

Andrzej Kołodziejczyk

Zakład Hydrobiologii
Instytut Zoologii
Uniwersytet Warszawski
ul. Nowy Świat 67
00-046 Warszawa

Rola zwierząt litoralnych w produkcji i przekształcaniu detrytusu

The role of littoral animals in detritus transformation

I. Wstęp

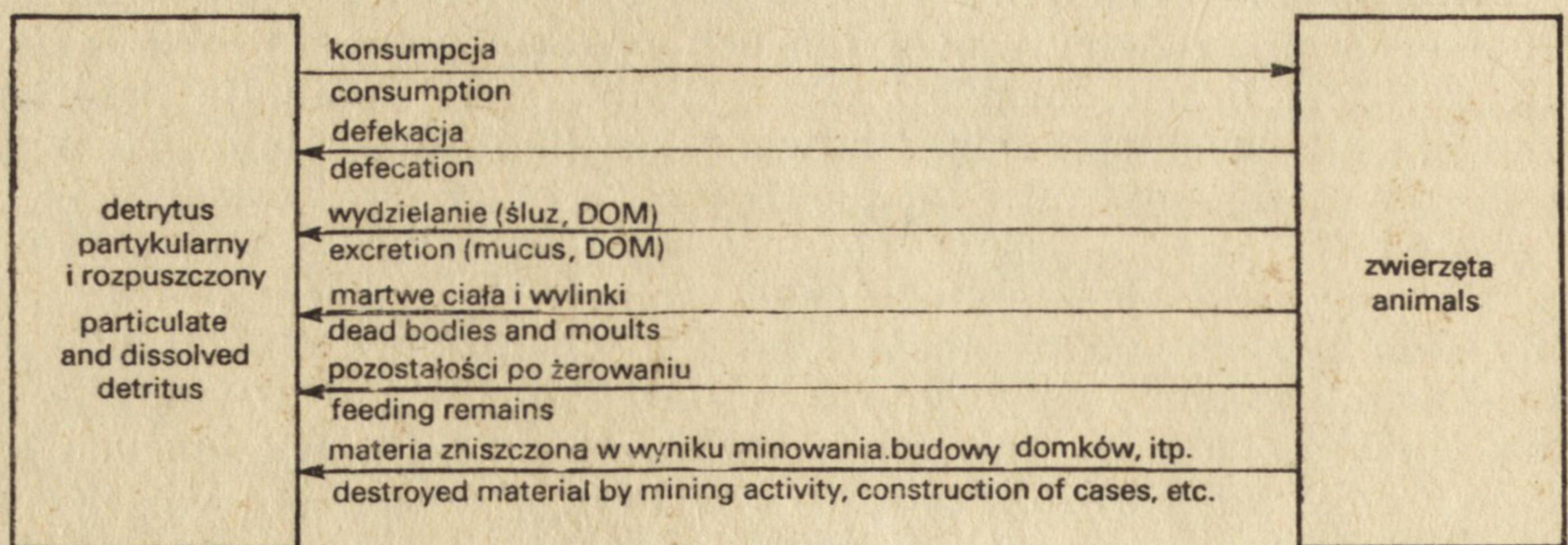
Rozważania te rozpocząć chcę od przypomnienia, że pojęcie „detrytus” przeszło już znaczną ewolucję. Zapożyczone zostało ono z geologii, gdzie służy do określania rozdrobnionej materii mineralnej. W hydrobiologii początkowo mianem detrytusu określano rozdrobnione szczątki roślinne albo roślinne i zwierzęce. Nowsze definicje detrytusu (O d u m i de la C r u z 1963, B e r r i e 1976) obejmowały swym zakresem coraz większą część martwej materii organicznej. Najszerszą definicję zaproponowali jak dotąd R i c h i W e t z e l (1978), obejmując nią całą martwą materię organiczną, z rozpuszczoną materią organiczną włącznie, i w tym właśnie sensie pojęcie „detrytus” będzie używane w dalszym ciągu tego artykułu.

W badaniach hydrobiologicznych detrytusowi poświęca się coraz więcej uwagi. Zdaniem wielu badaczy jest to bardzo ważny składnik ekosystemów, stanowiący źródło pokarmu dla detrytusowego łańcucha pokarmowego oraz bufor, zapewniający homeostazę środowiska (O d u m 1962, P h i l l i p s o n 1969, R u s s e l l - H u n t e r 1970, R i c h i W e t z e l 1978). Według O d u m a i de la C r u z a (1963) przepływ dużych ilości energii przez detrytusowy łańcuch pokarmowy umożliwia egzystencję większej liczbie form niż w przypadku, gdy dominuje przepływ energii przez łańcuch spasanania. Ułatwia także (może właśnie dzięki większej liczbie gatunków) utrzymanie homeostazy w środowisku. R i c h i W e t z e l (1978) podkreślają, że duża ilość detrytusu i wolne tempo jego zużywania nadają stabilność ekosystemowi jeziornemu. Z drugiej strony stabilne ekosystemy mają szereg mechanizmów zapobiegających nadmiernemu zjadaniu żywych roślin (O d u m 1962). O d u m i de la C r u z (1963) podają wg różnych autorów, że detrytusowy łańcuch pokarmowy odgrywa bardzo ważną rolę w licznych ekosystemach słodkowodnych i morskich na całym świecie. Także w ekosystemach lądowych ważną rolę w odżywianiu się organizmów glebowych odgrywa ściółka. O d u m (1962) podaje, że aż 9/10 pierwotnej produkcji lasów jest zjadane w postaci detrytusu.

W strefie litoralu jeziornego badany był detrytus autochtoniczny oraz allochtoniczny (S z c z e p a ń s k i 1965, P i e c z y ń s k a 1972a, 1972b, 1976), w tym zarówno opadające liście, jak i materia organiczna dopływająca w wyniku działalności człowieka. Nieliczne prace dotyczą przemieszczania się różnych rodzajów detrytusu w strefie litoralnej jezior (J o p k i e w i c z 1971) oraz zależności składu i liczebności makrofauny bezkręgowej od rodzaju detrytusu (W o l n i c k a 1978). Ogól-

ny schemat przepływu energii z uwzględnieniem ważnego w tym środowisku łańcucha detrytusowego przedstawili dla jeziora Neusiedler Imhof i Burian (1972), a dla litoralu jezior mazurskich Pieczyńska (1976). Większość badań, dotyczących detrytusu w strefie litoralu jeziornego koncentrowała się na destrukcji makrofitów i liści drzew. Badania te przeprowadzano zarówno w warunkach laboratoryjnych (Solski 1962, Gasith i Ławacz 1976, Bastardo 1979), jak i w terenie (Koreljakova 1959, Mathews i Kowalczewski 1969, Pieczyńska 1972a, Úlehlová 1973). Badając zjawisko rozkładu koncentrowano się głównie na rozkładzie bakteryjnym (Kuznetsov 1950, Gorbunov 1953, Krašennikova 1958, Úlehlová 1976, 1978). Nieliczni autorzy uwzględniają rolę makrofauny bezkręgowej w procesach destrukcji (Imhof i Burian 1972, Lammens i van der Velde 1978); dotychczasowe badania podkreślały raczej rolę makrofauny jako konsumentów żywych tkanek roślinnych. Są też prace, mówiące o dopływie detrytusu fekalnego do strefy litoralnej z populacji ryb roślinożernych (Prejs 1976b) i ptaków wodnych (Dobrowolski 1973). Podkreślić należy, że dotychczasowe badania detrytusu w strefie litoralu jeziornego koncentrowały się głównie na martwej materii organicznej partykularnej pochodzenia roślinnego; szczątki zwierząt i rozpuszczona materia organiczna badane były w mniejszym zakresie. Detrytus w litoralu jeziornym jest frakcją niezwykle zróżnicowaną. Występuje tam zarówno detrytus autochtoniczny (głównie szczątki makrofitów), jak i allochtoniczny (liście, korowina i gałęzie drzew, materia antropogeniczna, itp.). Zakres wielkości cząstek detrytusu partykularnego jest w tej strefie bardzo zmienny, podobnie jak stopień zaawansowania jego destrukcji.

Rola zwierząt w przemianach detrytusu jest, jak dotychczas, niezbyt dobrze poznana. Na podstawie zebranych dotychczas informacji wydaje się, że może polegać ona głównie na (rys. 1): (1) produkcji de-



Rys. 1. Zależności między zwierzętami i detrytusem w litoralu jeziornym
Relations between animals and detritus in lake littoral

trytusu z żywej tkanki roślin i zwierząt w postaci fekaliów, ewentualnie pseudofekaliów, (2) rozdrabnianiu i przyspieszaniu rozkładu detrytusu na skutek produkcji fekaliów przez zwierzęta detrytusożerne, (3) wprowadzaniu do puli detrytusu tkanek roślinnych i zwierzęcych uszkodzonych w trakcie żerowania, minowania czy budowy domków, (4) produkcji detrytusu w postaci własnych martwych ciał i wylinek, (5) pro-

dukcji detrytusu w postaci substancji śluzowych i rozpuszczonej materii organicznej, wydzielanej przyżyciowo.

Celem tego artykułu jest zebranie i usystematyzowanie materiałów, dotyczących roli litoralnej makrofauny bezkręgowej w procesach produkcji i przekształcania detrytusu, opartych na literaturze i niektórych własnych badaniach. Posłużono się tutaj zarówno wynikami prac terenowych, jak i laboratoryjnych, oraz — dla porównania — danymi z innych środowisk wodnych.

2. Odżywianie się makrofauny litoralnej i produkcja fekaliów

Rozważania nad rolą makrofauny bezkręgowej w procesach produkcji i przekształcania detrytusu w litoralu jeziornym zaczniemy od rozważań na temat jej statusu troficznego. Pozwoli to zorientować się w umiejscowieniu organizmów zwierzęcych w obrębie dwóch łańcuchów troficznycch, a w efekcie na stwierdzenie, czy mamy do czynienia z produkcją detrytusu, czy tylko z przekształcaniem jednej jego formy w inną.

