

Krystyna Prejs

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

## Nicienie roślinożerne a owady związane z wodnymi i lądowymi roślinami naczyniowymi

Plant feeding nematodes and insects  
associated with aquatic  
and terrestrial vascular plants

Powszechnie wiadomo, że nicienie pod względem liczby gatunków roślinożer-nych<sup>1</sup> ustępują tylko owadom. U obu tych grup mamy do czynienia z różnorodnością zależności roślina – roślinożerca, począwszy od niespecyficznego wykorzystywania roślin jako pokarmu, aż do wytworzenia się bardzo wyspecjalizowanych zależności określanych jako układ żywiciel – pasożyt. Stąd w artykule tym, poświęconym przede wszystkim nicieniom roślinożernym, owady stały się swego rodzaju punktem odniesienia. Poza porównaniem bogactwa gatunkowego nicieni i owadów żyjących kosztem lądowych i wodnych roślin naczyniowych, podjęłam analizę liczby gatunków roślinożerców zasiedlających różne grupy ekologiczne roślin różniących się stopniem związania ze środowiskiem wodnym. Ponadto próbuję wykazać prawidłowości w intensywności i tempie kolonizacji roślin wodnych przez te zwierzęta należące przecież do odległych grup systematycznych.

Ewolucja pasożytnictwa wśród nicieni związanych z roślinami naczyniowymi przebiegała w dwóch podstawowych kierunkach (W a s i l e w s k a 1972, S i d d i q i 1983). Pierwszy – to przejście od ektopasożytnictwa, poprzez „wędrujące” endopasożytnictwo, do osiadłego endopasożytnictwa. Z tym ostatnim wiąże się szereg adaptacji morfologicznych i fizjologicznych (zgrubiałe, nieruchome samice produkujące olbrzymią liczbę jaj). Druga droga, dotycząca ektopasożytów, przebiegała od prostego, niespecyficznego odżywiania się epidermą i komórkami kory pierwotnej (formy migrujące) do odżywiania się w ściśle określonym miejscu (formy osiadłe). Wśród nematologów co pewien czas odżywiają kontrowersje czy nie nazbyt pochopnie szafuje się terminem „pasożyt” w stosunku do wszystkich nicieni fitofagów. Dla przykładu Y e a - t e s (1971) uważa, że termin „pasożyt” powinien być ograniczony tylko do form osiadłych, pozostałe należy traktować po prostu jako fitofagi. Z drugiej jednak strony parazytologowie często pomijają w swoich rozważaniach bezkręgowce związane z roślinami, aczkolwiek wiele spośród nich w pełni odpowiada definicji pasożytnictwa (P r i c e 1977). Konsekwentnie, w wielu swoich badaniach Price postrzega relacje roślina – owady roślinożerne jako

<sup>1</sup> Dla celów niniejszego artykułu termin „roślinożerność” został ograniczony do odżywiania się żywymi roślinami wyższymi.

zależności żywiciel – pasożyt, co w znacznym stopniu ułatwia poszukiwanie uogólnień i prawidłowości.

Zarówno owady jak i nicienie odżywiające się naczyniowymi roślinami wodnymi wywodzą się od przodków lądowych. W obu grupach spotyka się też gatunki typowo lądowe, minujące części nadwodne roślin i mogące wędrować wzdłuż łodyg i kłaczy, nie stykając się jednak bezpośrednio ze środowiskiem wodnym.

U nicieni fitofagizm rozwinął się niezależnie w obrębie dwóch rzędów: *Tylenchida* s.l. i *Dorylaimida*. Podstawową adaptacją morfologiczną u przedstawicieli obu rzędów jest ruchomy, drożny sztylecik służący do nakłuwania ścian komórkowych i wysysania płynnej zawartości. Większość gatunków nicieni fitofagów związana jest z roślinami lądowymi; ich liczba stopniowo maleje od roślin ziemno-wodnych, poprzez wynurzone, do roślin zanurzonych, w których dotychczas zanotowano tylko kilkanaście gatunków (tab. I). Zwraca uwagę znacznie wyższy, w porównaniu z innymi roślinami błotnymi, udział gatunków roślinożernych na roślinie uprawnej jaką jest ryż (*Oryza sativa*).

