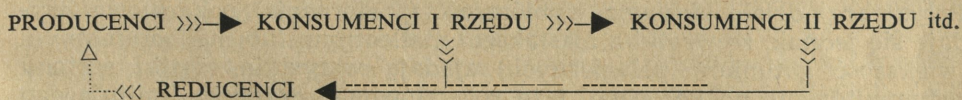


ZBIGNIEW MACIEJ GLIWICZ
Katedra Hydrobiologii UW
Warszawa

Baza pokarmowa zooplanktonu jeziornego

Pierwsze schematy struktury troficznej biocenozy powstały niewątpliwie na gruncie szeroko pojętej hydrobiologii. Dawne, klasyczne łańcuchy pokarmowe ujmujące to zagadnienie od strony czysto jakościowej, rozbudowywane często w skomplikowane sieci zależności troficznych, ustąpiły miejsca eltonowskiemu piramidom troficznym, by zamienić się wkrótce w prawdziwie ilościowe schematy przepływu energii przez całe ekosystemy. Jednak niewiele zmieniły się same części składowe tych schematów i podstawowe kierunki powiązań pomiędzy nimi (np. O d u m 1962). Pomimo obfitości nagromadzonych materiałów, które w przypadku biocenoz wodnych, a szczególnie zespołów pelagialu jeziornego, nakazywałyby trochę inaczej spojrzeć na to zagadnienie, w dalszym ciągu obowiązuje tu klasyczny schemat struktury troficznej:



Wiąże się to z powszechną do dziś opinią o fitoplanktonie, jako jedynym, wyłącznym źródle pokarmu niedrapieżnych gatunków zooplanktonu. Oczywiście opinia ta jest słuszna, ale tylko w jednej z dwóch możliwych tu jej interpretacji — fitoplankton, jako jedyny producent materii organicznej w pelagialu jeziornym, jest, jeśli nie brać tu pod uwagę materiału allochtonicznego dla pelagialu, podstawowym i wyłącznym źródłem pokarmu nie tylko dla gatunków roślinożernych, ale również dla wszystkich innych organizmów heterotroficznych, zarówno konsumentów, jak też destruentów (reducentów). Nie świadczy to jednak o tym, że fitoplankton w postaci żywych komórek glonów jest jedynym rodzajem pokarmu niedrapieżnego zooplanktonu.

Z dość obszernego już dziś piśmiennictwa na ten temat, którego przegląd przedstawiono poniżej¹, wynika, że pokarm zooplanktonu ma zazwyczaj charakter bardzo złożony i że fitoplankton jest na ogół tylko jednym z jego komponentów, równorzędnym z innymi frakcjami sestonu — bakteriami i tryptonem organicznym. Związane jest to przede

¹ W przeglądzie tym celowo nie uwzględniono większości z ogromnej liczby laboratoryjnych prac na temat tempa filtracji, racji pokarmowej i przyswajania pokarmu przez skorupiaki i wrotki planktonowe. Zainteresowanych odsyła autor do odpowiedniego rozdziału podręcznika MPB — „Grazing and Secondary Production in Freshwater Communities” (Rigler w druku).

wszystkim z czysto mechanicznym, pasywnym charakterem wybiórczości pokarmowej większości filtratorów i sedymentatorów planktonowych, tzn. wybiórczości uzależnionej od wielkości i kształtu cząstek potencjalnego pokarmu, a nie od ich „chemicznej atrakcyjności”, na co zwrócił uwagę już Naumann (1918, 1921, 1923) i co w stosunku do wielu gatunków *Cladocera*, *Calanoida* i *Rotatoria* potwierdzono eksperymentalnie (Rezvoj 1926, Rylov 1930, Cannon 1933, Fuller 1937, Vetter 1937, Beklemišev 1954, Marshall, Orr 1955a, Suščenija 1959a, 1959b, 1961, Erman 1962b, Gliwicz 1969c).