Według B e r r i e g o (1976) wodne bezkręgowce mają słabo wyrażoną wybiórczość do określonego rodzaju pokarmu. Stosunkowo najmniej problemów sprawiają organizmy zdecydowanie drapieżne, produkujące z materii organicznej żywej — martwą (detrytus), chociaż praktyczne określenie racji pokarmowej czy produkcji fekaliów może się tu okazać bardzo pracołłonne i skomplikowane. Natomiast w przypadku zwierząt, uważanych pospolicie za roślinożerne lub „wszystkożerne”, określenie ich pozycji troficznycch natrafia na poważne trudności. Biorąc jako przykład pospolitego ślimaka, *Lymnaea stagnalis* (L.), zamieszkującego litoral jezior, stawy i drobne zbiorniki wodne, możemy stwierdzić, że liczni badacze uważają go za zwierzę roślinożerne, podczas gdy inni za organizm wszystkożerny, wymieniając w jego diecie takie frakcje, jak żywe i obumarłe makrofity, glony jednokomórkowe i nitkowate z powierzchni osadów dennycch, glony peryfitonowe, materię allochtoniczną pochodzenia lądowego, śluz wydzielany przez gruczoły nogi ślimaka podczas poruszania się oraz przyczepione doń mikroorganizmy, a także bakterie, grzyby, jaja płazów i ślimaków (w tym jaja własnego gatunku) oraz martwe zwierzęta. Przeglądu piśmiennictwa na temat odżywiania się *L. stagnalis* dokonali K o ł o d z i e j c z y k i M a r t y n u s k a (1980). Własne badania wykazały zdecydowaną preferencję w stosunku do obumarłych roślin (w porównaniu z żywymi); podobne wyniki otrzymano dla kilku innych gatunków ślimaków płucodysznych. Jednak duże rozbieżności wśród danych literaturowycch wskazują, że w różnych środowiskach działanie tych organizmów może być odmienne.

Nowsze dane wskazują, że głównym pokarmem większości grup nie-drapieżnych bezkręgowców jest detrytus i peryfiton. Zagadnienie odżywiania się makrofauny bezkręgowej w litoralu jeziornym badał G. J. S o s z k a (1975b). Wykazał on, że dla większości organizmów żywe makrofity stanowią jedynie podłoże bytowania. Dowiódł tego fakt występowania makrofauny bezkręgowej w zbliżonych liczebnościach tak na żywych makrofitach, jak i na ich plastikowych atrapach. Badania składu fekaliów lub treści przewodów pokarmowych wykazały dominowanie w nich peryfitonu lub detrytusu. Jediną grupą, ściśle związaną tro-

ficznie z makrofitami, okazały się larwy *Lepidoptera* (G. J. Soszka 1975a, 1975b), co jest zgodne z wcześniejszymi wynikami Kaškina (1961) i co potwierdziły późniejsze badania Głowackiej (1976). Pewne ilości świeżej tkanki makrofitów spotykano oprócz tego w fekaljach *Radix ovata* (Drap.) oraz w treści jelit niektórych larw *Chironomidae* (G. J. Soszka 1975b). Pieczyńska (1970) wykazała, że zasadniczym źródłem pokarmu większości organizmów bezkręgowych zamieszkujących litoral jeziorny jest peryfiton i detrytus pochodzenia peryfitonowego. H. Soszka (1974) wskazała na peryfiton jako na główne źródło pokarmu większości larw *Chironomidae*. Bownik (1970) interpretowała wzrost liczebności fauny peryfitonowej na makrofitach w okresie jesiennym jako efekt polepszania się warunków troficznych w wyniku obumierania roślin. Stańczykowska (1960) wskazała na większy udział martwych niż żywych roślin w pokarmie *Gastropoda*. Koreljakova (1959) podkreśliła dodatni wpływ rozkładających się roślin na rozwój różnych grup organizmów. Także w środowiskach pozalitoralnych detrytus może stanowić główne źródło pokarmu bezkręgowców. Znaczenie detrytus dla fauny potokowej podkreśla Madsen (1972), a Ladle (1972) uważa detrytus za zasadniczy składnik pokarmu larw *Simulidae*.

Podobne zjawisko obserwowano wielu autorów w odniesieniu do innych, poza makrofauną bezkręgową, grup organizmów. Gliwicz (1969a, 1969b, 1974) stwierdził, że głównym pokarmem większości organizmów zooplanktonu w pelagialu jeziornym jest skolonizowany przez bakterie trypton, a nie, jak przypuszczano, żywe komórki fitoplanktonu. Berrie (1972) stwierdził, że detrytus stanowił ponad 50% objętości składników żołądka kielbia i płoci oraz ponad 1/3 u klenia (dane dla Tamizy). Nieliczne tylko ryby niedrapieżne, jak płóc i wzdręga, żywią się pokarmem roślinnym (Prejs 1976a), natomiast w jelitach pięciu z sześciu badanych gatunków ryb Prejs i Blaszczyk (1977) stwierdzili obecność detrytus. Kajak (1977) podaje wg różnych autorów, że typowy planktonofag, tołpyga, może odżywiać się w 100% detrytusem, przy czym jej wzrost nie ulega pogorszeniu.

Tak więc świeże rośliny są spożywane tylko przez nieliczne organizmy. Jednym z powodów może być obecność ścian celulozowych, utrudniających enzymom trawiennym dotarcie do protoplastu żywych komórek. Liczne obserwacje mikroskopowe (G. J. Soszka 1975b, Głowacka 1976, Kołodziejczyk i Martynuska 1980) wskazują na przechodzenie do fekalii w stanie nie naruszonym dużych fragmentów spożytej tkanki roślin wodnych oraz na obecność w fekaljach chlorofilu (Kołodziejczyk i Martynuska 1980). Zagadnienie wytwarzania enzymów celulolitycznych przez zwierzęta było już szeroko dyskutowane w literaturze. A. Wiktor (1958) podaje wg różnych autorów, że ślimaki karmione ligniną, papierem i korą topoli przeżywały długi czas na tej diecie. Według Berrie'a (1976) trawi celulozę *Gammarus pulex* de Geer. Prejs i Blaszczyk (1977) zaobserwowali pewne ilości enzymów celulolitycznych w przewodach pokarmowych ryb, prawdopodobnie jednak dostały się tam one z pożywieniem. Większość badaczy skłania się raczej w stronę poglądu o niemożliwości wytwarzania enzymów celulolitycznych przez zwierzęta wielokomórkowe (Russell-Hunter 1970). Także okrzemki przechodzą w stanie nie naruszonym przez przewody pokarmowe jętek (Madsen 1972), a Ka-

jak (1977) podaje wg różnych autorów, że tołpyga słabo trawi niektóre glony planktonowe, zwłaszcza świeże, zaś nieco łatwiej — rozkładające się.

Inną przyczyną, dla której świeże rośliny są niechętnie zjadane, może być niewielki w nich udział białek, który często przedstawia się stosunkiem C:N. Jak zauważył Russell-Hunter (1970), wszystkie organizmy zwierzęce mają w przybliżeniu jednakowe zapotrzebowanie na białko, wynoszące około 16% całkowitej ilości pokarmu, co odpowiada stosunkowi C:N wynoszącemu 17:1. Stosunek ten, niekorzystny w świeżej tkance roślinnej, zmienia się w trakcie jej obumierania. Żywa trawa *Spartina alterniflora* zawiera 10% białka, obumarła i „stojąca” 6%, zaś w postaci rozdrobnionej — aż 24% (Odum i de la Cruz 1967). Według Mathewsa i Kowalczewskiego (1969) wzrost liczebności makrofauny w workach z rozkładającymi się liśćmi następował po wzroście w liściach udziału azotu.

Według poglądów wielu autorów detrytus stanowi pokarm o niskiej jakości. Berrie (1976) cytuje liczne dane, z których wynika, że detrytus jest słabo przyswajalny, zwykle w 3—35%, i tylko u niewielkiej liczby zwierząt przyswajalność przekracza 20%. Pokarm ten przechodzi szybko przez jelita bezkręgowców (Rehbronn 1937, Berrie 1976, Kołodziejczyk i Martynuska 1980) i jest prawdopodobnie słabo wykorzystywany. Są natomiast dowody, że zwierzęta wykorzystują raczej mikroorganizmy towarzyszące detrytusowi, i że to właśnie bakterie stanowią o wysokiej jakości tego pożywienia oraz ułatwiają jego przyswojenie. Mathews i Kowalczewski (1969) zaobserwowali wzrost wartości energetycznej i zawartości azotu w rozkładających się liściach drzew, interpretując to jako wynik kolonizacji przez bakterie. Russell-Hunter (1970) interpretuje zmianę stosunku C:N w trawie *Spartina alterniflora* z 45:1 (żywa) do 11:1 (obumarła) jako wynik działalności mikroorganizmów. A. Wiktor (1958) podaje wg Schmidta, że *Planorbarius corneus* (L.) chętnie odżywia się purpurowymi bakteriami siarkowymi. *Planorbis contortus* L. chętniej odżywia się bakteriami niż pozbawionym ich detrytusem (Calow 1975). Według Madsena (1972) preferencja długo leżących w wodzie liści drzew przez larwy *Ephemeroptera* wynika z faktu, że są one (liście) pokryte mikroorganizmami; detrytus przechodzi nie naruszony do fekaliiów, pozbawiony zostaje natomiast bakterii i grzybów. Według Gliwicza (1969b) bakterie stanowią wraz z obumarłym fitoplanktonem główny pokarm zooplanktonu (95% pokarmu), przy czym bakterie stanowią aż 70—85% pokarmu, a ich przyswajalność jest szczególnie wysoka. Berrie (1976) podaje wg Hargave'a, że przyswajalność bakterii może przekroczyć 92%. Dla *Gammarus oceanicus* Segevstråle (Harrison 1977) wynosi ona 50—90%. Według Calowa (1975) wydajność wchłaniania dla *P. contortus* wynosi dla bakterii 74—94%, podczas gdy dla ligniny i celulozy 1—5%. Istnieją też przypuszczenia (Berrie 1976 wg różnych autorów), że pewne organizmy mogą aktywnie wybierać cząstki detrytusu, skolonizowane przez bakterie. Stosunek ilościowy bakterii do detrytusu w jelitach *P. contortus* jest wyższy niż w środowisku, co Calow (1975) uważa za efekt bezpośredniego pobierania bakterii, wyczuwanych na odległość dzięki ich chemicznemu wydzielaniu. Harrison (1977) podaje także, że obunogi nie konsumowały liści, z których powierzchni usunięto epibionty.