Tab. I. Liczba gatunków nicieni fitofagów stwierdzonych na roślinach lądowych, ziemno-wodnych i wodnych. Na podstawie danych: 1 – Maggenti (1981), 2 – Gerberin. (1987)

Number of phytophagous nematode species associated with terrestrial, wetland and aquatic plants. Based on: 1 – Maggenti (1981), 2 – Gerber et al. (1987)

Rząd Order	Lądowe Terrestrial (1)	Ziemno-wodne (błotne) Wetland (2)	Wodne – Aquatic (2)	
			wynurzone emergent	zanurzone submerged
<i>Tylenchida</i>	2000	70–134*	33	16
<i>Dorylaimida</i>	200	10	2	2

\* Nicienie zarejestrowane na ryżu (*Oryza sativa*).  
Nematodes found on rice (*Oryza sativa*).

Dane zawarte w tabeli I należy traktować jako orientacyjne, przede wszystkim ze względu na dużą dysproporcję w stopniu zaawansowania badań na lądzie i w wodzie. Poza tym, dane te dotyczą nicieni w skali globalnej i zwykle na mniejszych obszarach geograficznych spotyka się znacznie niższą liczbę gatunków. Dla przykładu w Polsce zanotowano ok. 100 gatunków fitofagów lądowych (Wasilewska 1981) i tylko 10 wodnych (Prejs – dane nie publ.). Z terenów ZSRR znanych jest ponad 200 gatunków lądowych *Tylenchida* (Tulaganovi i Usmanova 1975) i tylko 15 spotykanych w roślinach wodnych (Gagarin 1978). Nieco więcej gatunków (38) zarejestrowano w roślinach wodnych zbiorników i cieków Florydy (Esserin in. 1985), ale i tak jest to tylko mała część gatunków nicieni związanych z roślinami lądowymi na tym terenie. Zbyt mało badań nad nicieniami w środowisku wodnym utrudnia wyciąganie daleko idących wniosków. Niemniej, stwier-

dzenie większej liczby gatunków nicieni fitofagów na Florydzie w porównaniu ze strefą klimatu umiarkowanego może świadczyć o intensywniejszej akumulacji gatunków w roślinach wodnych strefy międzyzwrotnikowej, wynikającej być może z większego bogactwa roślin wodnych oraz dłuższego sezonu wegetacyjnego.

W tkankach roślin wodnych zarejestrowano dotychczas występowanie kilkudziesięciu gatunków nicieni (przegląd piśmiennictwa: Gerber i Smart 1987, Prejs 1987, 1988). Wśród nich można wyróżnić formy typowo wodne, amfibionty oraz gatunki „współcześnie” lądowe, w tym także takie, które wykazują znaczny stopień specjalizacji w stosunku do lądowych roślin żywicielskich. Wśród gatunków określanych jako typowo wodne jak dotąd nie udało się znaleźć prawdziwego roślinożercy. Często i licznie spotykane w tkankach części podziemnych roślin wodnych *Dorylaimidae* (*Dorylaimus* i *Laimydorus*) skupiają się przede wszystkim w gnijących miejscach na kłączach (Prejs 1986a).

