym częściowo zgodziła się autorka – Sheldon 1990), że obserwowane przekształcenia makrofitów mogły być powodowane żerowaniem innych bezkręgowców. Lodge i in. (1998) nie wykazali w swoich zestawieniach ślimaków wśród zwierząt redukujących biomasę makrofitów (nie uwzględnili wyników badań Sheldon ze względu na wyżej wymienione wątpliwości). Liczne dane wskazują jednak na to, że makrofity znajdują się w składzie pokarmu ślimaków (Piechocki 1979, Hutchinson 1993). Wśród gatunków intensywnie odżywiających się makrofitami wymienia się błotniarkę stawową *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis*, która wprawdzie często żeruje na glonach nitkowatych i rozkładających się makrofitach, ale zjada też żywe makrofity (Lammens i van der Velde 1978, Kołodziejczyk i Martynuska 1980, Bijok 1984, Kołodziejczyk 1984, Janek 2001). W litoralu większości jezior (zwłaszcza dużych) redukcja biomasy przez tego ślimaka nie jest jednak znacząca, gdyż w tych środowiskach błotniarka nie występuje w dużych ilościach. Może mieć istotne znaczenie w małych zbiornikach oraz na płyciznach przybrzeżnych dużych jezior. Na przykład na płyciznach przybrzeżnych jeziora Roś na niektórych stanowiskach zagęszczenie *Lymnaea (L.) stagnalis* osiągało 70 osobników na 1 m². Biorąc pod uwagę określoną w laboratorium wielkość konsumpcji tego ślimaka oceniono, że w tych środowiskach ślimaki zasiedlające

1 m² powierzchni litoralu mogą konsumować dziennie ok. 10 g świeżej masy roślin przy przeciętnej biomacie makrofitów wynoszącej w okresie letnim ok. 600 g świeżej masy na 1 m² (Pieczyńska mat. niepubl.).

Kornijów (1996) wykazał, że gdy bezkręgowce naroślinne występują w dużych zagęszczeniach, mogą powodować znaczną redukcję biomasy makrofitów, nawet wtedy, gdy w ich pokarmie udział makrofitów jest mały. Tym też wyjaśnia Kornijów (1994) pozorną sprzeczność wynikającą z badań Soszki (1975), który stwierdził, że tylko niewielka część bezkręgowców zasiedlających makrofity zanurzone w Jeziorze Mikołajskim zawierała w swoim pokarmie (analizowano przewody pokarmowe) żywe rośliny, a równocześnie notował liczne wyżerki na tych roślinach powodowane przez bezkręgowce.

W żyznych zbiornikach masowo rozwijają się litoralne glony nitkowate tworzące duże skupiska pływające, leżące na dnie lub oplątujące makrofity (Phillips i in. 1978, Pieczyńska i in. 1988, Sand-Jensen i Borum 1991, Ozimek 1992). Glony te są zasiedlane przez liczne bezkręgowce (Kornijów i in. 1990, Pieczyńska i in. 1999), które mogą na nich intensywnie żerować (Kornijów i in. 1990). Janek (2001) w doświadczeniach laboratoryjnych wykazał, że *Lymnaea (L.) stagnalis*, żerując na glonach (*Rhizoclonium* sp.) i makrofitach (*Elodea canadensis*), nie wykazuje stałych preferencji w stosunku do żadnej z tych roślin. Kornijów i in. (1995) porównali żerowanie trzech gatunków bezkręgowców (*Lymnaea peregra*, *Asellus meridianus* i *Endochironomus albipennis*) na żywych i rozkładających się glonach nitkowatych z rodzaju *Mougeotia* oraz moczarce (*Elodea nuttallii*). Autorzy wykazali, że rozkładające się rośliny (zarówno glony jak i makrofity) były konsumowane w większych ilościach niż żywe, ale konsumpcja żywych makrofitów i żywych glonów była podobna (u *Asellus meridianus* – większa makrofitów). Wydajność asymilacji przy odżywianiu się żywymi makrofitami była nawet większa niż przy odżywianiu się glonami, a niewiele różniła się, gdy pokarmem były martwe rośliny.

Obecnie nie budzi już wątpliwości, że makrofity mogą być cennym pokarmem zwierząt wodnych, a poziom roślinożerności na makrofitach może być znaczny. Dane te nie podważają utrwalonej opinii o dużym znaczeniu peryfitonu jako pokarmu bezkręgowców. Dla wielu zwierząt, zwłaszcza małych, peryfiton jest pokarmem podstawowym, a te, które żerują na makrofitach, „automatycznie” wraz z makrofitami pobierają porastający je peryfiton.

3. Uszkodzenie roślin przez żerujące zwierzęta

Żerujące na makrofitach zwierzęta niszczą znaczną część masy roślinnej. Niektórzy autorzy podają, że nawet więcej niż konsumują (Lodge 1991). Pozostałe po żerowaniu uszkodzone rośliny zasilają pulę detrytusu w zbiorniku

(np. małe szczątki liści), ale też (większe fragmenty roślin) mogą kontynuować wzrost. Bijok (1984) i Kołodziejczyk (1984) badając odżywianie się ślimaków oraz Głowacka (1976) badając żerowanie larw motyli wykazali, że ilość makrofitów niszczonej w czasie żerowania w stosunku do ilości skonsumowanej jest bardzo zmienna, a czasem znacznie ją przewyższa.

Wprawdzie dane o uszkodzeniach makrofitów słodkowodnych przez bezkręgowce są stosunkowo nieliczne, ale wskazują, że roślinożerce mogą powodować bardzo różnorodne, niekiedy znaczne uszkodzenia. Notowano straty i uszkodzenia liści – najczęściej wyżerki na roślinach o dużych liściach (grzybieniowate, niektóre rdestnice) i kanały tworzone przez minujące zwierzęta. Cronin i in. (1998) wykazali, że różne gatunki owadów powodują odmienne, charakterystyczne dla siebie rodzaje uszkodzeń na liściach *Nuphar variegata* i *Nymphaea odorata*. Były to otwory w górnej części liści, nieregularne kanały o różnej głębokości i odcięte brzeżne fragmenty liści. Różną wielkość i rodzaje uszkodzeń liści *Potamogeton amplifolius* opisała też Sheldon (1987).

Niekiedy stwierdzano bardzo specyficzne uszkodzenia, które nawet przy niewielkiej intensywności żerowania mogą prowadzić do eliminacji roślin ze środowiska. Newman i in. (1996) badali skutki żerowania *Euhrychopsis lecontei* (*Curculionidae*) na *Myriophyllum spicatum*. Stwierdzili, że wprawdzie ilość zjedzonych przez te zwierzęta roślin nie jest duża, ale niszczenie przez larwy struktur przewodzących w łodygach powoduje łamanie się roślin i zaburzenia w transporcie produktów fotosyntezy. Autorzy stwierdzili zmniejszenie ilości węglowodanów w uszkodzonej roślinie i sugerują, że ograniczenie transportu materiałów zapasowych do części podziemnych jesienią ogranicza możliwość zimowania i wzrostu młodych roślin wiosną, co może prowadzić w ciągu kilku lat do wyeliminowania tego gatunku w zbiorniku. Johnson i in. (1998) stwierdzili, że larwa motyla *Acentria ephemerella* może ograniczać wzrost i rozprzestrzenianie się *Myriophyllum spicatum* w jeziorze Cayuga. Zwierzę to nie zjada dużej ilości masy roślinnej, ale żywi się głównie stożkami wzrostu, których u innych roślin w tym zbiorniku przeważnie nie uszkadza.

Ilościowe dane o uszkodzeniach makrofitów w środowisku naturalnym nie są liczne i dotyczą w znacznej części ocen ubytków powierzchni liści powodowanych żerowaniem (Soszka 1975, Wallace i O'Hop 1985, Sheldon 1987, Kouki 1991, Jacobsen i Sand-Jensen 1992, 1994, Cronin i in. 1998). Jacobsen i Sand-Jensen (1992) badając 16 gatunków makrofitów z 10 środowisk (jeziora i strumienie) w Danii stwierdzili bardzo duże różnice w uszkodzeniach liści, zarówno między różnymi gatunkami w tych samych środowiskach, jak i w obrębie poszczególnych gatunków roślin w różnych środowiskach. Rdestnice (badano 8 gatunków z rodzaju *Potamogeton*)

były intensywniej uszkodzane (w okresie letnim średnio 4,2% strat powierzchni liści, 20,5% u *Potamogeton zizii*). U innych gatunków straty powierzchni liści wynosiły średnio 0,8%. Przy porównaniach uszkodzeń roślin o liściach różnej wielkości należy jednak zachować dużą ostrożność – małe i rozczłonkowane liście mogą być bowiem zjadane w całości.

Duże różnice w uszkodzeniach makrofitów zanurzonych stwierdził też Soszka (1975) w Jeziorze Mikołajskim. Udział uszkodzonych liści, jak też uszkodzona powierzchnia roślin wzrastały w ciągu sezonu wegetacyjnego. Jesienią uszkodzenia rdestnic *Potamogeton lucens* i *P. perfoliatus* wynosiły średnio 50% powierzchni liści (na niektórych stanowiskach nawet do 90%), podczas gdy u *Elodea canadensis* wartości te nie przekraczały 10%. Pieczyńska (mat. niepubl.) 30 lat później (w sierpniu 2001 roku) stwierdziła podobny rodzaj i skalę uszkodzeń liści *Potamogeton lucens* do rejestrowanych w tych samych środowiskach przez Soszkę (1975). Wskazuje to na utrzymującą się przez wiele lat znaczną i podobną presję roślinożerców, która nie prowadzi do eliminacji roślin wykorzystywanych jako pokarm. W Jeziorze Mikołajskim stwierdzono wprawdzie duże zmiany w występowaniu makrofitów, ale łączone są one z eutrofizacją zbiornika (Kowalczewski i Ozimek 1993).