Z zestawionych wyżej informacji wynika, że większość przedstawicieli niedrapieżnej makrofauny bezkręgowej odżywia się w przeważającej mierze peryfitonem, detrytusem lub związanymi z nim mikroorganizmami. Tak więc w przypadku spożywania detrytusu zwierzęta będą go jedynie przekształcać (rozdrabniać, mieszać ze śluzem, itp.), a nie wytwarzać od nowa.

Rozważmy teraz te zagadnienia od strony ilościowej. Liczne badania bioenergetyczne, prowadzone na najróżniejszych typach organizmów, dostarczają bardzo zbliżonych danych na temat procentu, jaki stanowią fekalia w stosunku do ilości spożytego pokarmu. Według licznych autorów (Phillipson 1969, Fischer 1972a, 1972b, Prus 1972, Trama 1972, Klekowski i Fischer 1975, Głowacka 1976, Prejs 1976b) w przypadku spożycia pokarmu roślinnego do fekalii przechodzi około 80%, a wyjątkowo nawet do 90% masy spożytego pokarmu. Przy pokarmie zwierzęcym wartości te są niższe i podlegają większym wahaniom, od 50 do 77% (zwykle około 60%), a mogą nawet spadać do 25%. Tak więc z całej biomasy spożytej przez wszystkie organizmy zwierzęce od 60 do 80% wejdzie w postaci fekalii do puli detrytusu.

Jeżeli chodzi o ilości fekalii produkowane przez poszczególne grupy litoralnej makrofauny bezkręgowej, to niewiele znaleziono w literaturze bezpośrednich informacji. Głowacka (1976) podaje dobową produkcję fekalii dla larw *Lepidoptera*, wynoszącą około 0,5 mg suchej masy na 1 osobnika *Acentropus niveus* Oliv. i *Nymphula nymphaea* L., i około 1,5 mg suchej masy na 1 osobnika *Paraponyx stratiotata* L. Kołodziejczyk i Martynuska (1980) podają dobową produkcję fekalii dla *Lymnaea stagnalis*, wynoszącą około 4,7 mg suchej masy dla osobników o ciężarze 40—100 mg i 5,7 mg dla osobników o ciężarze 100—200 mg. Na podstawie różnych danych literaturowych (Prus 1972, Trama 1972, Dusoge nie publ.) wyliczono, że średnia dobową produkcja fekalii w mg suchej masy na 1 osobnika wynosi dla *Ephemeroptera* około 0,1, dla *Chironomidae* około 0,3, a dla *Asellus aquaticus* Racov około 0,4 mg. Biorąc pod uwagę liczebność makrofauny bezkręgowej w litoralu wydaje się, że łączna ilość wyprodukowanych przez nią fekalii może być porównywalna np. z opadem liści drzew do tej strefy.

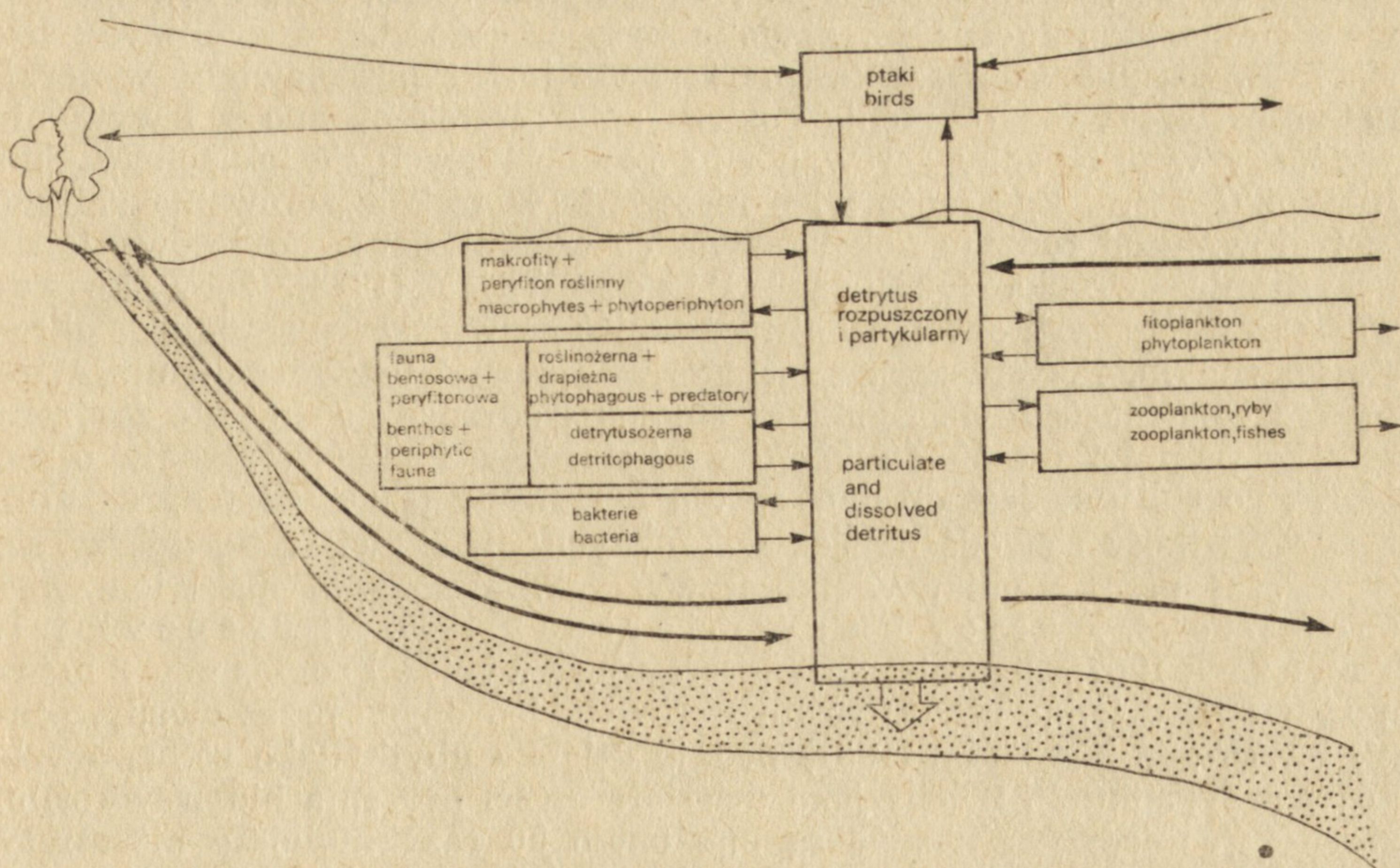
Należy tu jeszcze wspomnieć o pseudofekaliach, produkowanych przez małże. Zagadnienia związane z rolą pseudofekalii w krążeniu fosforu omawia za Kuenzlerem Odum (1962). Ilość produkowanych przez *Dreissena polymorpha* Pall. pseudofekalii i fekalii w kilku jeziorach Pojezierza Mazurskiego podaje Stańczykowska (1968).

Porównano także dla Jeziora Mikołajskiego produkcję fekalii, wyliczoną przez Prejsa (1976b) dla dwóch gatunków ryb roślinożernych, płoci i wzdregi, oraz przez Dobrowolskiego (1973) dla kilku gatunków najpospolitszych ptaków wodnych, z produkcją fekalii przez *Gastropoda*. Tę ostatnią oszacowano na podstawie własnych pomiarów dobowej produkcji fekalii kilku gatunków ślimaków, przenosząc w razie potrzeby wyniki na gatunki o tej samej klasie wielkości. Liczebność *Gastropoda* w litoralu jeziornym przyjęto wg G. J. Soszki (1975a). Wynosi ona w litoralu z roślinnością zanurzoną (Jez. Mikołajskie) średnio ok. 1000 osob. · m⁻², a maksymalna sięga 12 500 osob. · m⁻². Porównanie takie, nawet przy uwzględnieniu małej precyzji tego typu

przeliczeń, wskazuje na większą rolę ślimaków w produkcji fekaliów (około $1 \text{ g sm} \cdot \text{m}^{-2}$ litoralu na dobę) niż ptaków (ok. 40 mg sm) i ryb (ok. 4 mg sm), choć te ostatnie w okresie intensywnego żerowania produkować mogą fekalia w ilości ok. 6% biomasy makrofitów zanurzonych (Prejs 1976b). *Gastropoda* w litoralu jeziornym osiągać mogą znaczną liczebność, zajmując zazwyczaj trzecie miejsce po *Chironomidae* i *Oligochaeta* (G. J. Soszka 1975a), a ich biomasa może przekraczać niekiedy biomasa wszystkich innych organizmów. Dotyczy to zwłaszcza niewielkich zbiorników typu stawowego, z dominującymi ślimakami z rodzajów *Lymnaea*, *Planorbarius* czy *Viviparus*.

Warto się w tym miejscu zastanowić, jakie mogą być efekty znacznego dopływu fekaliów. Dopływ materii organicznej do środowiska może przyspieszać rozkład, co obserwowano zarówno w środowisku lądowym (Stachurski i Zimka 1975), jak i w wodzie, w warunkach laboratoryjnych (Gasith i Ławacz 1976). Tempo rozkładu zwiększa się przy dostarczaniu do mułu jeziornego substancji organicznych (Kuznecov 1950). Podobnie działa kał ryb, który dodatkowo powoduje wzrost liczebności i biomasy bentosu (Kajak i in. 1975b, Kajak 1977 wg różnych autorów).