Analiza treści przewodów pokarmowych oraz preferencje pokarmowo-siedliskowe wskazują na wszystkożerność tych nicieni oraz świadczą o tym, że wykorzystują one rośliny wodne jako miejsce okresowego schronienia. Dwa inne często występujące w tkankach roślin wodnych *Dorylaimida*, głównie amfibiontyczne rodzaje *Calolaimus* i *Chrysonemoides*, mogą być uznane najwyżej za fakultatywne fitofagi (Prejs 1987). Do obligatoryjnych fitofagów należy natomiast większość spotykanych w makrofitach *Tylenchida*. Poza rodzajem *Hirschmanniella*, reprezentowanym przez liczne gatunki występujące przede wszystkim w środowiskach podmokłych (opisano dotychczas ponad dwadzieścia gatunków), większość roślinożernych *Tylenchida* preferuje środowisko lądowe. Dane na temat występowania szeregu lądowych *Tylenchida* w roślinach wodnych dotyczą w dużej mierze pojedynczych znalezisk i stąd trudno osądzić, które z nich są na etapie przystosowywania się do życia w środowisku wodnym, a które znalazły się w nim przypadkowo.

Z porównania zagęszczenia nicieni penetrujących części podziemne trzech gatunków rdestnic (rośliny zanurzone) w trzydziestu jeziorach Polski Północnej (Prejs 1986b) wynika, że najpowszechniejszymi fitofagami, osiągającymi niejednokrotnie bardzo wysokie zagęszczenia, są nicienie w rodzaju *Hirschmanniella*, głównie *H. gracilis*. Nicienie z tego rodzaju znane są jako pasożyty korzeni ryżu. Części zielone zanurzonych roślin wodnych są atakowane przez nicienie z rodzaju *Aphelenchoides*, głównie *A. fragariae* (Gerber i Smart 1987). Z rodzajem *Aphelenchoides* kojarzy się kilka bardzo groźnych szkodników roślin uprawnych. Jeden z nich, wspomniany już *A. fragariae* (popularna nazwa węgorzek truskawkowiec) jest szkodnikiem truskawek oraz różnych roślin ozdobnych, zaś *A. besseyi* znany jest głównie jako szkodnik ryżu (Brzeski i Sandner 1974). W korzeniach ryżu oprócz stosunkowo mało wyspecjalizowanych wędrujących pasożytów (np. *Aphelen-*

*choides*, *Ditylenchus*, *Hirschmanniella*) spotyka się także formy osiadłe (*Heterodera*, *Meloidogyne*), w tym znane nie tylko nematologom, bardzo groźne dla rolnictwa gatunki jak mątwik burakowy czy mątwik korzeniowy.

Oprócz ryżu także inne uprawiane w strefie międzyzwrotnikowej gatunki roślin ziemno-wodnych (np. taro *Colocasia esculenta*, żółtosocza *Xanthosoma sagittifolium*) są żywicielami niepomiarnej liczby gatunków nicieni niż rośliny dziko rosnące. Byłoby to potwierdzeniem niejednokrotnie obserwowanego w środowisku lądowym większego bogactwa roślinożerców w roślinach rosnących w skupieniach i zajmujących duże obszary w porównaniu z roślinami rozproszonymi.

Tab II. Liczba gatunków roślinożernych owadów w obrębie poszczególnych rzędów oraz najliczniejszych w roślinożerze rodzin. Na podstawie danych: 1 — Price (1984a), 2 — Gaevskaja (1966)

Number of herbivorous insect species within different orders and the largest families. Based on: 1— Price (1984a), 2 — Gaevskaja (1966)

Takson Taxon	Rośliny lądowe Terrestrial plants (1)	Rośliny wodne Aquatic plants (2)
Rząd — Order		
<i>Lepidoptera</i>	2233	75
<i>Homoptera</i>	978	55
<i>Diptera</i>	922	148
<i>Coleoptera</i>	909	117
<i>Hymenoptera</i>	435	0
<i>Hemiptera</i>	238	4
<i>Thysanoptera</i>	183	1
Rodzina — Family		
<i>Curculionidae</i>	509	47
<i>Aphididae</i>	365	30
<i>Agromyzidae</i>	323	26
<i>Noctuidae</i>	298	34
<i>Chrysomelidae</i>	248	65
<i>Olethreutidae</i>	216	1