Znaczne uszkodzenia roślin mogą też powodować zwierzęta minujące. Urban (1975) stwierdziła, że średnie ubytki tkanek łodyg spowodowane minowaniem bezkręgowców w Jeziorze Mikołajskim były największe u *Potamogeton perfoliatus*, mniejsze u *P. lucens* oraz bardzo małe u *Elodea canadensis* i *Myriophyllum spicatum*.

Wielkość uszkodzeń makrofitów jest często podstawą oceny intensywności żerowania zwierząt na tych roślinach. Kornijów (1996) na podstawie danych własnych i kilku innych autorów ocenił częstość występowania różnej wielkości ubytków (masy lub powierzchni) makrofitów zanurzonych spowodowanych żerowaniem. Najczęściej notowane ubytki nie przekraczały 10–20%, ale rejestrowano też wartości powyżej 60%.

Trzeba sobie zdawać sprawę z tego, że uszkodzenia roślin obserwowane w warunkach naturalnych jedynie orientacyjnie informują o skutkach działania roślinożercy. Rejestrujemy bowiem kumulację strat, które powstały w bliżej nie określonym czasie, dłuższym u roślin starszych niż młodych (Cebrian i Duarte 1998). Musimy też pamiętać, że rejestrowane zmiany biomasy roślin są wynikiem równoczesnego ubywania biomasy na skutek żerowania oraz jej zwiększania wskutek wzrostu uszkodzonych roślin. Wiele uszkodzeń (wyżerki czy nakłucia) powstałych podczas żerowania może być znacznie powiększanych na skutek działania mikroorganizmów (Wallace i O'Hop 1985, Kouki 1991, Cronin i in. 1998). Roślinożerca uszkodzając makrofity inicjuje proces ich rozkładu, ostatecznie powodowany przez mikroorganizmy. Uszkodzenia roślin powodowane przez roślinożerce mogą być też powiększane w wyniku działania

falowania (oderwanie nadwątłonych nasad liści). Sheldon (1987) oceniła takie straty u *Potamogeton amplifolius* w jeziorze Christmas (USA) na zbliżone do powodowanych przez samo żerowanie.

Dane z piśmiennictwa dotyczą zazwyczaj jakiegoś jednego rodzaju uszkodzeń makrofitów (najczęściej są to wyżerki na liściach) powodowanych przez roślinożercę żerującego na określonym gatunku rośliny. Pieczyńska (mat. niepubl.) w doświadczeniu laboratoryjnym wykazała, że ślimak *Lymnaea (L.) stagnalis* żerujący na *Elodea canadensis* równocześnie powoduje bardzo różne rodzaje uszkodzeń. W eksperymentach, w których ślimaki konsumowały 25–50% biomasy podawanej moczarki, ponad 90% pozostałych po żerowaniu roślin miało wyraźne ślady uszkodzeń, a ponad 70% więcej niż jeden rodzaj uszkodzeń. Najczęściej notowano fragmentację roślin (85% przypadków), a rośliny były podzielone na 2–10 fragmentów. Straty części liści i stożków wzrostu lub ich uszkodzenia notowano, odpowiednio, w 58 i 38% przypadków, uszkodzenia łodyg (inne niż wynikające z fragmentacji – najczęściej płytkie wyżerki lub otarcia powierzchni) stwierdzano najrzadziej, bo w 17% przypadków. Fragmentacja roślin, która w tym doświadczeniu była najczęstszym rodzajem uszkodzeń, jest rzadko rejestrowana ilościowo w warunkach naturalnych. Jeżeli nawet fragmenty roślin są znajduwane, to często nie wiemy, czy powstały one w wyniku żerowania roślinożercy, czy też są wynikiem działania czynników fizycznych, np. falowania.

4. Co ogranicza żerowanie bezkręgowców na makrofitach?

Od dawna wskazywano, że wykorzystanie żywych makrofitów jako pokarmu roślinożerców może być ograniczone ich niską wartością odżywczą; uważano, że rośliny te zawierają mało białek. Kolejne badania podważały jednak tę argumentację. Na przykład Lodge (1991) zestawiając różne dane z piśmiennictwa wskazał, że zawartość azotu niewiele różni się u glonów i makrofitów. W niektórych roślinach lądowych, na przykład w liściach drzew i krzewów, na których żerują liczne zwierzęta, jest nawet niższa.

Rośliny posiadają wiele cech strukturalnych, które ograniczają możliwości żerowania zwierząt, czyniąc je odpornymi na zgryzanie lub trudno jadalnymi (wielkość, grubość liści, duża zawartość celulozy, ligniny i krzemionki). Duża zawartość celulozy u wielu roślin istotnie może być przeszkodą w żerowaniu zwierząt, ale nie wszystkich. Wiadomo bowiem, że wiele z nich ma w przewodach pokarmowych symbionty (pierwotniaki, grzyby, bakterie) ułatwiające trawienie celulozy. Niektóre zwierzęta wytwarzają własne enzymy trawiące celulozę. Aktywną celulazę stwierdzano u wielu bezkręgowców (owadów, mięczaków i skorupiaków) (Calow i Calow 1975, Monk 1976). Wreszcie, liczne gatunki przystosowały się do wykorzystywania jako pokarmu

produktów asymilacji pobieranych bezpośrednio z systemów przewodzących roślin lub wysysania treści komórek (np. nicienie).

Ostatnio dość powszechnie akceptowany jest pogląd, że poziom roślinożerności może być w znacznym stopniu ograniczany poprzez chemiczną obronę roślin. Znane są liczne substancje toksyczne i odstrasżające produkowane przez rośliny, jak też systemy detoksykacji, które wytworzyły zwierzęta (Harborne 1997). Wśród substancji obronnych wymieniane są związki fenolowe (np. garbniki), alkaloidy (np. nikotyna, kofeina), terpenoidy (np. olejek miętowy), glikozydy (np. glikozydy cyjanogenne).

Nie ma jednolitych poglądów na temat sposobów powstawania substancji obronnych. Mogą to być metabolity wtórne (produkty uboczne metabolizmu roślin), część z nich może być produkowana przez rośliny jako specyficzne przystosowania do obrony przed roślinożercami. Wytwarzanie substancji obronnych jest kosztowne metabolicznie, a sposobem obniżenia tych kosztów jest ich wytwarzanie nie cały czas i nie w całej roślinie, ale wtedy i w tych miejscach, gdzie są one potrzebne. U roślin, podobnie jak u zwierząt, dobrze znana jest obrona indukowana przez atak konsumenta. Tworzą się nowe lub zwiększa się synteza i/lub uwalnianie istniejących substancji obronnych jako reakcja na żerowanie roślinożercy (Harborne 1997, Tollrian i Harvell 1999). Ostatnio coraz częściej sugeruje się, że obrona indukowana przez roślinożercę ma większe znaczenie niż obrona konstytutywna i rozwija się szczególnie wtedy, gdy ryzyko żerowania roślinożercy jest względnie niskie i inicjalne uszkodzenia są małe (Tollrian i Harvell 1999).

Ogromna większość omówionych wyżej badań dotyczy roślin lądowych. Badania organizmów wodnych, które są źródłem wielu informacji o obronie zwierząt przed drapieżnikami (Kalinowska i Pijanowska 1987, Pijanowska 1999, Tollrian i Harvell 1999), dostarczają niewiele danych o obronie roślin przed ich konsumentami. Trzeba jednak podkreślić, że pogląd o istnieniu takiej obrony u słodkowodnych makrofitów jest dość powszechnie akceptowany (Lodge 1991, Newman 1991, Kornijów 1994, Jeppesen i in. 1998, Wetzel 2001).

Obecność substancji obronnych wykazano u kilkunastu gatunków makrofitów (Su i in. 1973, Ostrofsky i Zettler 1986), ale konkretne dowody oddziaływań tych substancji na zwierzęta są nieliczne. O chemicznej obronie makrofitów przed roślinożercą wnioskowano zazwyczaj pośrednio na podstawie prac doświadczalnych, w których porównywano intensywność żerowania na roślinach nie uszkodzonych i uszkodzonych przez zwierzęta (lub eksperymentatora).

Jeffries (1990) wykazał, że zjadanie przez larwy *Triaenodes bicolor* (*Trichoptera*) uszkodzonych liści rdestnic *Potamogeton coloratus* było mniejsze niż liści nie uszkodzonych. Autor nie analizował składu chemicznego roślin i

uwalnianych z nich substancji i jak sam stwierdza, na podstawie tych doświadczeń nie można jednoznacznie określić, jaka była natura obrony roślin przed skonsumowaniem przez chruściki. Bolser i Hay (1998) badali żerowanie chrząszczy *Galerucella nymphaeae* (*Chrysomelidae*) i raków *Procambarus clarkii* na liściach *Nuphar luteum macrophyllum* w różnym stopniu uszkodzonych w wyniku żerowania chrząszczy. Badane zwierzęta różniły się reakcją na uszkodzenia roślin. Specjaliści (chrząszcze) nie wykazywali preferencji w stosunku do żadnego z rodzajów liści, odmiennie – generaliści (raki) konsumowali wyraźnie mniej roślin znacznie uszkodzonych. Autorzy sugerują, że unikanie znacznie uszkodzonych roślin przez raki może wynikać z indukowanej obrony chemicznej. Suren i Lake (1989) badali żerowanie trzech gatunków bezkręgowców (przedstawiciele strumieniowych *Trichoptera* i *Gastropoda*) na liściach *Ottelia ovalifolia* i *Triglochin procera*. Stwierdzili, że nie tylko rozkładające się, ale też świeże rośliny umieszczane przed eksperymentem w gotującej się wodzie (na 30 s) były intensywniej konsumowane niż świeże nie przetworzone. Wynika to zdaniem autorów ze straty lub inaktywacji substancji odstraszających.