Spotyka się jednak w piśmiennictwie opinie kontrowersyjne. Pogląd o aktywnej wybiórczości (preferencji) pokarmowej u skorupiaków reprezentuje np. Gaevskaja (1949, 1961), jak również Burns (1966), która stwierdziła, że komórki pewnych gatunków glonów (*Anabaena* sp.) mogą być usuwane z aparatu filtracyjnego wioślarki *Daphnia rosea*. Jednak wraz z tymi komórkami usuwany jest z aparatu filtracyjnego również inny odfiltrowany już materiał, trudno więc stwierdzić, czy efekt tego zjawiska może mieć większe znaczenie w aktywnym selekcyjonowaniu pokarmu. Podobnie charakter wybiórczości pokarmowej wrotków nie jest całkowicie wyjaśniony. Istnienie aktywnej wybiórczości u wrotków sugerują klasyfikacje ekologiczne tej grupy zwierząt na fitofagi, bakteriofagi i detrytusofagi (Erman 1962a, Pourriot 1965, 1966). Klasyfikacje te wiążą się jednak raczej z rodzajem środowiska, w którym występują gatunki wrotków, jak też typem mastaksu, który może być przystosowany do przelęgania drobnych cząstek sestonu — mastaks malleatny i malleoramatny, lub wysysania większych komórek roślinnych — mastaks virgatny (Remane, wg Edmondsona 1957). Być może w przypadku gatunków posiadających virgatny typ mastaksu (np. rodzaj *Polyarthra*) działa aktywna wybiórczość (preferencja) pokarmowa, wydaje się jednak, że wrotki z mastaksem malleatnym lub malleoramatnym (większość gatunków pelagicznych) zjadają wszystkie cząstki sestonu sedymentowane na koronach, i że rolę głównego czynnika limitującego dostępność pokarmu spełnia tylko wielkość tych cząstek.

I. Fitoplankton

Wiadomo, że nie wszystkie formy fitoplanktonu są w równym stopniu dostępne jako pokarm dla zwierząt planktonowych. Górna granica wielkości zjadanych przez niedrapieżne gatunki zooplanktonu cząstek pokarmu uwarunkowana jest przede wszystkim budową i mechanizmem działania aparatów filtracyjnych u skorupiaków (*Cladocera* i *Calanoida* oraz niektóre *Cyclopoida*) oraz aparatów wrotnych i mastaksów u wrotków (*Rotatoria*). Wielkość zjadanych przez zooplankton cząstek pokarmu od dość dawna określa się dla różnych gatunków, bądź na podstawie analiz treści przewodów pokarmowych (np. Woltereck 1908, Esterly 1916, Marshall 1924, Kožova 1953, Fryer 1954, Peiler 1957, Monakov i Sorokin 1959, Delalo 1961, Smirnov 1962, Petipa 1964), bądź też bezpośrednich obserwacji nad mechanizmem pobierania pokarmu (np. Ito i Ivai 1957, Lowndes 1935, Pourriot 1963, Wickstead 1962). Dodatkowych informacji na ten temat dostarczają doświadczenia mające na celu stwierdzenie, na jakich gatunkach (monokulturach) glonów zwierzęta hodują się najlepiej (Lunz 1926, Buchner 1936, Beauchamp 1938, Le-

fèvre 1942, 1950, Rodina 1948a, Gibor 1956, Pourriot 1957; 1958, Lepiney 1962, King 1967), a także eksperymenty z karmieniem zwierząt różnymi gatunkami glonów dla sprawdzenia, które z nich wyjadane są najintensywniej. Te ostatnie wykonuje się przy pomocy bezpośredniego liczenia (Suščenija 1959b), bądź też przy zastosowaniu izotopów ^{14}C (np. Malovickaja i Sorokin 1961b) lub ^{32}P (np. Marshall i Orr 1955b, McMahon i Rigler 1965).

Na podstawie wyników prac wyżej wymienionych autorów można stwierdzić, że dla głównych komponentów zespołów planktonowych, konsumentów I rzędu (filtratorów i sedimentatorów) duże komórki i kolonie fitoplanktonu (tzw. fitoplankton sieciowy: głównie sinice, okrzemki i niektóre bruzdnice) są jako pokarm niedostępne. Górna granica wielkości glonów, które mogą być wykorzystywane jako pokarm, nie przekracza u najbardziej pospolitych rodzajów skorupiaków (*Daphnia*) kilkunastu, a u wrotków (*Keratella*, *Kellicottia*, *Filinia*) kilku mikronów średnicy (Naumann 1923, Edmondson 1957, Gliwicz 1969b, 1969c). Stwierdzono co prawda obecność większych, nawet 70-mikronowych komórek glonów w przewodach pokarmowych wioślarek planktonowych (m.in. Bogatova 1965a, 1965b, Komarova 1966), jak również obserwowano żerowanie przedstawicieli kilku gatunków wioślarek z rodziny *Chydoridae* na dużych koloniach sinic (m.in. Fryer — informacja ustna), informacje takie dotyczą jednak z reguły skorupiaków występujących w drobnych zbiornikach, stawach rybnych i litoralu jeziornym.