Prawidłowości wynikające z analizy występowania nicieni znajdują potwierdzenie u owadów (tab. II). Szczególnie zwraca uwagę ogromna przewaga liczby gatunków związanych z roślinnością lądową, zarówno w obrębie poszczególnych rzędów jak i najliczniejszych w roślinożerze rodzin. Oczywiście dane dotyczące liczby gatunków należy traktować z ostrożnością, przede wszystkim ze względu na pewną ich nierównocенność i ograniczony charakter (głównie strefa klimatu umiarkowanego), jak i po części ze względu na to, iż pochodzą z nie najnowszych już prac. Jednakże, wśród prac z lat 70. i 80., wśród których zresztą nie ma tak wszechstronnego i syntetycznego opracowania jak praca

Gaevskiej, nie znalazłam jak dotąd takich danych, które mogłyby istotnie zmienić proporcje między liczbą gatunków porównywanych środowisk.

Liczba gatunków owadów odżywiających się roślinami wodnymi wyraźnie spada w miarę „oddalania” się od lądu (tab. III). Z roślinnością wynurzona związanych jest ok. 200 gatunków owadów fitofagów, podczas gdy na roślinach zanurzonych stwierdzono tylko kilkanaście gatunków, należących do zaledwie kilku rodzin owadów. Należą tu *Chironomidae* i *Ephydriidae* z *Diptera*, *Chrysomelidae* i *Curculionidae* (*Coleoptera*) oraz motyle z rodziny *Pyralidae*. Roślinami naczyniowymi odżywiają się także inne wodne owady, przede wszystkim

Tab. III. Liczba gatunków owadów fitofagów związanych z różnymi grupami ekologicznymi roślin słodkowodnych (wg G a e v s k a j a 1966)

Number of herbivorous insect species associated with different ecological groups of fresh water plants (acc. to G a e v s k a j a 1966)

Takson Taxon	Grupa ekologiczna roślin Ecological group of plants		
	wynurzone emergent	o ilościach pływających with floating leaves	zanurzone submerged
<i>Diptera:</i>			
<i>Agromyzidae</i>	26	0	0
<i>Chironomidae</i>	26	7	12
<i>Chloropidae</i>	3	0	0
<i>Ephydriidae</i>	3	5	3
<i>Itonidae</i>	7	0	0
<i>Tipulidae</i>	4	0	0
<i>Coleoptera:</i>			
<i>Chrysomelidae</i>	46	9	2
<i>Curculionidae</i>	31	11	3
<i>Lepidoptera:</i>			
<i>Noctuidae</i>	34	1	0
<i>Pyralidae</i>	13	3	8

larwy szeregu gatunków *Limnephilidae* (*Trichoptera*), zwykle jednak żywa tkanka roślinna nie jest ich jedynym pokarmem (C u m m i n s 1973, G . J . S o s z k a 1975). Dotyczy to także minujących rośliny *Chironomidae*, które, jak np. larwy *Glyptotendipes* ex. gr. *gripekoveni*, odżywiają się przede wszystkim glonami peryfitonowymi (H . S o s z k a 1974), a wewnątrz rośliny naczyniowej, podobnie jak szereg gatunków nicieni, wykorzystują jako miejsce okresowego schronienia.

Rośliny wynurzone, a właściwie ich pędy wynurzone nad wodę, są żywicielami znacznie większej liczby gatunków owadów niż rośliny typowo wodne. Wynika to m.in. z tego, że są one atakowane przez gatunki lądowe, nie

stykające się w swoim rozwoju z wodą. Taką sytuację obserwowano na pędach *Phragmites australis* (S k u h r a v y 1978, v a n d e r T o o r n i M o o k 1982). Zwykle pędy trzciny na stanowiskach położonych na lądzie były w dużo większym stopniu kolonizowane przez owady roślinożerne niż rośliny rosnące w wodzie. L a w t o n i P r i c e (1979) podają, że dla *Agromyzidae* minujących tkanki roślin lądowych, rośliny wodne mogą stanowić poważną barierę w rozprzestrzenianiu się, jako że woda jest bardzo niedogodnym środowiskiem dla poczwerek.