Za najlepiej udokumentowane dane o obronie chemicznej makrofitów uważa się wyniki badań nad systemem obronnym rukwi wodnej *Nasturtium officinale*. U rośliny tej zidentyfikowano substancje obronne: system glukozynolany–myrozynaza prowadzący po uszkodzeniu roślin do uwalniania izotiocyjanianów (Newman i in. 1992, Kerfoot i in. 1998). W obszernych badaniach laboratoryjnych Kerfoot i in. (1998) wykazali, że ślimaki (*Physella gyrina*) konsumują obumierające liście *Nasturtium*, a unikają zgniecionych zielonych liści tej rośliny (a więc tych, z których uwalniane są substancje obronne), mimo że mają one wysoką koncentrację azotu, a więc dużą wartość odżywczą. Newman i in. (1992) zastosowali inaktywację substancji obronnych *Nasturtium* przez podgrzewanie świeżych roślin do ok. 70°C i stwierdzili, że badane zwierzęta (przedstawiciele *Amphipoda*, *Gastropoda* i *Trichoptera*), które unikały żywych roślin, wybierały tak spreparowane rośliny, przy czym stopień preferencji poszczególnych gatunków różnił się znacznie.

Różnorodność sposobów obrony może tłumaczyć odmienne preferencje różnych zwierząt w stosunku do tego samego pokarmu roślinnego. Już sama budowa roślin (morfologia, struktura tkanek) może eliminować część potencjalnych konsumentów – zwierząt o aparatach gębowych nie pozwalających na zgryzanie roślin o dużych i twardych liściach. Jeżeli nawet struktura tkanek nie eliminuje możliwości żerowania, to kolejnymi czynnikami ograniczającymi może być obecność substancji odstraszających, a następnie wartość odżywcza roślin (Lodge i in. 1998). Cronin (1998) badając żerowanie *Procambarus clarkii* (*Decapoda*) wykazał doświadczalnie, że żadna pojedyncza właściwość roślin nie decyduje o preferencjach pokarmowych badanego raka.

Gdy autor podawał rakom całe świeże rośliny (dziewięć gatunków), to preferowane były rośliny o rozgałęzionej i nitkowatej strukturze. Preferencje zmieniały się, gdy podawano rakom rośliny sproszkowane umieszczane w podłożu żelowym, a więc o ujednoliconej strukturze i postaci, dalsze zmiany preferencji notowano, gdy do odpowiednio spreparowanego pokarmu dodawano ekstrakty z badanych roślin. Preferencje były też warunkowane wartością odżywczą roślin. Raki unikały roślin o odstraszających właściwościach strukturalnych lub chemicznych, a spośród pozostałych preferowały te, które zawierały duże ilości azotu.

Specyfika roślin wodnych sprawia, że dla zrozumienia mechanizmów ich obrony przed roślinożercami trudno jest wykorzystać wyniki licznych badań nad roślinami lądowymi. W większym stopniu mogą być przydatne dynamicznie rozwijające się badania roślin morskich, zwłaszcza dużych glonów zbliżonych pokrojem do słodkowodnych makrofitów zanurzonych. Z glonów morskich wyizolowano ok. 600 różnych metabolitów wtórnych, z których znaczna część to substancje obronne, odstraszające roślinożerce (Hay i Fenical 1988).

Hay i in. (1994) analizowali doświadczalnie obronę przed roślinożercami u glonów morskich *Rhipocephalus phoenix*, *Udotea cyathiformis* i *Halimeda goreauii*. Wykazali istnienie u tych roślin obrony chemicznej (wytwarzanie wtórnych metabolitów) oraz obrony chemiczno-strukturalnej, którą może zapewniać duża ilość węgla wapnia, osiągająca u badanych roślin do kilkudziesięciu procent suchej masy. Dodanie do pokarmu (w postaci chętnie jadanych glonów) wtórnych metabolitów izolowanych z testowanych roślin oraz węgla wapnia ograniczało żerowanie zwierząt (ryby, obunogi, jeżowce) i w niektórych przypadkach ich łączne zastosowanie wykazywało efekt synergiczny. Hay i in. (1994) stwierdzają, że pobrany węgiel wapnia zwiększa pH pokarmu (a u wielu roślinożerców trawienie odbywa się w środowisku kwaśnym), może niekorzystnie wpływać na aktywność enzymów trawiennych, może zwiększać skutki działania wtórnych metabolitów będących substancjami obronnymi, jeżeli są one wrażliwe na pH, i wreszcie małe kryształki węgla wapnia mogą ocierać ścianki jelita i je uszkadzać.

Interesujące są też te badania, które pokazują kolejność wykorzystywania przez rośliny różnych systemów obrony przed roślinożercą. I tak np. Hay i Fenical (1988) podają, że duże morskie zielenice *Halimeda* spp. przyrastają głównie w nocy, gdy ich konsumenci (ryby) nie są aktywni. Równocześnie stwierdzili, że młode przyrosty mające dużą wartość odżywczą zawierają wysokie koncentracje substancji obronnych. Po około dwóch dobach od rozpoczęcia wzrostu zwiększa się zawartość węgla wapnia, co sprawia, że rośliny stają się mniej dostępne dla konsumentów i poziom obrony chemicznej obniża się.

Odnosząc się do makrofitów słodkowodnych należy zwrócić uwagę na możliwości ograniczenia żerowania roślinożerców pod wpływem obecności w roślinach węglanu wapnia. Inkrustacja wapienna powszechnie występuje u roślin zanurzonych (złoża inkrustacji stanowią niekiedy znaczny procent biomasy roślin) (Hutchinson 1975), lecz jej wpływ na wykorzystanie makrofitów jako pokarmu zwierząt praktycznie nie jest znany.

5. Wzrost uszkodzonych roślin

Roślinożerce najczęściej eliminują tylko część masy makrofitów, w środowisku równocześnie występują więc rośliny, które w ogóle nie znajdowały się pod presją konsumenta i takie, które w wyniku żerowania zostały przez konsumenta uszkodzone. W zależności od skali uszkodzeń, tolerancji roślin na uszkodzenia i warunków środowiskowych uszkodzone rośliny mogą kontynuować wzrost lub obumierają. Ze stosunkowo licznych badań roślin lądowych wynika, że niektóre oddziaływania roślinożerców mogą prowadzić do stymulacji wzrostu roślin – rośliny kompensują straty powodowane żerowaniem (Owen 1980, McNaughton 1983, Belsky 1986). Termin: wzrost kompensacyjny określa pozytywną reakcję rośliny na uszkodzenia i jest często używany jako synonimiczny z terminem tolerancja (kompensacja wyraża stopień tolerancji na żerowanie roślinożercy) (Strauss i Agrawal 1999). Kompensacją określa się w piśmiennictwie szeroki zakres reakcji roślin – od tylko częściowego zastępowania uszkodzonych tkanek do produkcji przekraczającej produkcję nie uszkodzonych roślin. Według Belsky'ego (1986) kompensacja w ścisłym znaczeniu ma miejsce wtedy, gdy na końcu obserwacji czy eksperymentu masa roślin znajdujących się pod wpływem roślinożercy (z uwzględnieniem ciężaru usuniętych tkanek) jest równa masie roślin kontrolnych (nie uszkodzonych). Jeżeli masa uszkodzonych roślin jest większa, mamy do czynienia z nadkompensacją, a jeżeli mniejsza – z częściową kompensacją.

Choć istnieją w piśmiennictwie dość liczne doniesienia o kompensacyjnym wzroście roślin lądowych, to nadkompensacja została udowodniona w stosunkowo nielicznych przypadkach. Wskazywano na braki w dokumentacji materiału eksperymentalnego lub na brak potwierdzenia pewnych wyników w dalszych badaniach (Belsky 1986, Verkaar 1986). Brown i Allen (1989) oraz Mitchell i Wass (1996) zwracają uwagę, że ze względu na odmienną dynamikę wzrostu roślin, na których żerują zwierzęta i roślin kontrolnych, stosując różny czas doświadczenia można w różny sposób ocenić poziom kompensacji. Duże znaczenie przy tej ocenie ma też stadium rozwojowe roślin oraz to, czy wzrost roślin jest zależny od zagęszczenia. Mitchell i Wass (1996) wskazali, że jeżeli w danym środowisku produktywność roślin jest

limitowana przez zagęszczenie, to po usunięciu części biomasy przez roślinożercę wzrost tych roślin może być intensywniejszy niż kontrolnych nie dlatego, że jest on stymulowany w wyniku żerowania, ale dlatego że przestał działać czynnik nadmiernego zagęszczenia, które u roślin kontrolnych wciąż ograniczało produktywność.

Na podstawie badań roślin lądowych wyróżniono zewnętrzne i wewnętrzne mechanizmy tolerancji (kompensacji) i równocześnie zwrócono uwagę na ich duże zróżnicowanie u różnych roślin (McNaughton 1983, Strauss i Agrawal 1999). Zewnętrzne mechanizmy obejmują modyfikację warunków środowiskowych (żywność, dostęp światła i wody) prowadzącą do stymulacji wzrostu roślin pozostałych po żerowaniu. Wewnętrzne mechanizmy tolerancji to zmiany w fizjologii i rozwoju roślin, m. in. zwiększona intensywność fotosyntezy po uszkodzeniu, tworzenie pędów odrostowych, zdolność do szybszego transportu substancji zapasowych zgromadzonych w korzeniach do uszkodzonych pędów nadziemnych, zwiększenie produkcji nasion i ich zdolności do kiełkowania.