Zwrócić należy także uwagę na istotną rolę zwierząt w transporcie detrytusu w litoralu jeziornym. Detrytus dostaje się do litoralu różnymi drogami, w różny sposób jest w nim przenoszony i z niego transportowany (rys. 2). Rola zwierząt w tym procesie jest istotna, ale bar-



Rys. 2. Schemat tworzenia i przekształcania detrytusu w litoralu jeziornym
Scheme of production and transformation of detritus in lake littoral

dzo zmienna. I tak na przykład ptaki mogą roznosić detrytus fekaliowy po całej powierzchni zbiornika, a także wносить go i wyciągać na tereny otaczające (Dobrowolski 1973). Ryby mogą przenosić detrytus pomiędzy pobrażem, litoralem, sublitoralem i profundalem. Natomiast

bezkręgowce przerabiają (lub produkują) detrytus na miejscu, wzbogacając w materię organiczną osady litoralne. Jednocześnie, na co zwrócił uwagę K a j a k (1977) w stosunku do fekalii ryb, w zbiornikach z wykształconą termokliną substancje wytrącone z kałem do profundalu nie wrócą do obiegu przynajmniej do czasu najbliższej cyrkulacji. Natomiast fekalia makrofauny bezkręgowej ulegające rozkładowi w litoralu mogą być natychmiast zużywane przez inne organizmy.

3. Niszczenie tkanek roślinnych przez zwierzęta

Powaznym źródłem detrytus w litoralu jeziornym mogą być fragmenty roślin, niszczone przez zwierzęta w trakcie różnych czynności życiowych. P i e c z y ń s k a (1970) stwierdziła, że *Radix ovata* w litoralu Jeziora Mikołajskiego w trakcie pobierania pokarmu niszczy i odrzuca na dno ilość peryfitonu równą w przybliżeniu konsumpcji. P r e j s (1976b) zauważył, że płuć i wzdrgęta w trakcie żerowania niszczą pewne ilości makrofitów. H a r r i s o n (1977) obserwował rozdrobnienie makrofitów na skutek żerowania *Gammarus oceanicus*, co według niego dostarcza nowych powierzchni do zasiedlenia przez bakterie. Na rozdrobnienie pozostałego w środowisku materiału i udostępnienie go mniejszym organizmom zwrócił też uwagę B e r r i e (1976). W przypadku *Lymnaea stagnalis* zaobserwowano, że w warunkach laboratoryjnych drobne rośliny, *Lemna minor* L. i *Riccia fluitans* L., oraz delikatne liście *Potamogeton lucens* L., zjadane były w całości. Na grubszych liściach *P. crispus* L. oraz *Valisneria* sp. ślimaki pozostawiały wyżerki, natomiast efekt rozdrobnienia i odrzucania resztek na dno był wyraźnie widoczny w przypadku żerowania na rozkładających się liściach *Nuphar luteum* (L.) Sm. Być może więc niszczenie w trakcie żerowania zależne jest głównie od rodzaju pokarmu, na co w odniesieniu do żerowania na peryfitonie zwróciła już uwagę P i e c z y ń s k a (1970). Zjawisko kawałkowania materii organicznej może mieć największe znaczenie w okresie jesiennym, przyspieszając rozkład. Znaczniemu uszkodzeniu ulega też *Elodea canadensis* Rich. *Lymnaea stagnalis* odrzuca na dno nie zjedzone resztki w ilości od 16 do 550% suchej masy fekalii, średnio około 130%, co zbliżone jest do danych dla peryfitonu (P i e c z y ń s k a 1970).

Wielkość uszkodzeń liści, dokonanych przez zwierzęta, mierzy się zazwyczaj przez pomiar wielkości wyżerek. Metoda ta ma wiele wad (Ł o m n i c k i, K o s i o r i K a z i m i e r c z a k 1965, H. T r a c z y k i T. T r a c z y k 1967), niemniej daje interesujące wyniki. Podczas gdy S m i r n o v (1961) dzienne ubytki roślin wodnych, jedzonych przez owady, ocenił na 7%, to K a š k i n (1961) podaje dzienne ubytki jako setne, a tylko w przypadku *P. lucens* jako dziesiąte części procenta biomasy roślin, zaznaczając jednocześnie, że są one około 50 razy mniejsze niż straty wynikłe z naturalnego obumierania. Podkreśla jednak możliwość przyspieszenia rozkładu roślin przez odrywanie fragmentów w trakcie żerowania i budowy domków. U r b a n (1975) wyróżniła 22 grupy bezkręgowców, minujących makrofity, zwłaszcza *P. lucens*. Według G. J. S o s z k i (1975b) łodygi makrofitów są silniej uszkodzane przez faunę minującą, a liście — na skutek żerowania. W wyniku aktywności życiowej makrofauny bezkręgowej rdestnice tracą średnio 50%, a czasami nawet 90% powierzchni liści. Według tegoż autora nawet silnie

uszkodzone makrofity nie uległy obumarciu, co jednak nie wyklucza ich szybszego obumierania i rozkładu w okresie jesiennym, chociażby na skutek ich stosunkowo dużej powierzchni, dostępnej dla mikroorganizmów. Lammens i van der Velde (1978) wskazali, że na rozkład liści *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze wywiera istotny wpływ żerowanie *L. stagnalis*; w nieco mniejszym stopniu żerowanie *Galba palustris* (O. F. Müller), *Radix peregra* (Drap.) i innych zwierząt. Larwy *Nausinoe nympheata* (L.) i *Cricotopus trifasciatus* (Meig.) powodują znaczne uszkodzenia rośliny podczas budowy domków dla poszczególnych stadiów larwalnych. Także piznowce zużywają znaczne ilości materiału roślinnego na budowę gniazd (Lammens i van der Velde 1978).

4. Martwe ciała zwierząt i wylinki

Na samym wstępie zaznaczyć należy, że niewiele wiadomo na temat detrytusu pochodzącego z martwych ciał zwierzęcych. W litoralu jeziornym spotykamy znaczne ilości partykularnego detrytusu pochodzenia roślinnego, nie zauważamy natomiast, poza sporadycznymi wypadkami, skupień martwych organizmów zwierzęcych lub ich szczątków. Brakuje danych ilościowych dotyczących szczątków zwierząt, uszkodzonych w wyniku żerowania drapieżców (np. ryby w trakcie żerowania często „odcinają” tylko fragmenty ciała *Tubificidae* czy *Chironomidae*). Podawane w literaturze metody obliczania śmiertelności opierają się na analizie tej części populacji, która przeżyła (Hillbricht-Ilkowska i Patalas 1967, Kajak 1968, Edmondson i Winberg 1971). Nie pozwala to ocenić, jak wiele z tych organizmów zostało zjedzone, wchodząc do łańcucha spasanania, a ile obumarło śmiercią „naturalną”, zasilając swymi ciałami pulę detrytusu, ewentualnie przechodząc do łańcucha detrytusożerców. Nasuwa się jednak pytanie, czy w środowisku zachodzi w rzeczywistości zjawisko „naturalnej” śmierci organizmów zwierzęcych, skoro nie spotykamy na ogół większych skupisk martwych zwierząt. Możemy tu rozważyć dwie hipotezy. Po pierwsze zwierzęta nie umierają w sposób „naturalny”, lecz wszystkie giną, pożarte w jakimś momencie przez drapieżniki. Spróbujmy obalić tę hipotezę. Niekiedy, chociaż rzadko, spotykamy w terenie trupy zwierząt. W próbach można spotkać martwe *Gastropoda* (zwłaszcza w okresie jesiennym), zwykle nie częściej niż jednego osobnika na kilkadziesiąt żywych. Feliksia (1938) interpretował obecność dużej liczby pustych muszli *Radix glutinosa* (O. F. Müll.) w maju i sierpniu jako efekt obumierania starych osobników. J. Wiktor (1963) stwierdził, że corocznie obumiera w Zalewie Szczecińskim około 42% populacji *Dreissena polymorpha*. Na temat rozkładu obumarłego zooplanktonu istnieje już obfita literatura. Można więc przypuszczać, że inne organizmy bezkręgowce umierają śmiercią „naturalną”.

Druga hipoteza brzmi następująco: zwierzęta umierają śmiercią „naturalną”, jednak natychmiast są pożerane przez nekrofagi lub ulegają tak szybkiemu rozkładowi autolitycznemu i bakteryjnemu, że nie możemy odnaleźć lub rozpoznać ich szczątków. Hipotezę tę postaram się omówić w dalszej części artykułu.

Pozostaje jeszcze wiążąca się z poruszonymi wyżej zagadnieniami sprawa wylinek, ale brak na ten temat konkretnych informacji. Ber-

rie (1976) uważa je za niewielkie źródło energii dla ekosystemu. Także ich wartość biologiczna wydaje się niewielka. Możliwe, że mają one jakieś znaczenie jedynie w okresie masowych wylotów owadów.

5. Wydzielanie przyżyciowe. Śluz

Zagadnienia związane z wydzielaniem przyżyciowym były już dyskutowane (Ławacz 1971), ale większość informacji dotyczy wydzielania przez autotrofy, a z heterotrofów — przez mikroorganizmy i zooplankton. Pojedyncze zaledwie dane odnoszą się do ryb (Kajak 1977) lub makrobentosu. Z danych wielu autorów cytowanych przez Ławacza (1971) wynika, że istnieje odwrotnie proporcjonalna zależność pomiędzy wielkością wodnych organizmów heterotroficznych a szybkością uwalniania przez nie metabolitów; stąd duża rola drobnych organizmów.

Wydzielona przyżyciowo materia organiczna jest jednym z głównych źródeł rozpuszczonej materii organicznej (Ławacz 1971 wg różnych autorów). Znaczna ilość tej materii w środowiskach wodnych (Skadovskij 1949, Ławacz 1971 wg różnych autorów) oraz możliwość jej wykorzystania bezpośrednio lub w postaci agregatów (Skadovskij 1949, Suščenija 1968, Gliwicz 1969b wg różnych autorów, Ławacz 1970, 1971) wskazują na konieczność dokładniejszego poznania pochodzenia, składu i losów tej frakcji detrytusu w środowisku wodnym.