Tradycyjnie przyczyn tak znacznego ubóstwa gatunkowego wśród roślinożernych owadów wodnych upatruje się przede wszystkim w trudnościach z adaptacją do oddychania w środowisku wodnym. Owady roślinożerne nie stanowią zresztą żadnego wyjątku i są raczej potwierdzeniem niewielkiego sukcesu ewolucyjnego całej grupy owadów w opanowywaniu środowiska wodnego. Jak podaje P e n n a k (1953), zaledwie 4% wszystkich gatunków owadów można określić jako wodne.

Wprawdzie przewaga liczby gatunków lądowych nad wodnymi wśród nicieni roślinożernych jest równie znaczna jak w świecie owadów, ale z oczywistych względów nie może być ona wynikiem trudności w adaptacji do oddychania w środowisku wodnym. Przecież nicienie wywodzą się ze środowiska wodnego i de facto nawet żyjąc w glebie czy w roślinie są związane z mikrośrodowiskiem wodnym (woda kapilarna w porach glebowych lub uwodnione tkanki roślinne).

Warto w tym miejscu sięgnąć do rozważań H u b e n d i c k a (1962) nad ubóstwem gatunkowym fauny hololimnicznej w porównaniu z fauną morską czy lądową. Przyczyn ubóstwa gatunkowego, świadczącego o wolnej lub nieefektywnej ewolucji, autor upatruje głównie we względnej krótkotrwałości środowisk słodkowodnych (niedawne zlodowacenie), podkreślając przy tym dużą ich zmienność, zarówno przestrzenną jak i czasową, oraz będący jej wynikiem brak ciągłości nie sprzyjający wytwarzaniu trwałych adaptacji. Wyjątkiem są tu bardzo stare jeziora, gdzie specjacja przebiegała bardzo intensywnie i endemizm przejawia się nawet na poziomie rodzaju. Poglądy H u b e n d i c k a (1962) uzupełniają hipotezę F i s c h e r a (1960) na temat czasu w skali ewolucyjnej i stabilności klimatycznej, wnosząc do niej nowe argumenty z dziedziny fauny słodkowodnej. Większość grup fauny słodkowodnej charakteryzuje się szerokim rozprzestrzenieniem geograficznym i eurytopowością — cechą bardzo dogodną przy kolonizacji nowych środowisk. Zdolności kolonizacyjne bezkręgowców słodkowodnych są jedną z ważniejszych adaptacji w mało stabilnych środowiskach. Dotyczy to także naczyniowych roślin wodnych, których bardzo skuteczne metody rozprzestrzeniania się są według H u t c h i n s o n a (1975) związane z przejściowym charakterem większości zbiorników słodkowodnych.

W rozważaniach na temat ewolucji fauny słodkowodnej H u b e n d i c k (1962) pominął faunę merolimniczną, do której należą m.in. nicienie fitofagi

i owady wodne. W obrębie obu grup większość gatunków odżywiających się obligatoryjnie tkanką roślinną należy do amfibiontów. Wśród typowo wodnych nicieni i larw owadów powszechna jest raczej wszystkożerność niż specjalizacja pokarmowa. Wynurzone rośliny wodne w porównaniu z roślinami zanurzonymi są żywicielami większej liczby roślinożerców, w tym także gatunków lądowych.

Niestety, jak wspomniałam poprzednio, ze względu na fragmentaryczność danych o występowaniu szeregu fitofagów w roślinach wodnych, trudno jest ocenić stopień ich związania z środowiskiem wodnym. Nie ulega natomiast wątpliwości, że kolonizacja roślin wodnych przez fitofagi postępuje od roślin lądowych, najprawdopodobniej poprzez rośliny ziemno-wodne. Tempo kształtowania się zgrupowań roślinożerców jest różne w różnych sytuacjach ekologicznych. Jak podaje Southwood (1985), w procesie adaptacji owadów do roślin żywicielskich istotna jest zarówno kolonizacja, której intensywność zależy od wielkości obszaru zajmowanego przez rośliny, jak i predylekcja – zwykle większa w stosunku do roślin spokrewnionych.