Wiele z tych mechanizmów tolerancji, ważnych u roślin lądowych, w ogóle nie dotyczy roślin wodnych (np. łatwiejsze przetrwanie suszy po defoliacji spowodowanej żerowaniem, ze względu na ograniczenie transpiracji). Inne mogą mieć u roślin wodnych ograniczone znaczenie. Na przykład uruchamianie substancji zapasowych z części podziemnych nie ma znaczenia dla tych zanurzonych roślin wodnych, które często występują w formie pływających pędów lub wytwarzają bardzo ograniczone systemy korzeniowe. To samo dotyczy produkcji nasion i ich zdolności do kiełkowania, gdyż znaczna część tych roślin rozmnaża się głównie, a niektóre wyłącznie wegetatywnie (np. *Elodea canadensis*, u której w Polsce występują jedynie rośliny żeńskie).

Wprawdzie dane o losach uszkodzonych roślin wodnych są bardzo nieliczne, to jednak powszechnie uznaje się, że wiele z nich (przedstawiciele rodzajów *Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, *Utricularia*, *Potamogeton*) może zasiedlać nowe środowiska poprzez rozprzestrzenianie się fragmentów, dających początek zdolnym do życia roślinom (Hutchinson 1975).

Kilku autorów porównało strategie przeżywania różnych gatunków makrofitów uszkodzanych przez zwierzęta lub inne czynniki, takie jak ścinanie lub falowanie, które niekiedy mogą prowadzić do uszkodzeń podobnych do powodowanych przez roślinożercę (np. fragmentacja). Barrat-Segretain i in. (1998, 1999) oraz Barrat-Segretain i Bornette (2000) określali eksperymentalnie wzrost różnych fragmentów roślin występujących w środowiskach rzecznych, w których rośliny są często uszkodzane na skutek fali powodziowej. Z pobranych w terenie roślin autorzy wyodrębniali części nadziemne i podziemne, fragmenty pędów i pąki, a następnie analizowali ich wzrost (określany jako możliwości regeneracyjne) i ukorzenianie się

(możliwości kolonizacyjne). Badając fragmenty 16 gatunków roślin, stwierdzili, że część roślin charakteryzowała się podobnymi (niskimi lub wysokimi) możliwościami ukorzeniania się i regeneracji. Inne różniły się taktyką przeżywania po uszkodzeniu. Część z nich wykazywała niski potencjał regeneracyjny a wysoki kolonizacyjny, część odwrotnie – wysoki regeneracyjny a niski kolonizacyjny. Intensywność zakorzeniania się i wzrostu fragmentów były zależne od środowiska, z którego pochodziły rośliny oraz od pory roku, w której je zbierano, co wiązało się z różnym stopniem narażenia roślin na uszkodzenia w warunkach naturalnych. Odmienne reakcje różnych gatunków roślin na uszkodzenia wynikają też z badań Abernethy'ego i in. (1996), którzy wykazali, że *Elodea canadensis* jest mniej wrażliwa na ścinanie niż *Myriophyllum spicatum* (mniejsza redukcja długości i biomasy u ciętych roślin).

Fragmenty uszkodzonych roślin mogą być transportowane, na skutek ruchu wody, do różnych miejsc w litoralu (na różne głębokości, w miejsca zarośnięte i nie zarośnięte). Tak więc losy tych fragmentów, niezależnie od tego gdzie powstało uszkodzenie, mogą się realizować w różnych warunkach środowiskowych. Mielecki (2001) stwierdził, że eksperymentalnie fragmentowana *Elodea canadensis* może wzrastać w szerokim spektrum żyzności środowiska oraz w szerokim zakresie warunków świetlnych. Jedynie bardzo silna redukcja oświetlenia ograniczała wzrost uszkodzonej moczarki. W korzystnych warunkach środowiskowych fragmentowane rośliny przyrastały intensywniej niż kontrolne. Ozimek i Strzałek (w przygotowaniu do druku) wykazały odmienny wzrost pływających i zakorzenionych fragmentów moczarki. Te drugie rosły intensywniej, gdy były eksponowane pojedynczo. Nawet w niezbyt dużym zagęszczeniu oba rodzaje pędów wprawdzie wytwarzały boczne odgałęzienia, ale ich wzrost był ograniczony i nie różnił się znacząco.

Pieczyńska (w przygotowaniu do druku) analizowała reakcję *Elodea canadensis* na uszkodzenia powodowane przez ślimaka *Lymnaea (L.) stagnalis* i stwierdziła, że straty biomasy roślin powodowane przez tego ślimaka mogą być w znacznym stopniu kompensowane. W doświadczeniu trwającym 35 dni uszkodzona moczarka (po 24-godzinnym żerowaniu ślimaków) przyrastała na długość przez cały czas, podobnie jak kontrolna (nie uszkodzona); u obu typów roślin kolejno pojawiały się i wzrastały nowe boczne pędy. Wzrost biomasy, początkowo intensywny, po 10 dniach ekspozycji został wyraźnie zahamowany u roślin uszkodzonych. W tym okresie obserwowano bowiem początki obumierania i rozkładu uszkodzonych liści i dolnych fragmentów łodyg. Wzrastające nowe pędy, wiotkie i lekkie, nie rekompensowały w pełni strat biomasy powodowanych obumieraniem. Duże zdolności regeneracyjne uszkodzonych roślin wykazała też Pieczyńska (mat. niepubl.) w eksperymencie terenowym, w którym eksponowała w basenach eksperymentalnych, w workach z siatki nylonowej, fragmenty pędów *Ceratophyllum demersum* i *Elodea*

canadensis (w innym doświadczeniu również *Myriophyllum spicatum*). Wprawdzie po długim czasie ekspozycji (70–100 dni) wszystkie umieszczone na początku fragmenty obumarły, to jednak wytworzone przez nie nowe pędy boczne z sukcesem kontynuowały wzrost. Na podstawie tych badań daje się wyróżnić kilka etapów wzrostu uszkodzonych roślin. Początkowo obserwuje się przyrosty biomasy i długości roślin, pojawiają się nowe pędy boczne. Później rośliny wprawdzie nadal wzrastają, wciąż pojawiają się zawiązki nowych pędów, ale równocześnie rozpoczyna się obumieranie, zwłaszcza dolnych (a więc najstarszych) części pędów oraz uszkodzonych liści. Po kilkudziesięciu dniach znaczna część roślin, które rozpoczęły wzrost po uszkodzeniu, obumiera, a w środowisku pozostają nowe oddzielone od nich pędy, które kontynuują wzrost i mogą się rozprzestrzeniać. Najbardziej ograniczone możliwości rozwoju mają małe dolne fragmenty roślin – tylko część z nich wytwarza przed obumarciem nowe zdolne do życia pędy.

Dla losów uszkodzonych roślin (zwłaszcza makrofitów zanurzonych, które mogą żyć w postaci pływających pędów i rozmnażać się wegetatywnie) nie wydaje się więc najistotniejsze to, jaką osiągną biomasę po określonym czasie w stosunku do biomasy roślin kontrolnych (co jest najczęściej stosowanym kryterium oceny wzrostu kompensacyjnego), ale to, czy fragmenty tych roślin powstałe w wyniku działania roślinożercy „zdążą” wyprodukować przed obumarciem nowe boczne pędy, zdolne do życia po oddzieleniu się od rośliny macierzystej.

W środowiskach wodnych, podobnie jak w lądowych, może istnieć wiele mechanizmów stymulowania wzrostu pod wpływem oddziaływań roślinożercy. Wśród specyficznych oddziaływań zwierząt, które mogą stymulować wzrost makrofitów zanurzonych i które były badane choć w niewielkim zakresie, wymienić można: 1) użyźnianie środowiska i 2) usuwanie peryfitonu z powierzchni roślin.

6. Jak zwierzę może stymulować wzrost roślin – specyfika środowiska wodnego

6.1. Użyźnianie środowiska przez zwierzęta

Wzbogacanie środowiska w fosfor i azot na skutek ich uwalniania z żywych zwierząt jest już dobrze poznane dla środowisk pelagicznych. Są liczne dane wskazujące na znaczny udział zooplanktonu w tym procesie (Wetzel 2001). Znacznie mniej wiadomo o roli bezkręgowców zasiedlających inne strefy zbiorników wodnych. Nieliczne dane o wydalaniu fosforu i/lub azotu przez niektórych przedstawicieli skąposzczetów, mszywiołów, mięczaków, skorupiaków dennych i owadów wskazują na zmienną, ale niekiedy znaczną intensywność tego procesu (Nalepa i in. 1983, Sørensen i in. 1986,

Lauritsen i Mozley 1989, Underwood 1991, Pinowska 1994, James i in. 1997, Janek 2001, Rybak 2002). Bezpośrednie porównanie tych badań nie zawsze jest możliwe ze względu na różne metody i różny sposób prezentowania danych stosowany przez poszczególnych autorów. Na podstawie zestawienia materiałów, które mogły być porównane bezpośrednio lub po przeliczeniu, można ocenić, że średnie wartości wydalania fosforu fosforanowego przez wymienione bezkręgowce zawierają się w granicach od kilku do kilkudziesięciu μg na 1g świeżej masy ciała zwierzęcia w ciągu doby i są nieco większe w przypadku azotu amonowego.