W pelagialu natomiast wykorzystanie większych, „sieciowych” form fitoplanktonu przez zooplankton jest na ogół nieznaczne² i zależy w pierwszym rzędzie od tego, jak licznie w zespołach zooplanktonu występują pewne gatunki drapieżne (rodzaj *Leptodora*, niektóre gatunki *Cyclopoida*, rodzaj *Asplanchna*), które pokarm zwierzęcy uzupełniają w znacznej mierze roślinnym. Mechanizm pobierania pokarmu działa u tych zwierząt odmiennie niż u filtratorów. *Leptodora* i *Cyclopoida* nie połykają całych komórek czy kolonii glonów planktonowych, ale wysysają je, dzięki czemu dostępne są dla nich nawet bardzo duże formy roślinne (Naumann 1923, Fryer 1957a, 1957b, Monakov 1959, 1963, Morduchaj-Boltovskaja 1958, 1960, Sebastyen 1960). Natomiast gatunki z rodzaju *Asplanchna* ze względu na swe duże rozmiary, jak również rozciągliwość ścian żołądka i specyficzną budowę mastaksu (Pourriot 1965) mogą połykać nawet całe kolonie okrzemek (Beauchamp 1961, Erman 1962a, Gliwicz 1969c, Nauwerck 1963, Tribun 1960).

Z porównania wielkości produkcji drobnych glonów oraz zapotrzebowania pokarmowego zooplanktonu wynika, że produkcja nannofitoplanktonu może nie wystarczać na pokrycie zapotrzebowania pokarmowego filtratorów i sedimentatorów. Na przykład Nauwerck (1963) analizując to zagadnienie w eutroficznym jeziorze Erken wyliczył, że produkcja drobnych glonów, dostępnych jako pokarm dla zooplanktonu, jest za mała, by mogła pokryć zapotrzebowanie pokarmowe planktonowych konsumentów nawet wtedy, gdyby wszystkie drobne glony były zjadane i gdyby ich przyswajalność wynosiła 100%.

² Przegląd piśmiennictwa na ten temat można znaleźć w ekologicznej monografii fitoplanktonu słodkowodnego Lunda (1965).

Z powyższego wynika, że musi istnieć dodatkowe źródło pokarmu. W grę wchodzi bakterie, trypton organiczny — martwa materia organiczna w postaci szczątków roślinnych, zwierzęcych i bakteryjnych (de-trytus), lub koagulatów powstałych z materii organicznej rozpuszczonej, i wreszcie materia organiczna rozpuszczona lub w postaci koloidów.

II. Rozpuszczona materia organiczna

Teorię Püttera (1909), w myśl której rozpuszczona materia organiczna jest głównym pokarmem zwierząt planktonowych, podważyli już Lohmann (1909) i Lipschütz (1913). Przeczą jej również nieudane próby Krogha (1931) i Bonda (1933) z hodowlą zwierząt na rozmaitych sterylnych pożywkach. Stwierdzono co prawda, że przy wysokich koncentracjach roztworów związków organicznych w środowisku niektóre zwierzęta mogą jakiś czas utrzymać się przy życiu, np. *Daphnia magna* aż 12 dni (na rozpuszczonych w wodzie aminokwasach — Rodina 1948c), a nawet do drugiego pokolenia (na roztworze glukozy lub peptydów — Gellis i Clarke 1935). Koncentracje takie w warunkach naturalnych nie są jednak spotykane, mimo że rozpuszczonej materii organicznej jest w wodach jeziornych zwykle kilkadziesiąt razy więcej niż materii organicznej w postaci zawiesiny — tryptonu (Birge i Juday 1926, Krogh i Lange 1932). Badacze morscy wskazują co prawda na możliwość przechodzenia rozpuszczonej materii organicznej w micelle koloidów koagulujące następnie w cząstki tryptonu (wytrącanie się na powierzchni pęcherzyków gazów), dzięki czemu materia rozpuszczona staje się dostępną dla planktonowych filtratorów i sedymentatorów (Baylor, Sutcliffe 1963, Riley 1963, Riley, Wangersky i Hemert 1964, Johannes 1967, patrz również przegląd piśmiennictwa na ten temat — Dowgiałło, w druku) wydaje się jednak, że w postaci rozpuszczonej materia organiczna odgrywa niewielką rolę jako pokarm zooplanktonu. Być może rozpuszczona i koloidalna materia organiczna jest istotnym źródłem witamin i innych aktywnych biologicznie substancji dla zwierząt planktonowych (Lucas 1958, Jørgensen 1962), jednak jako podstawowy materiał pokarmowy dla tych zwierząt nie wchodzi najprawdopodobniej w rachubę.