Działalność człowieka może znacznie przyspieszyć akumulację fitofagów. Duże skupienia roślin w uprawach (np. ryż, taro oraz szereg innych tropikalnych roślin ziemno-wodnych) stwarzają dogodne warunki do rozwoju eurytopowych gatunków roślinożerców, mogących następnie przenikać do roślin wodnych znajdujących się w sąsiedztwie. Analogiczne zjawisko przenikania fitofagów dotyczy prawdopodobnie wszystkich roślin rosnących w strefie styku ląd–woda. Dużym ułatwieniem w rozprzestrzenianiu się organizmów są wszelkiego rodzaju rowy melioracyjne, kanały oraz sztuczne zbiorniki wodne. Dowodem tego jest obecność licznych gatunków nicieni pasożytów roślin uprawnych w wodzie służącej do nawadniania, a niejednokrotnie nawet w wodociągach (Faulkner i Blander 1967, Mott i Harrison 1983). Także inwazyjny rozwój i coraz szerszy zasięg takich roślin jak hiacynt wodny (*Eichhornia crassipes*), *Hydrilla verticillata* i szeregu innych może przyczyniać się do rozprzestrzeniania się ich egzotycznych szkodników. Podobne problemy wiążą się z komercyjną hodowlą tropikalnych roślin akwariowych, czy coraz powszechniejszą uprawą roślin tropikalnych w szklarniach.

Jak wspomniałam poprzednio, ryż jest gospodarzem znacznie większej liczby gatunków nicieni niż inne, dziko rosnące rośliny wodne (tab. I). Dotyczy to także owadów szkodników ryżu, na którym znaleziono 800 gatunków – wśród nich znaczna część to endemity (Kiritańi 1979). Poza wnioskiem o intensywniejszej kolonizacji przez roślinożerce roślin uprawnych, dane te świadczą o znacznym tempie procesów adaptacyjnych. Zatem sięgający kilku tysięcy lat okres upraw ryżu w Azji, aczkolwiek krótki w skali geologicznej, może być istotny z punktu widzenia ewolucji gatunków.

Strong i in. (1977) kwestionują przydatność hipotezy na temat czasu ewolucyjnego (sensu Fischer 1960) w rozważaniach nad układami roślina–roślinożerca. Swoje zdanie na ten temat opierają na wynikach analizy

tempa kolonizacji przez szkodniki takich gatunków roślin uprawnych, jak trzcina cukrowa czy kakao, introdukowanych w odmiennym czasie w różnych rejonach świata. *L a w t o n i P r i c e* (1979) doszli jednak do nieco innych wniosków na podstawie analizy bogactwa gatunkowego pasożytniczych *Agromyzidae* na roślinach baldaszkowatych. Autorzy piszą, że wprawdzie akumulacja szkodników, przede wszystkim gatunków mało wyspecjalizowanych, na roślinach introdukowanych przebiega zazwyczaj bardzo szybko, to jednak w wypadku gatunków bardziej wyspecjalizowanych (minujące, tworzące galasy) taki proces przebiega w ciągu długiego czasu ewolucyjnego.

Do najważniejszych czynników wpływających na bogactwo gatunkowe roślinożerców należą według *S o u t h w o o d a* (1985) następujące cechy roślin gospodarzy: 1) zagęszczenie i rozprzestrzenienie geograficzne, 2) czas przez jaki zasiedlają dany region, 3) liczba gatunków pokrewnych, 4) wielkość warunkująca różnicowanie siedlisk oraz 5) długość życia. Dyskusja na temat mechanizmów determinujących bogactwo gatunkowe różnych zgrupowań trwa od dłuższego czasu i wnioski z niej płynące stały się już wiedzą podręcznikową (np. *P i a n k a* 1981, *P r i c e* 1984a). W każdym razie zwykle trudno jest mówić o działaniu jednego czynnika i, jak pisze *P r i c e* (1984b), nie należy pytać o to, która z szeregu hipotez jest prawdziwa, ale raczej, który ze wszystkich możliwych mechanizmów odgrywa najważniejszą rolę w określonej sytuacji środowiskowej.