Jednym z rodzajów wydzielanej przyżyciowo substancji jest śluz. Na temat jego ilości i dalszych losów w środowisku brak dokładniejszych informacji. Feliksiak (1938) stwierdził obecność śluzu w fekaliach *Radix glutinosa*, Prejs (1976b) w fekaliach ryb, a Kalinowska (1976) uwzględniła rolę śluzu w wydzielaniu fosforu przez *Succinea putris* (L.) w środowisku lądowym. *Gastropoda* wytwarzają śluz przy poruszaniu się, w celach obronnych, a niekiedy przy chwytaniu pokarmu z toni wodnej (A. Wiktor 1958). Wytwarzanie śluzu zaobserwowano u larw *Chironomidae*, a także u wielu gatunków ślimaków, zarówno płucodysznych jak i skrzelodysznych. Ponieważ ślimaki wytwarzają śluzowe „płachty” w czasie poruszania się, ilości jego w przeliczeniu na osobnika mogą być znaczne. Russel-Hunter (1970) wskazuje na niedostatecznie jeszcze zbadane straty energii w wyniku wydzielania śluzu, w przypadku gdy nie jest on następnie zjadany.

Wspomnieć należy jeszcze o innych rodzajach substancji organicznej, wydzielanych przyżyciowo przez organizmy wodne, jak np. bisior *Dreissena polymorpha* czy nici przyczepne wytwarzane przez gruczoły wielu gatunków nicieni litoralnych. Tutaj także brakuje oceny ilościowej oraz informacji na temat roli tych substancji organicznych w środowisku.

6. Rola zwierząt w procesach rozkładu materii organicznej

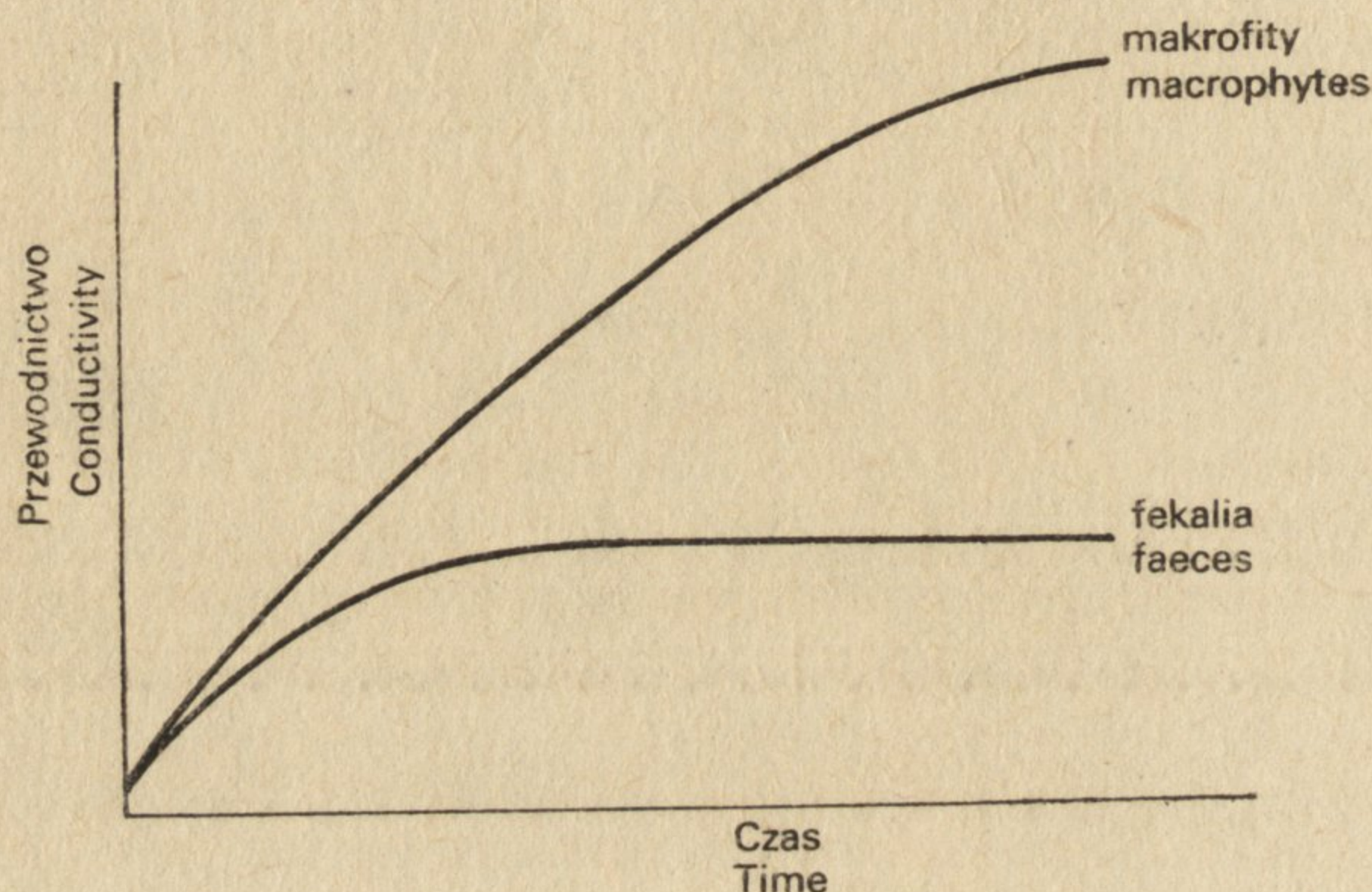
Rola zwierząt w procesach rozkładu w litoralu jeziornym nie została dotąd wyraźnie określona. Panuje na ogół zgodna opinia co do znacznego udziału bezkręgowców w procesach rozkładu martwych

szczątków roślinnych, zwierzęcych i fekaliiów w środowiskach lądowych. Phillipson (1969) podaje wg różnych autorów, że ściółka leśna nie rozdrabniana przez bezkręgowce może leżeć przez rok bez widocznych znamion rozkładu. Około 60—90% ściółki może być zjadane i wydalane przez zwierzęta w postaci odchodów. W środowiskach wodnych natomiast, zdaniem wielu autorów, główną rolę w procesach rozkładu odgrywają bakterie i grzyby. Mathews i Kowalczewski (1969) w Tamizie, a Pieczyńska (1972a) w pobrzeżu Jeziora Mikołajskiego nie zaobserwowali zależności między tempem ubywania materiału roślinnego z eksponowanych worków a wielkością oczek w siatce, z której były wykonane, co miało selekcjonować ewentualnych detrytofagów. Mathews i Kowalczewski (1969) nie stwierdzili także zależności pomiędzy tempem ubywania eksponowanych liści drzew a liczebnością makrofauny, która przedostała się do worków. Natomiast Odum i de la Cruz (1967) przytaczają dane, według których szybkość uwalniania fosforu z obumarłej trawy z rodzaju *Spartina* jest większa, gdy obok bakterii działają na nią pierwotniaki. Gasith i Ławacz (1976) podają wg różnych autorów, że początkowa szybkość rozkładu jest większa, jeżeli liście są rozdrabniane przez zwierzęta, zwłaszcza w ekosystemach strumieniowych. Berrie (1976) podaje, że liczebność *Gammariidae* w strumieniu wzrastała wyraźnie po okresie jesiennego opadu liści. Lammens i van der Veldde (1978) stwierdzili, że obumarłe liście *Nymphoides peltata* są chętnie zjadane przez *Asellus aquaticus* oraz przez *Stylaria lacustris* (L.) i *Lumbriculus variegatus* (O. F. Müll.). Harrison (1977) w doświadczeniach laboratoryjnych wykazał, że *G. oceanicus* znacznie przyspiesza destrukcję trawy morskiej w porównaniu z rozkładem zachodzącym jedynie przy udziale bakterii i pierwotniaków. Natomiast Gasith i Ławacz (1976) sugerują, że o ile w strumieniach znaczną rolę w procesach rozkładu mogą odgrywać bezkręgowce, to w jeziorach jest to kompensowane przez intensywniejszy rozkład mikrobiologiczny.

Dotychczasowe badania nad tempem rozkładu w środowisku wodnym dotyczyły w głównej mierze materiału roślinnego, co jak się wydaje, wynika zarówno z jego obfitości (Solski 1962 wg różnych autorów), jak i ze stosunkowo łatwych metod badań. Na podstawie licznych prac wnioskować można o bardzo powolnym włączaniu się do obiegu substancji zawartych w tkankach roślinnych. Liście drzew w rzece rozkładają się zależnie od gatunku w okresie do jednego roku (Mathews i Kowalczewski 1969), a w litoralu jeziornym nawet od 1 do 4 lat (Gasith i Ławacz 1976). Według Koreljakovej (1959) makrofity w ciągu trzech tygodni traciły 40% biomasy. Jedynie w niektórych częściach pobrzeża (Pieczyńska 1972a) destrukcja przebiega 10-krotnie szybciej niż w litoralu. Po 10 dniach rozkładu stwierdzono tam ubytek 40—60% biomasy trzciny i liści *Salix* sp. i aż 90% *P. perfoliatus*. Całkowity rozkład glonów zachodził w tych warunkach w ciągu 3—6 dni.