Podstawową bazę energetyczną zwierząt planktonowych stanowi zatem tylko „upostaciowana” materia organiczna, tzn. materia w postaci cząstek nannosestonu, które mogą być zatrzymane na sieciach aparatów filtracyjnych skorupiaków lub sedymentowane na koronach wrotków wskutek prądów wody wytwarzanych przez ich aparaty wrotne.

Z uwagi na pasywny charakter wybiórczości — brak widocznej preferencji pokarmowej u filtratorów i sedymentatorów — można przypuszczać, że wszystkie komponenty nannosestonu, a więc również bakterie i trypton organiczny, są przez zooplankton wykorzystywane niewybiórczo — w zależności od swej liczebności w zbiorniku i od wielkości komórek lub cząstek.

III. Bakterie

W przypadku pokarmu bakteryjnego wątpliwości wiązać się mogą z wielkością komórek. W pelagialu jeziornym średnica form kokowatych nie przekracza w zasadzie 1—2 μ , a długość pałeczkowatych — 3—4 μ

(Rodina 1965) i w związku z tym może się wydawać, że komórki bakteryjne są zbyt drobne, by zwierzęta mogły je odfiltrować czy odsedymentować.

Jednak na podstawie licznych publikacji można już w tej chwili sądzić, że dla większości gatunków wchodzących w skład zespołów konsumentów planktonowych bakterie są jako pokarm dostępne. Pierwsze badania, w których eksperymentalnie stwierdzono, że skorupiaki i wrotki planktonowe mogą odżywiać się bakteriami, pochodzą z lat trzydziestych (Stuart, McPherson i Cooper 1931, Coker 1933, Clarke i Gellis 1935, Clarke i Bonnet 1939, Fuller i Clarke 1936, Salimovskaja-Rodina 1940). Nieco później Kastalskaja-Karzinkina (1942), Rodina (1948b, 1957), Rodina i Trošin (1954) oraz Sorokin i Meškov (1959) wykazali, że niektóre drobnozbiornikowe gatunki wioślarek (*Daphnia magna*, *D. pulex* i *Moina rectirostris*) mogą nie tylko zjadać komórki bakterii, ale również je przyswajać.

Dowiedziano, że również pelagiczne gatunki wioślarek mogą odżywiać się bakteriami. Monakov i Sorokin (1960a, 1961) oraz Malovickaja i Sorokin (1961a) stwierdzili to dla *D. longispina*, a Beljackaja-Potaenko (1964) i Sorokin (1959) dla kilku innych pelagicznych gatunków *Cladocera*. Manuilova (1958, 1962) dowiodła nawet, że *D. longispina* i *Simocephalus vetulus* mogą rozwijać się i rozmnażać na czystym pokarmie bakteryjnym, którego koncentracja nie przewyższa koncentracji spotykanych w warunkach naturalnych.

Wykazano również dostępność bakterii dla często dominujących w pelagialu jeziornym gatunków *Calanoida*: *Eudiaptomus graciloides* i *E. gracilis* (Nauwerck 1962, Beljackaja-Potaenko 1964, Malovickaja i Sorokin 1961a, 1961b). Malovickaja i Sorokin (1961a) stwierdzili, że wykorzystywanie bakterii przez oba gatunki rodzaju *Eudiaptomus* jest bardziej efektywne wtedy, gdy bakterie są zlepione w grudki (aglutynizowane). Należy jednak pamiętać, że bakterie w naturalnym środowisku wodnym występują również na powierzchni cząstek martwej materii organicznej, a nawet na powierzchni żywych komórek glonów (Overbeck i Babenzien 1964). Można więc przypuszczać, że nawet dla filtratorów odławiających większe cząstki sestonu są one dostępne.

Znacznie mniej wiadomo o wykorzystywaniu bakterii przez *Rotatoria*. Pourriot (1965, 1966), a także inni cytowani przez niego autorzy wykazali dostępność bakterii dla kilkunastu gatunków wrotków, głównie jednak form litoralnych i bentonicznych, i jednego tylko rodzaju planktonowego — *Filinia*.