Reasumując, wydaje się, że w sytuacji większości zbiorników słodkowodnych, a szczególnie ich stref porośniętych roślinnością naczyniową, najważniejszymi przyczynami ubóstwa gatunkowego roślinożernych nicieni i najpewniej owadów w porównaniu z lądem jest względna krótkotrwałość środowiska oraz jego niestabilność w czasie i przestrzeni. Można jednak sądzić, że w czasach nowożytnych, głównie za sprawą działalności człowieka, mamy do czynienia ze znacznym przyspieszeniem akumulacji gatunków roślinożernych w makrofitach wodnych.

Paniom Ewie Pieczyńskiej i Annie Kalinowskiej serdecznie dziękuję za krytyczne przejście pierwszej wersji tekstu.

### Piśmiennictwo

- B r z e s k i M. W., S a n d n e r H.* 1974 — Zarys nematologii — PWN, Warszawa.  
*C u m m i n s K. W.* 1973 — Trophic relations of aquatic insects — *Am. Rev. Entomol.* 18: 183—206.  
*E s s e r R. P., B u c k i n g h a m G. R., B e n n e t C. A., H a r k c o m K. J.* 1985 — A survey of phytoparasitic and free living nematodes associated with aquatic macrophytes in Florida — *Proc. Soil Crop Sci. Soc. Florida*, 44: 150—155.  
*F a u l k n e r L. R., B o l a n d e r W. J.* 1967 — Occurrence of large nematode populations in irrigation canals of South Central Washington — *Nematologica*, 12: 591—600.  
*F i s c h e r A. G.* 1960 — Latitudinal variation in organic diversity — *Evolution*, 14: 64—81.