Spróbujmy ocenić, jak działalność zwierząt może przyspieszyć proces rozkładu materii organicznej. Porównując dane na temat czasu ubytku 50% biomasy kilku gatunków makrofitów uzyskane przez Bastarda (1979) w warunkach laboratoryjnych z czasem ubytku 50% biomasy fekaliiów *L. stagnalis*, karmionej świeżymi makrofitami (Kłodziejczyk i Martynuska 1980), zaobserwowano znacznie szybszy rozkład fekaliiów (odpowiednio 7—14 i 2 dni). Porównując zmiany

przewodnictwa elektrolitycznego wody, w której zachodził rozkład stwierdzamy (rys. 3), że w przypadku makrofitów kres szybkiego wzrostu przewodnictwa następował po około 15—20 dniach, zaś w przypadku



Rys. 3. Schemat zmian przewodnictwa elektrolitycznego wody pod wpływem rozkładu makrofitów i fekaliów *Lymnaea stagnalis* karmionej makrofitami (na podstawie danych Bastarda 1979 oraz Kołodziejczyka i Martynuskiej 1980)

Scheme of changes in water conductivity induced by the decomposition of macrophytes and faeces of *Lymnaea stagnalis* feed with macrophytes (based on data by Bastardo 1979 and Kołodziejczyk and Martynuska 1980)

fekaliów po ok. 10 dniach, co można interpretować jako efekt szybszego tempa rozkładu fekaliów. Także przejście makrofitów przez przewód pokarmowy ryby może przyspieszać ich dalszą destrukcję (Prejs 1976b).

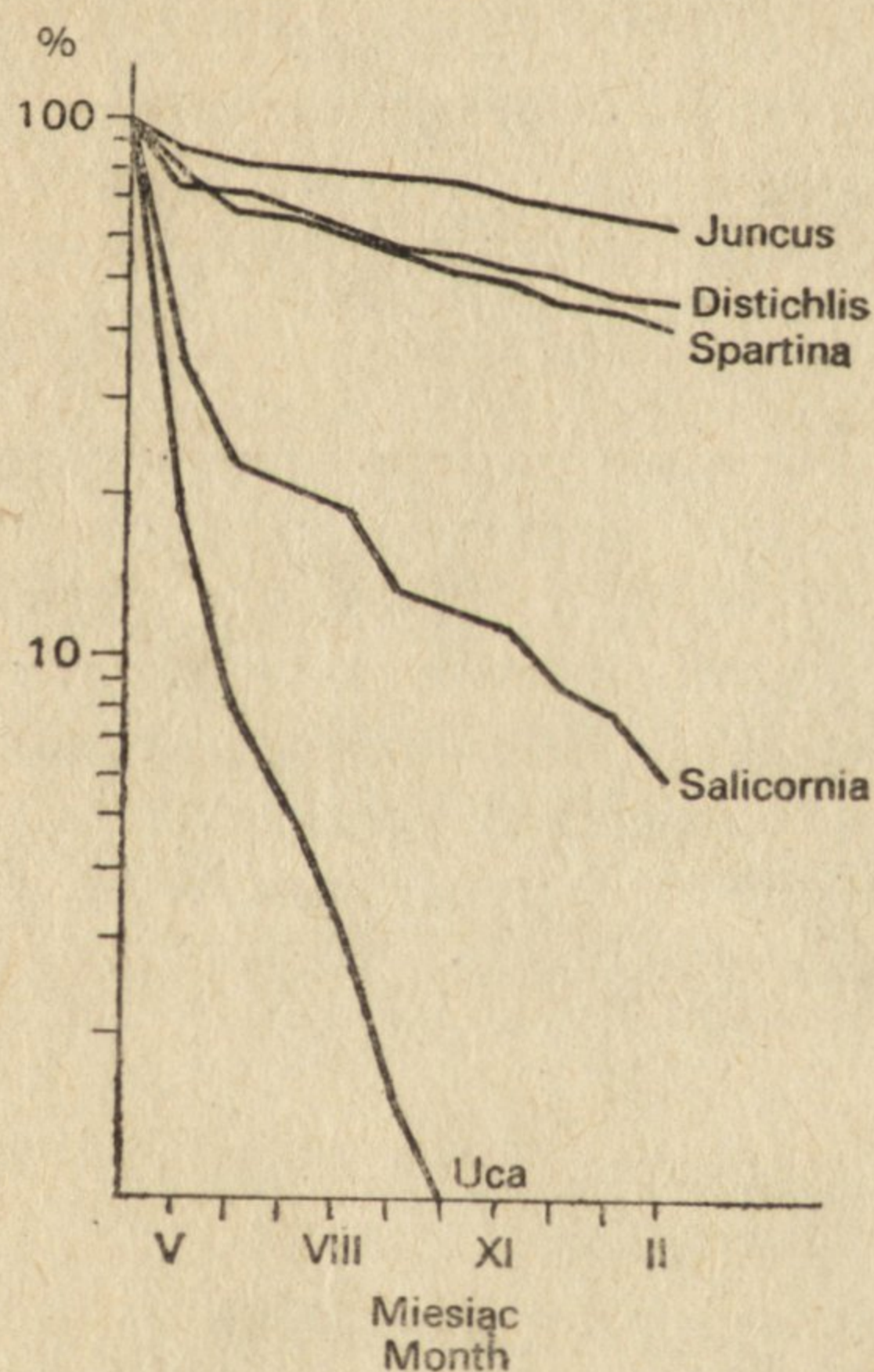
Jedną z przyczyn szybkiego rozkładu fekaliów może być znaczne rozdrobnienie cząstek pokarmu, obserwowane u bezkręgowców naroślinnych (G. J. Soszka 1975b), larw *Lepidoptera* (Głowacka 1976) oraz płoci i wzdregi (Prejs 1976b). Długość cząstek makrofitów w fekaliami *L. stagnalis* wynosi maksymalnie ok. 0,5—2,0 mm, będąc do ok. 100—300 razy mniejsza od długości podanych im jako pokarm roślin (Kołodziejczyk i Martynuska 1980). Stopień rozdrobnienia cząstek pokarmu zależy od wielkości kęsów, a więc od wielkości zwierzęcia, jest więc znacznie większy niż stwierdzony u ryb (Prejs 1976b).

W środowisku naturalnym jedną z przyczyn szybkiego „rozkładu” (rozumianego jako ubywanie, znikanie, a nie mineralizacja) fekaliów może być zjawisko kałożerności. Mały stopień strawienia cząstek pokarmu przechodzących do fekaliów podkreślała Głowacka (1976), a także Berrie (1976), który wskazywał na możliwość ich dalszego wykorzystania. Prejs (1976b) stwierdził, że fekalia ryb zawierają więcej azotu organicznego niż służące im za pokarm tkanki makrofitów (Ozimek i Balcerzak 1976), co także może zwiększać ich atrakcyjność jako pokarmu. Ladle (1972) podkreśla rolę fekaliów *Simulidae* jako źródła pokarmu bakterii i dennych bezkręgowców w potoku. Frömming (1956) i A. Wiktor (1958) stwierdzili zjawisko kałożerności u ślimaków lądowych. Według Lam mensa i van der Velde'a (1978) *Asellus aquaticus* może odżywiać się wyłącznie fekaliami osobni-

ków tego samego gatunku, karmionych rozkładającymi się liśćmi *Nymphoides peltata*.

Na temat rozkładu zwierząt wodnych niewiele dotąd wiadomo. Wyjątkiem jest zooplankton, którego rozkład w toni wodnej był badany przez wielu autorów (Skopincev 1949, Järnefelt 1955, Thomas 1955, Krause 1959, 1961, 1964, Devey 1964). Rozkład zooplanktonu zachodzi bardzo szybko, niekiedy całkowicie już w trakcie opadania w toni wodnej. Może to mieć istotne znaczenie dla obiegu pierwiastków w jeziorze, jeśli rozkład zajdzie w mieszającej się stale wodzie epilimnionu.

Bardzo skromnie przedstawiają się natomiast badania nad rozkładem makroorganizmów bezkręgowych. W słonych bagnach Georgii (Odum i de la Cruz 1967) krab *Uca pugnax* uległ całkowitemu rozkładowi po 180 dniach (rys. 4), podczas gdy po 300 dniach makrofity



Rys. 4. Porównanie tempa rozkładu roślin i zwierząt (wg Oduma i de la Cruza 1967)

Comparison of decomposition rates of plants and animals (acc. to Odum and de la Cruz 1967)

traciły od 6 do 65% suchej masy. Pełny rozkład ciał ślimaków: *Bithynia tentaculata* (L.), *Lymnaea (Radix)* sp. i *Theodoxus fluviatilis* (L.) w płytkim litoralu Jeziora Mikołajskiego w sierpniu zachodzi w czasie ok. 12 dni. Jednocześnie w muszlach *Theodoxus fluviatilis* i *Lymnaea (Radix)* sp. stwierdzono obecność larw *Chironomidae*, które być może odgrywają rolę w procesach rozkładu. W warunkach laboratoryjnych pełny rozkład miękkich części ślimaka *Planorbarius corneus* zachodzi w zbliżonym czasie (15 dni). Obserwacje akwariowe wskazują na intensywne wyżeranie martwych ciał ślimaków przez gupiki i wypławki.

Prawdopodobna więc staje się hipoteza, że to właśnie krótki (w porównaniu z roślinami) czas rozkładu martwego materiału zwierzęce-

go jest przyczyną braku detrytusu zwierzęcego w środowisku. Pamiętać też należy, że makrofity obumierają masowo jesienią, podczas gdy obumieranie zwierząt zachodzi prawdopodobnie w sposób bardziej równomierny w ciągu całego roku. Chociaż nie jest znany ilościowy aspekt tego zjawiska, może mieć ono duże znaczenie ze względu na szybki powrót do obiegu pierwiastków biogennych, a dla organizmów heterotroficznych dostarczać substancji pokarmowych wysokiej jakości.