Wykazano również dostępność bakterii dla nauplialnych stadiów *Cyclopoida* (Coker 1933, Dukina 1956, Monakov 1958). Dojrzałe osobniki dominujących w pelagialu jeziornym gatunków *Cyclopoida* są w zasadzie drapieżne (lub częściowo drapieżne), stwierdzono jednak, że istnieje prawdopodobieństwo zjadania bakterii z cząstkami tryptonu przez dojrzałe widłonogi żerujące w strefie dennej (Bogatchova 1951, Rzaeva 1957). Monakov i Sorokin (1960b) wykazali eksperymentalnie, że przy koncentracji bakterii równej koncentracjom obserwowanym w strefie przydennej jezior eutroficznych dorosłe osobniki *Acanthocyclops viridis* i *Mesocyclops leuckarti* mogą wykorzystywać bakterie jako pokarm.

Wydaje się więc, że rola bakterii w pokarmie planktonowych skropiaków i wrotków jest znaczna, co podkreślane jest szczególnie mocno w literaturze radzieckiej (Gaevskaia 1948, Rodina 1951, Kuznecov 1959, Panasjuk 1963, Salmanov 1964, Ivlev 1964, Manuilova 1965, Gambarjan 1966, Sorokin 1967).

IV. Trypton organiczny

Znaczny udział w pokarmie zooplanktonu jeziornego wydaje się mieć również trypton organiczny — detrytus i koagulatory rozpuszczonej materii organicznej. Naumann (1921) i Pennak (1955) upatrywali w nim nawet główne źródło pokarmu zwierząt planktonowych, co w dużym stopniu potwierdziły eksperymentalne badania Pavlovej (1964), Rodiny (1966) i Smirnova (1961). Ten ostatni wykazał, że dla pewnych gatunków *Cladocera* detrytus może być pokarmem wystarczającym.

Sprawa nie jest jednak zupełnie oczywista, bo najprawdopodobniej detrytus nie jest pokarmem dobrze przyswajalnym (Jørgensen 1962), co wiąże się zapewne z jego niewielką wartością odżywczą (Bond 1933, Heyningen 1954, Pacaud 1939). Jørgensen (1962) uważa, że detrytus spełnia przede wszystkim rolę materiału balastowego, który przechodzi przez przewody pokarmowe bez wielkich korzyści dla organizmów zwierzęcych, i że wobec tego jego znaczenie w odżywianiu zooplanktonu jest niewielkie.

Wątpliwości co do wartości odżywczej i stopnia przyswajalności budziły również bakterie (Kastalskaja-Karzinkina 1942, Pourriot 1965). Wiadomo jednak, że także wiele gatunków fitoplanktonu nie jest przez zwierzęta planktonowe dobrze przyswajane ze względu na swe grube i mało przepuszczalne błony. Np. Marshall i Orr (1955a, 1955b) badając przyswajanie różnych gatunków fitoplanktonu przez morskiego widłonoga *Calanus finmarchicus* stwierdziły, że przyswajalność *Chlorella stigmatophora* (*Chlorophyceae*), gatunku używanego najczęściej w badaniach laboratoryjnych nad odżywianiem się zooplanktonu, wynosi zaledwie 15—20%, gdy w przypadku *Proreentrum triestinum* (*Dinophyceae*) sięga ona 47—73%, a w przypadku innych gatunków pozbawionych grubych pancerzyków dochodzi do 99%. Można więc sądzić, że również przyswajalność bakterii i detrytusu waha się w szerokich granicach. Nie należy zatem wykluczać możliwości istnienia dobrze przyswajalnych cząstek detrytusu, którymi mogą być np. świeżo obumarłe komórki glonów czy bakterii, rozłożone w małym stopniu i w związku z tym jeszcze dość wartościowe jako pokarm.