- G a e v s k a j a N. S. 1966 — Rol vyšších vodných rastenij v pitanii životnych presnych vod — Nauka, Moskva.
- G a g a r i n V. G. 1978 — O nematodach kornevoj sistemy presnovodnych makrofitov — Tr. Inst. Biol. Vnutr. Vod AN SSSR, 39: 33—45.
- G e r b e r K., S m a r t G. G. 1987 — Plant-parasitic nematodes associated with aquatic vascular plants (W: Vistas on nematology. Red. J. A. Veech, D. W. Dickson) — E. O. Painter Printing Co., De Leon Springs, 488—501.
- G e r b e r K., S m a r t G. C., E s s e r R. P. 1987 — A comprehensive catalogue of plant parasitic nematodes asociated with aquatic and wetland plants — Bulletin 871, Univ. of Florida, Gainesville.
- H u b e n d i c k B. 1962 — Aspects of the diversity of the freshwater fauna — Oikos, 13: 249—261.
- H u t c h i n s o n G. E. 1975 — A treatise on limnology. III. Limnological botany — John Wiley and Sons, N. York, Toronto.
- K i r i t a n i K. 1979 — Pest management in rice — Am. Rev. Entomol. 24: 279—312.
- L a w t o n J. H., P r i c e P. W. 1979 — Species richness of parasites on host: agromysid flies on the British *Umbelliferae* — J. Anim. Ecol. 48: 619—637.
- M a g g e n t i A. R. 1981 — General nematology — Springer-Verlag, New York, Heidelberg, Berlin.
- M o t t J. B., H a r r i s o n A. D. 1983 — Nematodes from river drift and surface drinking water supplies in southern Ontario — Hydrobiologia, 102: 27—38.
- P e n n a k R. W. 1953 — Fresh-water invertebrates of the United States — The Ronald Press Co., New York.
- P i a n k a E. R. 1981 — Ekologia ewolucyjna — PWN, Warszawa.
- P r e j s K. 1986a — Nematodes as a possible cause of rhizome damage in three species of *Potamogeton* — Hydrobiologia, 131: 281—286.
- P r e j s K. 1986b — Occurrence of stylet-bearing nematodes associated with aquatic vascular plants — Ekol. Pol. 34: 185—192.
- P r e j s K. 1987 — A field and laboratory study of the relation between some stylet-bearing nematodes and some aquatic vascular plants — Arch. Hydrobiol. 110: 237—258.
- P r e j s K. 1988 — Z badań nad ekologią nicieni w wodach słodkich — Wiad. Ekol. 34: 3—29.
- P r i c e P. W. 1977 — General concepts on the evolutionary biology of parasites — Evolution, 31: 405—420.
- P r i c e P. W. 1984a — Insect ecology — John Wiley and Sons, New York, Singapore.
- P r i c e P. W. 1984b — Alternative paradigms in community ecology (W: A new ecology: novel approaches to interactive systems. Red. P. W. Price, C. N. Slobodchikoff, S. Gand) — John Wiley and Sons, New York, 353—383.
- S i d d i q i M. R. 1983 — Evolution of plant parasitism in nematodes (W: Concepts of nematode systematics. Red. A. R. Stone, H. M. Platt, L. F. Khalil) — Acad. Press, London, New York, 113—129.
- S k u h r a v y V. 1978 — Invertebrates: destroyers of common reed (W: Pond littoral ecosystems. Structure and functioning. Red. D. Dykyjova, J. Kvet) — Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 376—388.
- S o s z k a G. J. 1975 — Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral — Ekol. Pol. 23: 393—415.
- S o s z k a H. 1974 — *Chironomidae* associated with pond-weeds (*Potamogeton lucens* and *Potamogeton perfoliatus*) in the Mikołajskie Lake — Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II, 22: 369—376.
- S o u t h w o o d T. R. E. 1985 — Interactions of plants and animals: patterns and processes — Oikos, 44: 5—11.
- S t r o n g D. R., M c C o y E. D., R e y J. R. 1977 — Time and the number of herbivore species: the pests of sugarcane — Ecology, 58: 167—175.
- T u l a g a n o v A. T., U s m a n o v a A. Z. 1975 — Fitonematody Uzbekistana (otrjad *Tylenchida*) — FAN, Taškent.

- V a n d e r T o o r n J., M o o k J. H. 1982 — The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis* — J. Appl. Ecol. 19: 477–499.
- W a s i l e w s k a L. 1972 — Nicienie jako pasożyty roślin wyższych — Kosmos A, 118: 475–489.
- W a s i l e w s k a L. 1981 — Ocena funkcji nicieni glebowych w ekosystemach leśnych i polnych — Zesz. Probl. Post. Nauk Rol. 249: 53–68.
- Y e a t e s G. W. 1971 — Feeding types and feeding groups in plant and soil nematodes — Pedobiologia, 11: 173–179.

## Summary

Terrestrial, wetland and aquatic vascular plants are compared according to the degree of species accumulation of herbivorous nematodes and insects. In both invertebrate groups the majority of herbivore species are associated with terrestrial plants; the number of species gradually decreases from wetland to aquatic plants of which submerged ones are the most impoverished (Tables I–III). Rice and other cultivated tropical and subtropical wetland plants support more herbivore species than wild wetland plants.

Among nematodes and insects associated with aquatic plants there are true aquatic, amphibiotic and also terrestrial species mining stems and rhizomes without direct contact with surrounding water. Obligatory phytophages, i.e. feeding mainly on fresh plant tissues, occur only within terrestrial and amphibiotic species, whereas omnivores prevail among typical aquatic species.

It seems that in the case of majority of freshwater bodies, especially in their littoral zone, the most important causes of paucity of nematode and insect species is the relative transitoriness of environment (in geological time scale), and its time and spatial instability. However, in modern times the accumulation rate of herbivorous species in freshwater plants may significantly increase due to human activity which opens new pathways for dispersion and colonization of eurytopic species.

(wpłynęło: 9 V 1990 r.)