7. Działalność mechaniczna zwierząt

Intensywnie badanym zagadnieniem jest przemieszczanie osadów przez zwierzęta. Badania te koncentrują się w strefie profundalnej. Berrie (1976) wskazuje wg różnych autorów na rolę *Tubificidae* i obunoga *Hyaella azteca* Saussure w mieszaniu osadów. Zestawienie danych na ten temat zawierają artykuły Rybaka (1969) oraz Górskiego i Rybaka (1975). Obok wymienionych wyżej zwierząt w mieszaniu osadów biorą udział *Chironomidae*, *Chaoborus* sp., *Copepoda*, owady w momencie przeobrażenia i niektóre ryby. Zjawisko to może przyspieszać destrukcję. Kajak i in. (1975a) oraz Wiśniewski (1976) podają, że 70% rocznego przyrostu osadów dennych może ulec destrukcji na skutek działalności *Tubificidae* (dane dla jezior mazurskich). Wzrost liczby bakterii (Krüger 1976) oraz biomasy i liczebności fauny dennej w stawach z osadami mieszanymi (karp + tołpyga) Wasilewska (1975) wiązała zarówno z dopływem fekaliów, jak i z mieszaniem osadów przez karpie. W litoralu, wobec stałego ruchu wody, samo przemieszczanie osadów przez zwierzęta nie będzie prawdopodobnie odgrywało tak istotnej roli jak w profundalu, natomiast przejście ich przez przewód pokarmowy powinno również przyspieszać destrukcję.

8. Uwagi końcowe

Zebrane informacje wskazują na istotną rolę makrofauny bezkręgowej w procesach produkcji i przekształcania detrytusu w litoralu jeziornym. Główną część detrytusu pochodzenia zwierzęcego stanowią fekalia, przy czym w przypadku drapieżników i nielicznych zwierząt roślinożernych będzie to detrytus powstający „na nowo” (z żywej materii), w przypadku zaś licznych organizmów detrytusożernych będziemy mieli tylko do czynienia z przekształcaniem już istniejącego detrytusu. Innym źródłem detrytusu będą szczątki roślinne i zwierzęce jako pozostałość po żerowaniu makrofauny, budowie przez nią domków, minowaniu tkanek makrofitów, itp. Zwierzęta wydzielają także rozpuszczoną materię organiczną, wiele z nich produkuje śluz, niektóre (małże) bisior, itp. Zwierzęta dostarczają też do środowiska detrytus w postaci własnych martwych ciał i ewentualnie wylinek. Spośród wymienionych rodzajów detrytusu stosunkowo najwięcej wiadomo o produkcji fekaliów, choćby na podstawie danych bioenergetycznych, oraz o wydzielaniu przyżyciowym. Brakuje zupełnie danych ilościowych na temat „naturalnej” śmiertelności makrofauny bezkręgowej, co nie pozwala nawet w przybliżeniu na ocenę ilości dopływającej tą drogą materii organicznej. Rozkład detrytusu pochodzenia zwierzęcego (ciała, fekalia) zachodzi

o wiele szybciej niż detrytusu roślinnego, jednak w porównaniu z informacjami na temat tego ostatniego liczba prac o rozkładzie martwej materii pochodzenia zwierzęcego jest bardzo skromna. Różnie jest oceniany udział makrofauny bezkręgowej w procesach destrukcji w litoralu jeziornym. Zazwyczaj podkreśla się główną rolę bakterii, jednak pewne dane, zwłaszcza fakt, że wiele organizmów zwierzęcych tej strefy odżywia się detrytusem, wskazują na konieczność ponownego rozpatrzenia tego problemu.

W świetle przytoczonych danych można stwierdzić, że makrofauna bezkręgową przyspiesza obieg pierwiastków biogenych w litoralu, rozkładając detrytus lub wytwarzając znaczne ilości łatwo rozkładanej materii organicznej. Niestety, większość z poruszonych zagadnień była dotychczas traktowana zbyt marginesowo i czeka na dokładniejsze opracowanie.

Piśmiennictwo

- Bastardo H. 1979 — Laboratory studies on decomposition of littoral plants — Pol. Arch. Hydrobiol. 26: 267—299.
- Berrie A. D. 1972 — The occurrence and composition of seston in the River Thames and the role of detritus as an energy source for secondary production in the river — Memorie Ist. ital. Idrobiol. 29 Suppl.: 437—483.
- Berrie A. D. 1976 — Detritus, micro-organisms and aquatic organisms in decomposition processes (W: The 17th symposium of the British Ecological Society, 15—18 April 1975. Red. J. M. Anderson, A. Macfadyen) — Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 323—338.
- Bownik L. J. 1970 — The periphyton on the submerged macrophytes of Mikołajskie Lake — Ekol. pol. A 18: 503—520.
- Calow P. 1975 — The feeding strategies of two freshwater gastropods, *Ancylus fluviatilis* Müll. and *Planorbis contortus* Linn. (*Pulmonata*), in terms of ingestion rates and absorption efficiencies — Oecologia (Berl.) 20: 33—49.
- Deevey E. S. 1964 — Preliminary account of fossilization of zooplankton in Rogers Lake — Verh. int. Verein. Limnol. 15: 981—992.
- Dobrowolski K. A. 1973 — Ptaki wodne i ich rola w ekosystemie jeziornym — Wiad. ekol. 19: 353—371.
- Edmondson W. T., Winberg G. G. 1971 — A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters — IBP Handbook No. 17, Blackwell Scientific Publications, Oxford, Edinburgh, ss. 358.
- Feliksiak S. 1938 — Badania biologiczno-morfologiczne nad otulką *Radix glutinosa* (O. F. Müller) — Arch. Nauk biol. Tow. nauk. warsz. 7: 1—56.
- Fischer Z. 1972a — The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Part II. Fish fed with animal food — Pol. Arch. Hydrobiol. 19: 65—82.
- Fischer Z. 1972b — The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). Part III. Assimilability of proteins, carbohydrates and lipids by fish fed with plant and animal food — Pol. Arch. Hydrobiol. 19: 83—95.

- Frömming E. 1956 — Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken — Duncker und Humblot, Berlin, ss. 313.
- Gasith A., Ławacz W. 1976 — Breakdown of leaf litter in the littoral zone of a eutrophic lake — Ekol. pol. 24: 421—430.
- Gliwicz Z. M. 1969a — Baza pokarmowa zooplanktonu jeziornego — Ekol. pol. B, 15: 205—223.
- Gliwicz Z. M. 1969b — Wykorzystanie produkcji pierwotnej przez konsumentów planktonowych w zależności od długości łańcucha pokarmowego — Ekol. pol. B, 15: 63—69.
- Gliwicz Z. M. 1974 — Status troficzny gatunków zooplanktonu słodkowodnego — Wiad. ekol. 20: 197—206.
- Głowacka I. 1976 — Odżywianie się larw *Lepidoptera* w litoralu jeziornym — Praca doktorska, Uniwersytet Warszawski, ss. 46.
- Gorbunov K. 1953. — Raspad ostatkov vyššich vodnych rastenij i ego ékologičeskaja rol' v vodoemach nižnej zony delty Volgi — Trudy vses. gidrobiol. Obšč. 5: 158—202.
- Górski T., Rybak J. I. 1975 — Czynniki wpływające na wymianę substancji pomiędzy mułem a wodą — Wiad. ekol. 21: 104—122.
- Harrison P. G. 1977 — Decomposition of macrophyte detritus in seawater: effects of grazing by amphipods — Oikos, 28: 165—169.
- Hillbricht-Ilkowska A., Patalas K. 1967 — Metody oceny produkcji i biomasy oraz niektóre problemy metodyki ilościowej zooplanktonu — Ekol. pol. B, 13: 149—172.
- Imhof G., Burian K. 1972 — Energy flow studies in a wetland ecosystem (Reed Belt of the Lake Neusiedler See) — Springer-Verlag, Wien, New York, ss. 15.
- Järnefelt H. 1955 — Über die Sedimentation des Sestons — Verh. int. Verein. Limnol. 12: 144—158.
- Jopkiewicz K. 1971 — Metoda oceny intensywności przemieszczania się tryptonu i osadów dennych w litoralu jeziornym — Wiad. ekol. 17: 296—301.
- Kajak Z. 1968 — Uwagi o stanie i potrzebach badań produkcji wtórnej w ekosystemach słodkowodnych — Ekol. pol. B, 14: 99—117.
- Kajak Z. 1977 — Odżywianie się tołpygi białej *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) a problem czystości wód — Wiad. ekol. 23: 258—268.
- Kajak Z., Ławacz W., Wiśniewski R. J., Rybak J. I., Dusoge K. 1975a — Ecosystem of the Mikołajskie Lake. The fate of organic matter of the profundal zone — Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 89—99.
- Kajak Z., Rybak J. I., Spodniewska I., Godlewska-Lipowa W. A. 1975b — Influence of the planktonivorous fish *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) on the plankton and benthos of the eutrophic lake — Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 301—310.
- Kalinowska A. 1976 — Rola populacji *Succinea putris* (L.) w krążeniu fosforu na dwu różnie użytkowanych łąkach — Praca doktorska, Uniwersytet Warszawski, ss. 105.
- Kaškin N. I. 1961 — O rozmerach ispol'zovanija vyššich vodnych rastenij nekotorymi bespozvonočnymi fitofagami (na primere Jachranskogo Vodochranilišča kanala Moskva—Volga) — Trudy murmansk. morsk. biol. Inst. 3: 170—184.