Użyźnianie środowiska przez zwierzęta wynika nie tylko z przyżyciowego wydalania, ale też z uwalniania pierwiastków biofilnych z fekaliów i z martwych rozkładających się zwierząt (Lodge 1991). Rybak (2002) w doświadczeniach laboratoryjnych stwierdził, że żywe ślimaki *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis*, *Lymnaea (Radix) auricularia* i *Planorbarius corneus* wydają do środowiska w ciągu doby w przeliczeniu na jednego osobnika od < 1 do $70 \mu\text{g P-P}_0_4$ i od < 2 do $> 200 \mu\text{g N-NH}_4$. Ilość uwalnianych pierwiastków jest w dużym stopniu zależna od wielkości osobnika. Uwalnianie fosforu ze świeżo wyprodukowanych fekaliów było większe niż z żywych ślimaków (w przeliczeniu na jednostkę ciężaru), ale mała masa produkowanych fekaliów w stosunku do ciężaru osobnika sprawia, że wzbogacanie środowiska tą drogą nie jest tak istotne. Bardzo szybko zachodzi uwalnianie fosforu i azotu z rozkładających się ślimaków. Po pierwszej dobie rozkładu ilość uwalnianego fosforu była kilkanaście, a azotu kilka razy większa niż wydalanie przez żywego ślimaka. Autor zwraca uwagę, że nie tylko odmienna jest intensywność, ale też dynamika tych procesów. W odróżnieniu od uwalniania biopierwiastków z żywych ślimaków i z fekaliów, które zachodzi przez całe życie zwierzęcia [u *Lymnaea (L.) stagnalis* nawet do 5 lat], uwalnianie pierwiastków z martwych zwierząt jest procesem krótkotrwałym, zważywszy że całkowity rozkład ciała ślimaków zachodzi w ciągu kilkunastu dni.

Oceny znaczenia wzbogacania środowiska w fosfor i azot dla organizmów roślinnych dotyczą przede wszystkim układów pelagicznych. Wprawdzie w literaturze podkreślano, że użyźnianie środowiska przez roślinożercę może stymulować wzrost makrofitów (Carpenter i Lodge 1986, Brönmark i Vermaat 1998), to danych bezpośrednio dokumentujących ten proces jest niewiele. Underwood (1991) wykazał w doświadczeniach laboratoryjnych, że obecność żerujących na peryfitonie ślimaków (*Planorbis planorbis*) zwiększyła koncentrację fosforu i azotu oraz stymulowała wzrost *Ceratophyllum demersum*. Wyodrębnienie samego efektu użyźniania było możliwe poprzez odizolowanie ślimaków od roślin przegrodą, uniemożliwiającą im żerowanie, lecz nie utrudniającą wymiany wody. Stosując podobny zabieg doświadczalny, Janek (2001) wykazał użyźnianie środowiska przez ślimaka *Lymnaea (L.) stagnalis*.

Porównując reakcję *Elodea canadensis* i glonów nitkowatych *Rhizoclonium* sp. na obecność ślimaków, istotny wzrost biomasy pod wpływem użyźniania notował jedynie u glonów. Pieczyńska i Rybak (mat. niepubl.) w doświadczeniach laboratoryjnych wykazali, że obecność ślimaków (użyto małych osobników *Bithynia tentaculata* i *Planorbis planorbis*, które nie żerowały na makrofitach i nie uszkadzały roślin) stale utrzymuje zwiększoną żyzność środowiska i reakcją na to jest intensywniejszy niż w kontroli (brak zwierząt) wzrost *Ceratophyllum demersum* i *Elodea canadensis*.

Nie ulega wątpliwości, że roślinożerca użyźnia środowisko bytowania roślin i może stymulować ich wzrost, zwłaszcza w środowiskach mało żyznych. Pamiętać jednak należy, że w procesie użyźniania biorą udział wszystkie zwierzęta, a więc również drapieżce i detrytusożerce często związane z makrofitami jako miejscem bytowania. Znaczenie roślinożerców w tym przypadku nie jest więc specyficzne, jest składową oddziaływań wszystkich zwierząt. Zwierzęta uwalniają wprawdzie fosfor i azot w formie możliwej do bezpośredniego wykorzystania przez rośliny, ale na skutek ruchu wody są one szybko rozprowadzane w środowisku i mogą być wykorzystane w innym miejscu i przez innych producentów, a nie tylko przez makrofity, na których żerował roślinożerca.

6.2. Znaczenie peryfitonu w relacjach makrofity–roślinożerce

Tak jak wszystkie podłoża stałe zanurzone w wodzie, makrofity porośnięte są peryfitonem, który tworzy zgrupowanie organizmów roślinnych i zwierzęcych przytwierdzonych do podłoża oraz organizmów wolno poruszających się, żyjących wśród osiadłych. Wiele zwierząt zasiedlających rośliny zanurzone żeruje na porastającym je peryfitonie, a usuwając peryfiton z powierzchni roślin pośrednio wpływa na makrofity.

Mimo licznych badań znaczenie peryfitonu dla makrofitów będących ich podłożem wciąż nie jest jednoznacznie określone. Wiadomo, że peryfiton zacienia makrofity i jak wykazał Sand-Jensen (1990), może to powodować znaczną redukcję głębokości ich występowania. Losee i Wetzel (1983) podkreślają selektywną redukcję światła przez peryfiton, wynikającą z istnienia różnych barwników zawartych w jego komponentach. Poza glonami peryfitonowymi z makrofitami związane są glony nitkowate tworzące pływające maty lub oplątujące makrofity. Phillips i in. (1978) wskazują, że zacienianie przez obie te grupy glonów może być przyczyną ustępowania makrofitów z żyznych jezior. Peryfiton stanowi też pewną barierę utrudniającą pobieranie przez rośliny zanurzone soli mineralnych z wody. Z drugiej jednak strony wykazywano, że makrofity mogą pobierać substancje odżywcze bezpośrednio z peryfitonu, gdzie są one uwalniane w procesach mineralizacji (Wetzel 1983).

Analiza zależności w obrębie kompleksu makrofity–peryfiton–roślinożerce stała się podstawą sformułowania hipotez o mutualistycznym charakterze związków między tymi organizmami (Hutchinson 1975, Thomas 1990, Underwood i in. 1992). Wymieniane są następujące korzyści wzajemne jakie odnoszą organizmy wchodzące w skład tego kompleksu: Roślinożerce pozytywnie oddziałują na makrofity, usuwając z ich powierzchni peryfiton, którego nadmierna ilość, jak już wspomniano, ogranicza dostęp światła i substancji odżywczych z wody. Usuwają też bakterie, które niszczą powierzchnię makrofitów, prowadząc do nekroz i przyspieszając obumieranie tkanek (Rogers i Breen 1983). Makrofity stymulują rozwój peryfitonu, dostarczając podłoże do zasiedlenia i substancje odżywcze (wydalane do środowiska). Makrofity pozytywnie oddziałują też na roślinożerce, zwiększając koncentrację tlenu w wodzie, będąc dla zwierząt miejscem bytowania, podłożem do składania jaj i miejscem schronienia przed drapieżcami. Zdaniem części autorów peryfiton chroni makrofity, „odciągając” od nich roślinożerce. Carpenter i Lodge (1986) również wskazują na mutualistyczne związki w omawianym kompleksie organizmów, ale uważają, że rola peryfitonu w tym układzie jest bardziej pasywna. Zdaniem tych autorów peryfiton nie chroni makrofitów przed roślinożercami, tylko jest po prostu wybierany jako pokarm bardziej dostępny dla wielu zwierząt, które ze względu na budowę aparatu gębowego nie są w stanie zgryzać makrofitów. Uważają również, że makrofity uwalniają substancje odżywcze dlatego, że koszt ich zatrzymywania jest zbyt wysoki, a peryfiton korzysta ze wzbogaconej puli dostępnych biopierwiastków.

W omawianym kompleksie organizmów ważną rolę może odgrywać wytwarzanie przez makrofity zarówno substancji odstraszających, jak i atraktantów działających na zwierzęta. Sterry i in. (1983) badali reakcje ślimaka *Biomphalaria glabrata* na homogenaty makrofitów (analizowali 11 gatunków). Homogenaty poszczególnych roślin działały jak atraktanty lub repelenty w stosunku do badanego ślimaka. U rozkładających się roślin (badano rzęsę *Lemna paucicostata*) występowały mocniej działające atraktanty niż u żywych. Autorzy sugerują, że ślimaki wykształciły właściwości pozwalające na lokalizację peryfitonu i rozkładających się makrofitów, stanowiących atrakcyjny pokarm. Korzyści jakie odnoszą rośliny z usuwania martwych tkanek polegają na minimalizacji ryzyka inwazji patogenów na żywe tkanki, a ponadto konsumpcja martwych tkanek przyspiesza obieg materii.

Mimo iż wielu autorów podkreśla istnienie złożonych interakcji w układzie makrofity–peryfiton–roślinożerca, nieliczne są badania wykraczające poza analizę jakiegoś jednego rodzaju oddziaływań, najczęściej między jedynie dwoma wybranymi komponentami układu.

Brönmark (1985) stwierdził w doświadczeniu laboratoryjnym, że wzrost *Ceratophyllum demersum* był intensywniejszy w obecności żerujących na

peryfitonie ślimaków (*Lymnaea peregra*) niż bez tych zwierząt. Autor sugeruje, że wydalanie przez makrofity rozpuszczonej materii organicznej służy raczej przyciąganiu roślinożernych ślimaków, niż zaopatrywaniu organizmów peryfitonowych w substancje odżywcze. Zdaniem autora, żerowanie na peryfitonie intensyfikuje fotosyntezę makrofitów, zmniejszając zacienienie roślin i niedobory soli mineralnych. Zwiększa też długość życia roślin, które są w mniejszym stopniu uszkodzane przez bakterie peryfitonowe powodujące nekrozy. Natomiast „twardość tkanek” i produkowanie metabolitów wtórnych chroni makrofity przed zżeraniem.

Underwood i in. (1992) badając w eksperymencie terenowym związki pomiędzy kilkoma gatunkami ślimaków a *Ceratophyllum demersum* i porastającym go peryfitonem, również podkreślają mutualistyczny charakter interakcji pomiędzy tymi organizmami. Ślimaki redukują gęstość peryfitonu (działają jako „*cleaning symbionts*”). Równocześnie stymulują wzrost drobnych glonów peryfitonowych przez wyżeranie większych form z nimi konkurujących. Wykazaną w tych doświadczeniach, podobnie jak we wspomnianych już poprzednio (Underwood 1991 – rozdział 6.1), stymulację wzrostu *Ceratophyllum demersum* wiążą autorzy z równoczesną redukcją biomasy peryfitonu i użyźnianiem środowiska przez ślimaki.