V. Udział fitoplanktonu, bakterii i tryptonu w pokarmie zooplanktonu w świetle obserwacji terenowych

Znaczenie bakterii i tryptonu organicznego jako pokarmu dla zooplanktonu staje się jeszcze bardziej istotne, jeśli wziąć pod uwagę fakt częstych kontaktów zwierząt planktonowych ze strefą denną jezior, gdzie znajdujemy jeszcze bardzo wysoko kaloryczne związki organiczne w osadach dennych (Rybak 1969) i gdzie koncentracja bakterii jest kilkaset

razy większa niż w pelagialu: np. Henrici i Mc Coy (1938) stwierdzili, że ogólna liczba bakterii w warstwie pelogenu przewyższa liczbę bakterii w całym pelagialu. Z dnem kontaktują się nie tylko *Cyclopoida*, których żerowanie w tej strefie stwierdzono (Ulomskij 1953), ale również typowo pelagiczne gatunki *Calanoida*, *Cladocera* i *Rotatoria*, o czym świadczą często spotykane przydatne maksima ich liczebności (m.in. Boruckij 1950, Patalas 1954, Herbst 1955, 1961a, 1961b, Ulomskij 1960, Nauwerck 1963, Gliwicz 1967a). Te przydatne maksima występują raczej w czasie stagnacji zimowej niż letniej, można więc przypuszczać, że zjawisko skupiania się zwierząt pelagicznych przy dnie wywołane jest niewielką ilością pokarmu w powierzchniowych warstwach wody, co wiąże się z niewielką produkcją fitoplanktonu w tym okresie; oczywiście niemałe znaczenie musi mieć tu również większy stopień natlenienia tych warstw w czasie zimy niż latem (Patalas 1954).

Zagadnienie udziału glonów, bakterii i detrytusu w pokarmie zooplanktonu rozpatrywano również w oparciu o materiały dotyczące dynamiki liczebności fito-, bakterio- i zooplanktonu w zbiornikach wodnych. Pojedyncze prace ujmujące to zagadnienie w taki właśnie sposób znane są od dość dawna (np. Diffenbach 1911), jednak badania tego typu na szerszą skalę rozpoczęły dopiero Harvey (Harvey 1933-34, Harvey i in. 1935) i Hardy (Hardy i Gunther 1935) stwierdzeniem odwrotnej zależności pomiędzy liczebnością fito- i zooplanktonu w wodach morskich. Harvey wyjaśniał tę zależność intensywnym wyzerowywaniem fitoplanktonu przez zooplankton w środowiskach, gdzie zooplankton jest bardzo liczny, a Hardy — toksycznością intensywnych „zakwitów” glonów dla zooplanktonu. Zależność tę analizowało wielu badaczy również w zbiornikach słodkowodnych (np. Pennington 1941, Anderson, Comita i Engstrom-Heg 1955, Wright 1958, Davis 1962), nie zawsze jednak stwierdzono odwrotną korelację pomiędzy liczebnością fito- i zooplanktonu, zarówno w przestrzeni (np. Davis 1958, Hazelwood i Parker 1963) jak i w czasie (np. Pennak 1946). Wydaje się to zrozumiałe ze względu na to, że nie wszystkie formy fitoplanktonu dostępne są jako pokarm zwierzętom planktonowym. Np. według Gaevskaja (1958) „zakwity” sinic spotyka się nawet przy dużych liczebnościach zooplanktonu, ponieważ nie są one przez zooplankton wyjadane. Stwierdzono natomiast, że często „zakwity” sinic poprzedzają intensywny rozwój zooplanktonu, co należy tłumaczyć zwiększeniem się liczby dostępnych dla zooplanktonu bakterii rozwijających się na obumarłych koloniach roślinnych (Guseva 1952, wg Manuilovej 1962), jak też zwiększeniem się ilości tryptonu organicznego — detrytusu (Stromenger-Klekowska 1960). Potwierdzają to materiały Manuilovej (1956, 1962), która stwierdziła, że w czasie masowego obumierania sinic, gdy w wodzie pojawiają się wysokie liczebności bakterii, następuje gwałtowny wzrost płodności *Cladocera* oraz intensywny rozwój wrotków. Manuilova (1954) stwierdziła również, że wyeliminowanie zooplanktonu z wycinka zbiornika wodnego (przegrody z gazy młynskiej) powoduje znaczne zwiększenie się liczebności bakterio-planktonu. Na podstawie tych materiałów, a także swych eksperymentów laboratoryjnych, o których była mowa wcześniej, Manuilova (1962, 1965) dochodzi do wniosku, że bakterie są podstawowym, niemal wyłącznym

pokarmem zooplanktonu. Wyraźną zależność pomiędzy liczebnością bakterii i zwierząt planktonowych stwierdzili również Jankajavečjus, Baranauskene i Vaskjavičjute (1960), wykazując odwrotną korelację tych parametrów w cyklu dobowym. Z drugiej strony Edmondson (1965) stwierdził, że bakterie mają niewielkie znaczenie w pokarmie trzech dominujących gatunków wrotków, wykazując, iż płodność tych gatunków jest skorelowana dodatnio raczej z liczebnością drobnych glonów niż bakterii.