- Klekowski R. Z., Fischer Z. 1975 — Review of studies on ecological bioenergetics of aquatic animals — Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 345—373.
- Kołodziejczyk A., Martynuska A. 1980 — *Lymnaea stagnalis* (L.) — feeding habits and production of faeces — Ekol. pol. 28.
- Koreljakova I. J. 1959 — O raspade skošennoj pribrežno-vodnoj rastitel'nosti — Bjull. Inst. Biol. Vodochran. 3: 13—16.
- Krašennikova S. A. 1958 — Mikrobiologičeskie processy raspada vodnoj rastitel'nosti v litorali Rybinskogo vodochranilišča — Bjull. Inst. Biol. Vodochran. 2: 3—6.
- Krause H. R. 1959 — Biochemische Untersuchungen über postmortalen Abbau von totem Plankton unter aeroben und anaeroben Bedingungen — Arch. Hydrobiol. 24: 297—337.
- Krause H. R. 1961 — Einige Bemerkungen über den postmortalen Abbau von Süßwasser-Zooplankton unter Laboratorium und Freilandbedingungen — Arch. Hydrobiol. 57: 539—543.
- Krause H. R. 1964 — Zur Chemie und Biochemie der Zersetzung von Süßwasserorganismen, unter besonderer Berücksichtigung des Abbaues der organischen Phosphorkomponenten — Verh. int. Verein. Limnol. 15: 549—561.
- Krüger D. 1976 — Wpływ tołpygi białej na eutrofizację środowiska stawowego i produkcję rybacką. Część II. Zmiany mikroflory czynnej w przemianach azotowych (W: X Zjazd Hydrobiologów Polskich. Streszczenia komunikatów) — Toruń, 48—49.
- Kuznecov S. J. 1950 — Mikrobiologičeskaja charakteristika processov raspada organičeskogo veščestva v ilovych otłożenijach — Trudy Lab. sapropel. Otlož. 4: 15—28.
- Ladle M. 1972 — Larval *Simuliidae* as detritus feeders in chalk streams — Mem. Ist. ital. idrobiol. 29 Suppl.: 429—439.
- Lammens E. H. R. R., van der Velde G. 1978 — Observations on the decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kunze (*Menyanthaceae*) with special regards to the leaves — Aquat. Bot. 4: 331—346.
- Ławacz W. 1970 — Formy występowania materii organicznej w wodach i metody jej badania — Wiad. ekol. 16: 55—67.
- Ławacz W. 1971 — Substancje organiczne rozpuszczone w wodzie, ich pochodzenie i udział w krążeniu materii — Wiad. ekol. 17: 147—156.
- Łomnicki A., Kosior A., Kazimierczak T. 1965 — Ocena suchej masy uszkodzeń, dokonanych przez roślinożerców w runie lasu bukowego (*Fagetum carpaticum*) — Ekol. pol. B, 11: 61—67.
- Madsen B. L. 1972 — Detritus on stones in small streams — Mem. Ist. ital. idrobiol. 29 Suppl.: 385—403.
- Mathews C. P., Kowalczewski A. 1969 — Disappearance of leaf litter and its contribution to production in the River Thames — J. Ecol. 57: 543—552.
- Odum E. P. 1962 — Relationships between structure and function in the ecosystem — Japan. J. Ecol. 12: 108—118.
- Odum E. P., de la Cruz A. A. 1963 — Detritus as a major component of ecosystems — A.I.B.S. Bull. 13: 39—40.
- Odum E. P., de la Cruz A. A. 1967 — Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh-estuarine ecosystem — Am. Ass. Adv. Sci. Publ. 83: 383—388.

- Ozimek T., Balcerzak D. 1976 — Macrophytes (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczyńska) — Wyd. UW, Warszawa, 33—54.
- Phillipson J. 1969 — Energetyka ekologiczna — PWN, Warszawa, ss. 84.
- Pieczyńska E. 1970 — Peryfiton jako pokarm zwierząt wodnych — Wiad. ekol. 16: 133—144.
- Pieczyńska E. 1972a — Ecology of the eulittoral zone of lakes — Ekol. pol. 20: 637—732.
- Pieczyńska E. 1972b — Rola materii allochtonicznej w jeziorach — Wiad. ekol. 18: 131—140.
- Pieczyńska E. 1976 — Drainage basin and allochthonous input (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczyńska) — Wyd. UW, Warszawa, 27—32.
- Prejs A. 1976a — Fishes and their feeding habits (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczyńska) — Wyd. UW, Warszawa, 155—171.
- Prejs A. 1976b — The role of fish in the detritus formation (W: Selected problems of lake littoral ecology. Red. E. Pieczyńska) — Wyd. UW, Warszawa, 173—179.
- Prejs A., Blaszczyk M. 1977 — Relationships between food and cellulase activity in freshwater fishes — J. Fish. Biol. 11: 447—452.
- Prus T. 1972 — Energy requirement, expenditure and transformation efficiency during development of *Asellus aquaticus* L. (Crustacea, Isopoda) — Pol. Arch. Hydrobiol. 19: 97—112.
- Rehbronn E. 1937 — Beiträge zur Fischereibiologie märkischer Seen. II. Das natürliche Nahrungsangebot, insbesondere des Aufwuchs, und die Ernährung der Fischnährtiere im Litoral eines eutrophen Sees — Z. Fisch. 35: 283—345.
- Rich P. H., Wetzel R. G. 1978 — Detritus in the lake ecosystem — Am. Nat. 112: 57—71.
- Russel-Hunter W. D. 1970 — Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology — The Macmillan Company, London, ss. 306.
- Rybak J. I. 1969 — Przegląd badań nad osadami dennymi jezior — Ekol. pol. B, 15: 19—30.
- Skadovskij S. N. 1949 — Faktory nakoplenija i preobrazovanija organičeskogo veščestva ilovyh otložnij — Trudy Lab. sapropel. 2: 169—184.
- Skopincev B. A. 1949 — O skorosti razloženija organičeskogo veščestva otmeršego planktona — Trudy vses. gidrobiol. Obšč. 1: 34—43.
- Smirnov N. N. 1961 — Consumption of emergent plants by insects — Verh. int. Verein. Limnol. 14: 232—263.
- Solski A. 1962 — Mineralizacja roślin wodnych. I. Uwalnianie fosforu i potasu przez wymywanie — Pol. Arch. Hydrobiol. 10: 168—196.
- Soszka G. J. 1975a — The invertebrates on submerged macrophytes in three Masurian lakes — Ekol. pol. 23: 371—391.
- Soszka G. J. 1975b — Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral — Ekol. pol. 23: 393—415.
- Soszka H. 1974 — *Chironomidae* associated with pond-weeds in the Mikołajskie Lake — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol. 22: 369—376.
- Stachurski A., Zimka J. R. 1975 — Leaf fall and the rate of litter decay in some forest habitats — Ekol. pol. 23: 103—108.

- Stańczykowska A. 1960 — Charakter występowania mięczaków na kilku gatunkach roślin wodnych — *Ekol. pol. B*, 6: 333—338.
- Stańczykowska A. 1968 — Możliwości filtracyjne populacji *Dreissena polymorpha* Pall. w różnych jeziorach jako czynnik wpływający na obieg materii w jeziorze — *Ekol. pol. B*, 14: 265—269.
- Suščenija L. M. 1968 — Detrit i ego rol' v produkcjonnom processe v wodno-mach — *Gidrob. Ž.* 2: 77—84.
- Szczepański A. 1975 — Deciduous leaves as a source of organic matter in lakes — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, Sér. Sci. biol.* 13: 215—217.
- Thomas E. A. 1955 — Sedimentation in oligotrophen und eutrophen Seen als Ausdruck der Produktivität — *Verh. int. Verein. Limnol.* 13: 383—393.
- Traczyk H., Traczyk T. 1967 — Błąd w oszacowaniu biomasy uszkodzeń liści — *Ekol. pol. B*, 13: 339—343.
- Trama F. B. 1972 — Transformation of energy by an aquatic herbivore (*Stenonema pulchellum*) Ephemeroptera — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 19: 113—121.
- Úlehlová B. 1973 — Rates of decomposition processes in the Nesyt fishpond — Littoral of the Nesyt fishpond — *Studie čsl. Akad. Věd.* 15: 135—137.
- Úlehlová B. 1976 — Microbial decomposers and decomposition processes in wetlands — *Studie čsl. Akad. Věd.* 17: 1—112.
- Úlehlová B. 1978 — Decomposition processes in the fishpond littoral (W: Pond littoral ecosystems. Red. D. Dykyjová, J. Květ) — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 341—353.
- Urban E. 1975 — The mining fauna in four macrophytes species in Mikołajskie Lake — *Ekol. pol.* 23: 417—435.
- Wasilewska B. W. 1976 — Wpływ tołpygi białej na eutrofizację środowiska stawowego i produkcję rybacką. V. Fauna denna (W: X Zjazd Hydrobiologów Polskich. Streszczenia komunikatów) — Toruń, 132—133.
- Wiktor A. 1958 — Z biologii odżywiania się ślimaków — *Przegl. zool.* 2: 125—146.
- Wiktor J. 1963 — Research on the ecology of *Dreissensia polymorpha* Pall. in the Szczecin Lagoon (Zalew Szczeciński) — *Ekol. pol. A*, 11: 275—280.
- Wiśniewski J. R. 1976 — Rola *Tubificidae* w mieszaniu osadów dennych w jeziorach o różnej trofii (W: X Zjazd Hydrobiologów Polskich. Streszczenia komunikatów) — Toruń, 136—137.
- Wolnicka E. 1978 — Detrytus i zasiedlająca go makrofauna w pobrzeżu Jeziora Żarnowieckiego — Praca magisterska, Uniwersytet Warszawski, ss. 20.

Summary

The role of invertebrates macrofauna in formation and transformation of detritus in lake littoral (Figs. 1, 2) is analysed on the basis of literature data. The majority of animals feed on detritus and all organisms excrete it in the form of faeces. Considerable amounts of detritus are excreted, 80% of consumption, as regards plant food, adding also excretion in the form of mucus and DOM. Faeces are decomposed quickly, or may be a source of food for some invertebrates. Animals also form detritus as a result of damaging considerable amounts of live organic matter when feeding, mining or building cases. Dead animal organisms are not much investigated source of detritus. There are no data on

“natural” mortality of organisms, because mortality is usually calculated on the basis of the number of individuals that survived. This does not allow to distinguish the “natural” mortality from that as a result of predators’ pressure, and therefore to divide organic matter entering the detritus food chain from that entering the grazing food chain. Nevertheless 60—100% of live littoral organisms has to be found after death in the detritus pool.

The participation of macrofauna in decomposition in aquatic ecosystems is an interesting problem. Although many scientists point to the leading role of microorganisms, there are still data suggesting the possibility of accelerating this process by macrofauna, especially as the majority of animals organisms of this zone feeds on detritus. Mixing of sediments and acceleration of their decomposition by animals, observed in profundal, will probably be also intense in the littoral zone.