Pewną formą unikania przez makrofity negatywnego działania zarówno glonów peryfitonowych, jak i glonów luźno związanych z podłożem, jest ich szybki wzrost. Na roślinach szybko rosnących peryfiton akumuluje się w mniejszych ilościach – jego rozwój nie nadąża za tempem wzrostu pędów. Losee i Wetzel (1983) wskazują, że tempo wzrostu niektórych makrofitów zanurzonych może być bardzo znaczne, np. *Myriophyllum* może przyrastać o 1 cm lub więcej dziennie. Sposobem unikania negatywnych oddziaływań glonów luźno związanych z podłożem jest wytwarzanie pędów bocznych, „wychodzących” poza strefę glonów oplatających rośliny (Ozimek i in. 1991). Wydaje się jednak, że roślinożerca, który eliminuje glony, może mieć znaczenie nie tylko wspomagające, ale często podstawowe.

Trudności w określeniu ogólniejszych prawidłowości dotyczących oddziaływania peryfitonu na układ roślinożerca–makrofity nie wynikają tylko z ograniczonej liczby danych doświadczalnych, ale także z ogromnego zróżnicowania peryfitonu porastającego różne makrofity w różnych jeziorach i na różnych głębokościach. Zróżnicowanie to dotyczy cech bardzo podstawowych, takich jak biomasa peryfitonu oraz proporcje ilościowe glonów, zwierząt i detrytus. Nawet w obrębie jednego jeziora i w tym samym czasie spotkać można peryfiton zdominowany przez glony, ale i taki, którego główną masę stanowią zwierzęta (mszywioły lub gąbki). Jest rzeczą oczywistą, że w takich przypadkach inne będą związki peryfitonu z makrofitami i inni będą potencjalni konsumenci peryfitonu.

7. Uwagi końcowe

Jak wynika z przedstawionych w tym artykule danych, redukcja biomasy makrofitów przez roślinożerce jest znaczna i zbliżona do notowanej w środowiskach lądowych. Może być ona powodowana przez zwierzęta intensywnie żerujące na makrofitach, jak też może wynikać z żerowania występujących w dużych zagęszczeniach bezkręgowców, dla których makrofity stanowią jedynie pokarm dodatkowy. Nawet jeżeli bezpośrednie skutki żerowania są nieznaczne, to mogą one prowadzić do dużych strat biomasy na skutek uszkodzeń tkanek inicjujących proces rozkładu. Wobec ogromnego zróżnicowania środowisk litoralnych, jeżeli nawet w skali całego zbiornika presja roślinożerców na makrofity nie jest duża, to lokalnie, na niektórych stanowiskach, może być znacząca.

Roślina i jej konsumenci żyją w określonym układzie złożonych zależności troficznych, stąd redukcja biomasy makrofitów może mieć wpływ na wiele organizmów z różnych poziomów troficznych. Makrofity są bowiem ważnymi producentami, w płytkich zbiornikach często dominującymi, wpływają na poziom żyzności wód, są miejscem bytowania wielu innych organizmów (przeгляд piśmiennictwa: Carpenter i Lodge 1986, Pieczyńska 1988, Jeppesen i in. 1998). Ekosystemalne skutki eliminacji makrofitów przez roślinożerce są mało poznane, gdyż większość badań ogranicza się do prostego układu – konkretna roślina i żerujące na niej zwierzę.

Carpenter i Lodge (1986) przedstawili hipotetyczne modele obrazujące konsekwencje zwiększania się biomasy roślinożerców (ślimaków i raków), w wyniku czego następuje redukcja biomasy makrofitów. Wskazali też na złożone pośrednie skutki tych zmian, na przykład wynikające ze zmniejszenia się populacji ryb (redukcja miejsc rozrodu i miejsc bytowania narybku), co przez ograniczenie żerowania ryb na zooplanktonie prowadzi do zwiększenia jego biomasy (i udziału dużych form), a w konsekwencji do redukcji biomasy fitoplanktonu.

Poziom roślinożerności może być też regulowany przez poziom drapieżnictwa na roślinożercach. Drapieżce mogą stymulować wzrost makrofitów, żerując na ich konsumentach, ale mogą też prowadzić do ograniczenia biomasy makrofitów, gdy żerują na konsumentach peryfitonu. Brönmark i Vermaat (1998) podali kilka przykładów, gdy ślimakożerne ryby redukując biomasę ślimaków powodują wzrost biomasy peryfitonu, a to z kolei ogranicza biomasę makrofitów, na które obecność dużej ilości peryfitonu wpływa niekorzystnie. W podobny do ryb sposób na biomasę makrofitów mogą oddziaływać raki, ale tu skutki są bardziej złożone, gdyż poza odżywianiem się ślimakami, mogą one żerować też na peryfitonie i makrofitach.

Stosunkowo niedawno zwrócono uwagę na to, że roślinożerce mogą zaburzać równowagę między istniejącymi w płytkich zbiornikach alternatywnymi stanami: „czystej wody – *clear water*”, rozumianej jako okres dominacji w zbiorniku makrofitów i małej liczebności fitoplanktonu oraz „mętnej wody – *turbid water*”, będącej okresem dominacji fitoplanktonu (Scheffer i in. 1993). W przypadku, gdy roślinożerca znacznie redukuje biomasę makrofitów, bezpośrednio na nich żerując, lub gdy redukcja biomasy makrofitów następuje w wyniku wspomnianego wyżej zwiększenia biomasy peryfitonu, zachodzi niekorzystna dla jakości wody destabilizacja układu – ograniczenie okresu dominacji makrofitów (Brönmark i Weisner 1992, Lodge i in. 1998, van Donk 1998).

Oddziaływanie roślinożerców zasiedlających makrofity w zbiornikach wodnych to nie tylko konsumpcja roślin i ich uszkodzanie. Jest już sporo danych pokazujących ich pozytywne oddziaływania, stymulujące wzrost makrofitów. Jest to m. in. użyźnianie środowiska (drogą wydalania mineralnych form azotu i fosforu przez żywe zwierzęta, jak też ich uwalniania z fekaliiów i rozkładających się martwych zwierząt). Proces ten może mieć szczególne znaczenie w mało żyznych zbiornikach, ale też żyznych w lecie, gdy większość pierwiastków biofilnych jest zakumulowana w glonach i makrofitach. Specyfiką środowisk wodnych jest modyfikowanie oddziaływań wzajemnych makrofity–roślinożerca przez peryfiton zasiedlający powierzchnię makrofitów. W układzie makrofity–peryfiton–roślinożerca wykazano istnienie związków mutualistycznych i wydaje się, że w przyszłości może to być bardzo dobry modelowy obiekt badań nad takimi relacjami między organizmami.

U roślin lądowych wykazano wiele konstytutywnych jak i indukowanych form obrony przed roślinożercą. Jak dotąd badania roślin wodnych nie przyczyniły się znacząco do tworzenia nowych lub weryfikacji istniejących koncepcji z tego zakresu. Przede wszystkim zbyt mała pula dostępnych danych nie pozwala na wskazanie ogólniejszych prawidłowości, dotyczących obrony roślin wodnych przed konsumentami. Właściwie możemy jedynie powiedzieć, że zjawisko takie istnieje. W makrofitach znaleziono substancje, które mogą pełnić funkcje obronne i stwierdzono, że są one uwalniane do środowiska. Prawdopodobnie, ale tylko prawdopodobnie (z wyjątkiem kilku dobrze udokumentowanych przykładów), notowane przez wielu autorów unikanie przez roślinożerce pewnych makrofitów może się wiązać z produkowaniem przez nie substancji obronnych.

Podobnie jest w przypadku tolerancji roślin na presję konsumenta. Charakterystyczne jest nie tylko ubóstwo danych dotyczących kompensacji przez makrofity strat powodowanych żerowaniem, ale również ograniczone możliwości w wykorzystaniu obszernej wiedzy z tego zakresu, dotyczącej roślin lądowych. To ostatnie wynika z wielu specyficznych cech roślin wodnych, jak

też różnych czynników zewnętrznych warunkujących kompensację w obu środowiskach. U makrofitów zanurzonych, szczególnie występujących w postaci pędów pływających i rozmnażających się wegetatywnie, podstawowe znaczenie ma możliwość wzrostu z fragmentów powstających w trakcie żerowania (nawet fragmentów pozbawionych stożka wzrostu). Wzrost ten realizuje się przez wytwarzanie bocznych pędów zdolnych do życia po oderwaniu się od macierzystego fragmentu pędu, często szybko obumierającego. Umożliwia to utrzymanie w zbiorniku roślin nawet przy znacznej presji konsumenta.

Zwykle przeglądy piśmiennictwa, gdy dotyczą zagadnień niezbyt dobrze zbadanych, kończą się wskazaniem na potrzebę intensyfikacji badań w danym zakresie. I w tym przypadku potrzeba taka jest niewątpliwa. Stosunkowo liczne (choć niejednoznaczne) są jedynie dane o składzie pokarmu i intensywności żerowania bezkręgowców. Znacznie mniej wiadomo o innych oddziaływaniach roślinożerców, szczególnie takich, które stymulują wzrost makrofitów. Bardzo skąpa jest też wiedza o reakcjach roślin na uszkodzenia powstające w trakcie żerowania. Szczególnie jednak potrzebne są badania kompleksowe, uwzględniające zarówno negatywne jak i pozytywne oddziaływania roślinożerców oraz reakcje makrofitów na te oddziaływania. Tylko takie badania porównawcze mogą bowiem wyjaśnić naturę złożonych relacji wzajemnych między makrofitami zanurzonymi a żerującymi na nich bezkręgowcami.