VI. Uwagi końcowe

Z powyższego przeglądu piśmiennictwa wynika, że pokarm zooplanktonu ma charakter bardzo złożony i że fitoplankton nie musi być bynajmniej jego zasadniczym, dominującym komponentem. Na podstawie prac wymienionych tu autorów, w ogromnej większości ściśle laboratoryjnych, nie można jednak osądzić, które z potencjalnych źródeł pokarmu — fitoplankton, bakterie, czy trypton — ma dla zooplanktonu znaczenie decydujące w warunkach naturalnych.

Niemniej jednak ze wspomnianej już analizy tego zagadnienia przeprowadzonej na materiałach z eutroficznego jeziora Erken przez Nauwercka (1963) wynika, że w warunkach eutrofii głównym pokarmem zooplanktonu są bakterie i trypton organiczny. Wniosek ten potwierdzają wyniki eksperymentów autora (Gliwicz 1964, 1968, 1969b, 1969c, Hillbricht-Ilkowska, Gliwicz, Spodniewska 1966), który porównywał liczebności drobnych glonów, bakterii i cząstek tryptonu z różnych klas wielkości w wodzie jeziornej z aktywnym, żerującym zooplanktonem i wodzie jeziornej, z zooplanktonem inaktywowanym, nie pobierającym pokarmu (lub wodzie jeziornej bez zooplanktonu), po kilkogodzinnej ekspozycji tej wody in situ jeziora. Z porównania tych liczebności, znając średnie objętości komórek i cząstek z różnych klas wielkości, wyliczono masę zjedzonego przez cały zespół zooplanktonu pokarmu oraz udział w tej masie żywych glonów nannoplanktonowych, bakterii i tryptonu. W eutroficznych jeziorach Mikołajskie i Tałty największą część masy pokarmu stanowiły bakterie (powyżej 60%), a najmniejszą glony (poniżej 15% masy pokarmu). Okazało się ponadto, że w jeziorach bliższych oligotrofii proporcje te zmieniają się na korzyść glonów nannoplanktonowych, co autor wyjaśnia zarówno innym składem zespołów zooplanktonu (w eutrofii dominacja sedymentatorów i mikrofiltratorów wyjadających intensywniej drobne komórki bakterii, w oligotrofii — makrofiltratorów wyjadających intensywniej raczej nieco większe komórki glonów nannoplanktonowych), jak też odmiennym udziałem drobnych, „zjadalnych” glonów w produkcji pierwotnej pelagialu (większy w oligotrofii niż w eutrofii — Gliwicz 1967b) i w związku z tym większą w eutrofii niż w oligotrofii produkcją bakterii.

Wydaje się zatem, że w jeziorach eutroficznych podstawowym rodzajem pokarmu zooplanktonu są nie żywe glony planktonowe, lecz bakterie. Wniosek ten wydaje się zresztą zupełnie oczywisty w świetle porównania liczebności i biomasy dostępnych dla dominujących gatunków zooplanktonu glonów i bakterii w pelagialu jeziornym. Na podstawie cytowanych już wyżej prac przyjmijmy granice wielkości dostępnych dla filtratorów i sedymentatorów cząstek pokarmu od $0,5\mu$ do 15μ średnicy.