Podziękowania. Dr Teresie Ozimek i dr. Janowi Igorowi Rybakowi serdecznie dziękuję za cenne uwagi i sugestie. Artykuł został przygotowany w ramach prac realizowanych w projekcie KBN Nr 6 P04F 013 16.

Piśmiennictwo

- Abernethy V. J., Sabbatini M. R., Murphy K. J. 1996 – Response of *Elodea canadensis* Michx. and *Myriophyllum spicatum* L. to shade, cutting and competition in experimental culture – *Hydrobiologia*, 340: 219–224.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G. 2000 – Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality – *Hydrobiologia*, 421: 31–39.
- Barrat-Segretain M.-H., Bornette G., Hering-Vilas-Boas A. 1998 – Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats – *Aquat. Bot.* 60: 201–211.
- Barrat-Segretain M.-H., Henry C. P., Bornette G. 1999 – Regeneration and colonization of aquatic plant fragments in relation to the disturbance frequency of their habitats – *Arch. Hydrobiol.* 145: 111–127.
- Belsky A. J. 1986 – Does herbivory benefit plants? A review of the evidence – *Am. Nat.* 127: 870–892.

- Bijok P. 1984 – Feeding and detritus formation by *Lymnaea stagnalis* (L.) under laboratory conditions – Pol. Arch. Hydrobiol. 31: 55–68.
- Bolser R. C., Hay M. E. 1998 – A field test of inducible resistance to specialist and generalist herbivores using the water lily *Nuphar luteum* – Oecologia, 116 : 143–153.
- Brönmark C. 1985 – Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach – Oikos, 45: 26–30.
- Brönmark C. 1990 – How do herbivorous freshwater snails affect macrophytes? – A comment – Ecology, 71: 1212–1215.
- Brönmark C., Vermaat J. E. 1998 – Complex fish–snail–epiphyton interactions and their effects on submerged freshwater macrophytes (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Martin Søndergaard, Morten Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 47–68.
- Brönmark C., Weisner E. B. 1992 – Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism – Hydrobiologia, 243/244: 293–301.
- Brown B. J., Allen T. F. H. 1989 – The importance of scale in evaluating herbivory impacts – Oikos, 54: 189–194.
- Calow P., Calow L. J. 1975 – Cellulase activity and niche separation in freshwater gastropods – Nature, 255: 478–480.
- Carpenter S. R., Lodge D. M. 1986 – Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes – Aquat. Bot. 26: 341–370.
- Cebrian J., Duarte C. M. 1998 – Patterns in leaf herbivory on seagrasses – Aquat. Bot. 60: 67–82.
- Cronin G. 1998 – Influence of macrophyte structure, nutritive value, and chemistry on the feeding choices of a generalist crayfish (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Martin Søndergaard, Morten Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 307–317.
- Cronin G., Wissing K. D., Lodge D. M. 1998 – Comparative feeding selectivity of herbivorous insects on water lilies: aquatic vs. semi-terrestrial insects and submersed vs. floating leaves – Freshw. Biol. 39: 243–257.
- Cyr H., Pace M. L. 1993 – Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems – Nature, 361: 148–150.
- Głowacka I. 1976 – Odżywianie się larw *Lepidoptera* w litoralu jeziornym – Praca doktorska, Uniwersytet Warszawski, Warszawa.
- Gross E. M., Johnson R. L., Hairston Jr. N. G. 2001 – Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera) – Oecologia, 127: 105–114.
- Harborne J. B. 1997 – Ekologia biochemiczna – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Hay M. E., Fenical W. 1988 – Marine plant–herbivore interactions: The ecology of chemical defense – Annu. Rev. Ecol. Syst. 19: 111–145.
- Hay M. E., Kappel Q. E., Fenical W. 1994 – Synergisms in plant defenses against herbivores: Interactions of chemistry, calcification, and plant quality – Ecology, 75: 1714–1726.

- Hutchinson G. E. 1975 – A treatise on limnology. III. Limnological botany – John Wiley & Sons, Inc., New York, London, Sydney.
- Hutchinson G. E. 1993 – A treatise on limnology. IV. The zoobenthos – John Wiley & Sons, Inc., New York, Chichester, Brisbane.
- Hynes H. B. N. 1984 – The relationships between the taxonomy and ecology of aquatic insects (W: The ecology of aquatic insects. Red. V. H. Resh, D. M. Rosenberg) – Praeger Publisher, New York, 9–23.
- Jacobsen D., Sand-Jensen K. 1992 – Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters – *Freshw. Biol.* 28: 301–308.
- Jacobsen D., Sand-Jensen K. 1994 – Invertebrate herbivory on the submerged macrophyte *Potamogeton perfoliatus* in a Danish stream – *Freshw. Biol.* 31: 43–52.
- James W. F., Barko J. W., Eakin H. L. 1997 – Nutrient regeneration by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) – *J. Freshw. Ecol.* 12: 209–216.
- Janek S. 2001 – Oddziaływanie ślimaka *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (L.) na wzrost *Elodea canadensis* (Michx.) i *Rhizoclonium* sp. w eksperymentach laboratoryjnych – Praca magisterska, Uniwersytet Warszawski, Warszawa.
- Jeffries M. 1990 – Evidence of induced plant defences in a pondweed – *Freshw. Biol.* 23: 265–269.
- Jeppesen E., Søndergaard Martin, Søndergaard Morten, Christoffersen K. (red.) 1998 – The structuring role of submerged macrophytes in lakes – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Johnson R. L., Gross E. M., Hairston N. G. Jr. 1998 – Decline of the invasive submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* (Haloragaceae) associated with herbivory by larvae of *Acentria ephemerella* (Lepidoptera) – *Aquat. Ecol.* 31: 273–282.
- Kalinowska A., Pijanowska J. 1987 – Jak się nie dać zjeść. „Żywy pokarm” w kontrataku – *Wiad. Ekol.* 33: 3–20.
- Kerfoot W. C., Newman R. M., Hanscom Z. 1998 – Snail reaction to watercress leaf tissues: reinterpretation of a mutualistic "alarm" hypothesis – *Freshw. Biol.* 40: 201–213.
- Kołodziejczyk A. 1984 – Occurrence of Gastropoda in the lake littoral and their role in the production and transformation of detritus. II. Ecological activity of snails – *Ekol. Pol.* 32: 469–492.
- Kołodziejczyk A., Martynuska A. 1980 – *Lymnaea stagnalis* (L.) – feeding habits and production of faeces – *Ekol. Pol.* 28: 201–217.
- Kornijów R. 1994 – Znaczenie bezkręgowców jako konsumentów makrofitów słodkowodnych – *Wiad. Ekol.* 40: 181–195.
- Kornijów R. 1996 – Znaczenie bezkręgowców jako konsumentów zielenic nitkowatych i moczarki w litoralu jeziornym – Wydawnictwo Akademii Rolniczej, Lublin, Seria Wydawnicza – Rozprawy Naukowe 188.
- Kornijów R., Gulati R. D., Ozimek T. 1995 – Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga – *Freshw. Biol.* 33: 205–212.
- Kornijów R., Gulati R. D., van Donk E. 1990 – Hydrophyte–macroinvertebrate interactions in Zwemlust, a lake undergoing biomanipulation – *Hydrobiologia*, 200/201: 467–474.

- Kouki J. 1991 – The effect of the water-lily beetle, *Galerucella nymphaeae*, on leaf production and leaf longevity of the yellow water-lily, *Nuphar lutea* – Freshw. Biol. 26: 347–353.
- Kowalczewski A., Ozimek T. 1993 – Further long-term changes in the submerged macrophyte vegetation of the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) – Aquat. Bot. 46: 341–345.
- Lammens E. H. R. R., van der Velde G. 1978 – Observations on the decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) with special regard to the leaves – Aquat. Bot. 4: 331–346.
- Lauritsen D. D., Mozley S. C. 1989 – Nutrient excretion by the Asiatic clam *Cordibula luminea* – J. N. Am. Benthol. Soc. 8: 134–139.
- Lodge D. M. 1991 – Herbivory on freshwater macrophytes – Aquat. Bot. 41: 195–244.
- Lodge D. M., Cronin G., van Donk E., Froelich A. J. 1998 – Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen., Martin Søndergaard, Morten Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 149–174.
- Lodge D. M., Lorman J. G. 1987 – Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus* – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 591–597.
- Losee R. F., Wetzel R. G. 1983 – Selective light attenuation by the periphyton complex (W: Periphyton of freshwater ecosystems. Red. R. G. Wetzel) – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 89–96.
- McNaughton S. J. 1983 – Compensatory plant growth as a response to herbivory – Oikos, 40: 329–336.
- Mielecki M. 2001 – Wpływ fragmentacji pędów *Elodea canadensis* Michx. na jej wzrost w różnych warunkach świetlnych i przy zróżnicowanej żyzności środowiska – Praca magisterska, Uniwersytet Warszawski, Warszawa.
- Mitchell S. F., Wass R. T. 1996 – Quantifying herbivory: grazing consumption and interaction strength – Oikos, 76: 573–576.
- Monk D. C. 1976 – The distribution of cellulase in freshwater invertebrates of different feeding habits – Freshw. Biol. 6: 471–475.
- Nalepa T. F., Gardner W. S., Malczyk J. M. 1983 – Phosphorus release by three kinds of benthic invertebrates: effect of substrate and water medium – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 810–813.
- Newman R. M. 1991 – Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review – J. N. Am. Benthol. Soc. 10: 89–114.
- Newman R. M., Hanscom Z., Kerfoot W. C. 1992 – The watercress glucosinolate-myrosinase system: a feeding deterrent to caddisflies, snails and amphipods – Oecologia, 92: 1–7.
- Newman R. M., Holmberg K. L., Biesboer D. D., Penner B. G. 1996 – Effects of a potential biocontrol agent, *Euhrychiopsis lecontei*, on Eurasian watermilfoil in experimental tanks – Aquat. Bot. 53: 131–150.
- Ostrofsky M. L., Zettler E. R. 1986 – Chemical defences in aquatic plants – J. Ecol. 74: 279–287.
- Owen D. F. 1980 – How plants may benefit from the animals that eat them – Oikos, 35: 230–235.

- Ozimek T. 1992 – Makrofity zanurzone i ich relacje z glonami w jeziorach o wysokiej trofii – *Wiad. Ecol.* 38: 13–34.
- Ozimek T., Pieczyńska E., Hankiewicz A. 1991 – Effects of filamentous green algae on submerged macrophyte growth: a laboratory experiment – *Aquat. Bot.* 41: 309–315.
- Phillips G. L., Eminson D., Moss B. 1978 – A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters – *Aquat. Bot.* 41: 309–315.
- Piechocki A. 1979 – Fauna słodkowodna Polski. Mięczaki (*Mollusca*). Ślimaki (*Gastropoda*) – Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa, Poznań.
- Pieczyńska E. 1988 – Rola makrofitów w kształtowaniu trofii jezior – *Wiad. Ecol.* 34: 375–404.
- Pieczyńska E., Kołodziejczyk A., Rybak J. I. 1999 – The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities – *Hydrobiologia*, 391: 9–21.
- Pieczyńska E., Ozimek T., Rybak J. I. 1988 – Long-term changes in littoral habitats and communities in Lake Mikołajskie (Poland) – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 73: 361–378.
- Pijanowska J. (red.) 1999 – Zwierzę wobec drapieżcy – ekologia drapieżnictwa w środowisku wodnym – *Kosmos*, 48: 401–526.
- Pinowska A. 1994 – Wpływ ślimaków na wzrost makrofitów zanurzonych i glonów nitkowatych (doświadczenia laboratoryjne) – Praca magisterska, Uniwersytet Warszawski, Warszawa.
- Rogers K. H., Breen C. M. 1983 – An investigation of macrophyte, epiphyte and grazer interactions (W: *Periphyton of freshwater ecosystems*. Red. R. G. Wetzel) – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 217–226.
- Rybak J. I. 2002 – The release of phosphorus and nitrogen by living and decomposing snails – *Pol. J. Ecol.* 50: 17–24.
- Sand-Jensen K. 1990 – Epiphyte shading: its role in resulting depth distribution of submerged aquatic macrophytes – *Folia Geobot. Phytotaxon.* (Praha), 25: 315–320.
- Sand-Jensen K., Borum J. 1991 – Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries – *Aquat. Bot.* 41: 131–175.
- Scheffer M., Hosper S. M., Meijer M.-L., Moss B., Jeppesen E. 1993 – Alternative equilibria in shallow lakes – *Trends Ecol. Evol.* 8: 257–279.
- Sheldon S. P. 1987 – The effects of herbivorous snails on submerged macrophyte communities in Minnesota lakes – *Ecology*, 68: 1920–1931.
- Sheldon S. P. 1990 – More on freshwater snail herbivory: a reply to Brönmark – *Ecology*, 71: 1215–1216.
- Sørensen J. P., Riber H. H., Kowalczewski A. 1986 – Soluble reactive phosphorus release from bryozoan dominated periphyton – *Hydrobiologia*, 132: 145–148.
- Soszka G. J. 1975 – Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral – *Ecol. Pol.* 23: 393–415.
- Sterry P. R., Thomas J. D., Patience R. L. 1983 – Behavioural responses of *Biomphalaria glabrata* (Say) to chemical factors from aquatic macrophytes including decaying *Lemna paucicostata* (Hegelm ex Engelm) – *Freshw. Biol.* 13: 465–476.
- Strauss S. Y., Agrawal A. A. 1999 – The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory – *Trends Ecol. Evol.* 14: 179–185.

- Su K. J., Staba E. J., Haij Y. A. 1973 – Preliminary chemical studies of aquatic plants from Minnesota – *Lloydia*, 36: 72–79.
- Suren A. M., Lake P. S. 1989 – Edibility of fresh and decomposing macrophytes to three species of freshwater invertebrate herbivores – *Hydrobiologia*, 178: 165–178.
- Thomas J. D. 1990 – Mutualistic interactions in freshwater modular system with molluscan components – *Adv. Ecol. Res.* 20: 125–178.
- Tollrian R., Harvell C. D. (red.) 1999 – The ecology and evolution of inducible defenses – Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Underwood G. J. C. 1991 – Growth enhancement of the macrophyte *Ceratophyllum demersum* in the presence of the snail *Planorbis planorbis*: the effect of grazing and chemical conditioning – *Freshw. Biol.* 26: 325–334.
- Underwood G. J. C., Thomas J. D., Baker J. H. 1992 – An experimental investigations of interactions in snail–macrophyte–epiphyte systems – *Oecologia*, 91: 587–595.
- Urban E. 1975 – The mining fauna in four macrophyte species in Mikołajskie Lake – *Ekol. Pol.* 23: 417–435.
- Van Donk E. 1998 – Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986–1996): The role of herbivory on macrophytes (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Martin Søndergaard, Morten Søndergaard, K. Christoffersen) – *Ecological Studies* 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 13–14.
- Verkaar H. J. 1986 – When does grazing benefit plants? – *Trends Ecol. Evol.* 1: 168–169.
- Wallace J. B., O'Hop J. 1985 – Life on a fast pad: waterlily leaf beetle impact on water lilies – *Ecology*, 66: 1534–1544.
- Wetzel R. G. 1983 – Attached algal–substrata interactions: fact or myth, and when and how? (W: Periphyton of freshwater ecosystems. Red. R. G. Wetzel) – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 207–215.
- Wetzel R. G. 2001 – *Limnology. Lake and river ecosystems* – Academic Press, San Diego, San Francisco, New York.

Summary

Multiple (both beneficial and detrimental) influences of herbivorous invertebrates on submerged freshwater macrophytes are reviewed and discussed on the basis of the literature. Traditionally, direct herbivory on living macrophytes has been considered unimportant, it having been assumed that the majority of herbivores prefer to feed on senescing plants, detritus of plant origin and the periphyton colonising macrophyte surfaces. However, more recent reviews of this topic show that consumption of live macrophytes by animals may be a widespread phenomenon, of importance in determining macrophyte abundance.

The extent of herbivory was shown to vary broadly both among species and among water bodies. The largest noted reductions in macrophyte biomass were usually caused by vertebrates (fish and birds) and large invertebrates (crayfishes), but the impact of other invertebrates may also be important.

Macrophytes can be eaten without being killed, and at most sites animals consume only part of the available plant biomass. Many grazers destroy much more tissue than they eat. Fragmentation, defoliation, loss of leaf area (holes, surface abrasion) and canals from mining animals have been observed in many localities. Secondary effects of the partial consumption of plant tissue are also of great importance. These include infections of grazing scars by microorganisms or further destruction caused by wave action. Depending on the type and scale of injury, as well as the internal and external factors determining tolerance to herbivory, plants damaged during grazing may experience a limitation of growth (or even die in some cases) but may also continue to grow, in some cases even faster than plants remaining undamaged. In contrast to the rich literature on terrestrial plants, there is only very scarce information on post-damage growth in freshwater macrophytes. However, it is known that some macrophytes can regenerate from small fragments, and that fragmentation may be very important in plant propagation. The further fate of plant fragments depends primarily on the production of new lateral shoots. In many cases after the shoot fragments have died, the young lateral shoots detaching from them continue to grow and form new viable plants. Plant fragments detached in the course of feeding can remain within the parental population or may float away, with some of them falling to the bottom while others float in the water column. Thus, the post-damage survival and growth of plants are strongly influenced by environmental conditions.

The extent of herbivory is influenced by both the constitutive and induced defences of macrophytes. Plant structure (morphology, toughness), chemistry and nutritional value are determinants of animal feeding choices. Although most of the work on plant defences against herbivores derives from studies of terrestrial ecosystems, it has recently been accepted commonly that freshwater macrophytes are defended chemically against herbivores. Many classes of chemical deterrents have been found in aquatic plants, but direct chemical interactions between macrophytes and their consumers are documented in only a few cases.

The beneficial effects of herbivores on macrophyte growth are primarily associated with the removal of the periphyton colonizing the macrophyte surface, as well as with the enrichment of the nutrient pool, mainly in nitrogen and phosphorus released by feeding invertebrates.

Periphyton has a strong shading effect on host macrophytes, which may limit the depth distribution of plants. The removal of excessive periphyton cover by animals reduces the effect on light attenuation. This also reduces potentially negative effects of periphytic microorganisms on macrophyte tissues. On the other hand, it is suggested that the presence of a moderate amount of periphyton can benefit a macrophyte by diverting grazing away from its own tissue and providing plants with nutrients directly released by periphytic organisms. On the basis of analysis of the close associations of macrophytes, periphyton, and herbivores, it has been proposed that mutually beneficial interactions may exist within this complex of organisms.

One of the greatest benefits that macrophytes could derive from the presence of herbivores is that associated with nutrient release. In contrast to intensive study as far planktonic systems are concerned, data on the effect of the release of nutrients by invertebrates associated with macrophytes are scarce. However, it has been shown in several studies that the enhancement of

growth of submerged macrophytes may be caused by the recycling of nutrients present in material excreted or egested by herbivores.

The reduction of macrophyte biomass caused by herbivores is similar to that from many other sources (mechanical harvesting, pollution) in usually having important consequences for the physico-chemical properties of water, nutrient cycling and the littoral biota. The importance for ecosystem processes of interactions between macrophytes and their grazers is discussed.

(wpłynęło: 28 I 2002 r.)