Liczebności glonów i bakterii w tej klasie wielkości różnią się w wodach eutroficznych co najmniej tysiącrotnie — liczebność glonów nanoplanktonowych podaje się zazwyczaj w setkach lub tysiącach, a liczebność bakterii — w milionach na 1 mililitr. Jeśli więc zooplankton odfiltrowuje komórki glonów i bakterii z tej klasy ze zbliżoną intensywnością (w podobnym tempie), to na 1 zjedzoną komórkę glonu przypada 1000 zjedzonych komórek bakterii (istnieją zresztą informacje wykazujące intensywniejsze odfiltrowanie mniejszych niż większych komórek z tej klasy przez dominujące w eutrofii gatunki zooplanktonu — Gliwicz 1969c, Gliwicz, w druku). Przyjmując przeciętną objętość komórki bakteryjnej za $1 \mu^3$ (Rodina 1965), a komórki glonu za $250 \mu^3$ (przy założeniu średniej wielkości komórki równej 7—8 μ średnicy) stwierdzamy, że masa potencjalnego pokarmu bakteryjnego kilkakrotnie przewyższa masę potencjalnego pokarmu roślinnego. Porównanie to zmienia się jeszcze bardziej „na korzyść” bakterii, gdy nadamy mu aspekt dynamiczny — produkcyjny i gdy zdamy sobie sprawę z tego, o ile większy jest czas generacji bakterii od czasu generacji glonów nanoplanktonowych. Produkcja bakterii może zresztą przewyższać nie tylko produkcję nanofitoplanktonu, lecz całą produkcję pierwotną w pelagialu (np. w eutroficznym jeziorze Batoryn — Petrovič 1961, Sorokin 1967), co jest możliwe m.in. dzięki splukiwaniu do pelagialu materii organicznej wytwarzanej w litoralu lub poza zbiornikiem wodnym.

Obfitość potencjalnego pokarmu bakteryjnego w porównaniu z ilością potencjalnego pokarmu roślinnego w pelagialu jezior eutroficznych wiąże się zapewne również z od niedawna poznany zjawiskiem przyzyciowego wydzielania przez glony części asymilatów do środowiska w postaci materiałów rozpuszczonych (Hellebust 1965, Moore i Tischler 1964, Walsh 1965). W wyniku tego procesu do 50% czystej produkcji pierwotnej planktonu może trafić do środowiska (Fogg, Nalevajo, Watt 1965), wzbogacając je w materiał energetyczny dla bakterii.

Nie wszyscy badacze zgadzają się jednak z przedstawionym tu poglądem o tak istotnej roli bakterii w odżywianiu się zooplanktonu. Kontrolersyjne opinie nie są jednak zwykle poparte żadnymi argumentami rzeczowymi. Wyjątek stanowi praca Saundersa (w druku), który przy pomocy przeprowadzonych in situ jeziora eksperymentów ze znakowaniem glonów, bakterii i detrytus (tryptonu organicznego) węglem radioaktywnym ^{14}C wykazał, że filtratory planktonowe przyswajają kilkakrotnie więcej roślinnych związków organicznych, niż bakteryjnych.

Jest oczywiście, że udział glonów i bakterii w pokarmie zooplanktonu może się zmieniać w znacznym stopniu, nie tylko w zależności od typu zbiornika wodnego (wspomniane już różnice pomiędzy eutrofią i oligotrofią, wody autotroficzne i heterotroficzne itd.), lecz również w obrębie jednego zbiornika, w zależności od okresowych zmian wielkości i charakteru produkcji pierwotnej (duży lub mały udział „zjadanych” form nanoplanktonowych). Niewątpliwie bakterie odgrywają zasadniczą rolę w odżywianiu się zooplanktonu w okresie „zakwitów” sieciowych, „niezjadalnych” form fitoplanktonu, a szczególnie w czasie masowego obumierania tych glonów.

W każdym razie, w niektórych przynajmniej sytuacjach, ich dominujący udział w pokarmie planktonowych filtratorów i sedymentatorów nie może budzić wątpliwości. Fakt ten nie da się pogodzić ze wspomnia-

nym na wstępie schematem struktury troficznej zespołów pelagialu jeziornego. Określenie planktonowych filtratorów i sedymentatorów terminem „konsumenci I rzędu” lub „roślinożercy” wydaje się w tej sytuacji mało precyzyjne lub zgoła niewłaściwe. Pomiedzy poziom producentów i „konsumentów I rzędu” włączają się przecież dodatkowe poziomy troficzne — rozmaite grupy fizjologiczne bakterii. Bliższa analiza tego zagadnienia, przeprowadzona m.in. przez Sorokina (1967) i Gliwicza (1969a), wykazała, że te dodatkowe poziomy mogą tworzyć dość skomplikowany system (mikroorganizmy + rozpuszczona materia organiczna + jej koagulatory + cząstki tryptonu). Zgodnie z koncepcją Sautersa (w druku) system ten może mieć dla zooplanktonu znaczenie buforu pokarmowego — gdy kończy się okres wysokiej produkcji pierwotnej w pelagialu, energia związana w tym okresie przez fitoplankton w związkach organicznych pozostaje jeszcze przez długi czas dostępna dla zooplanktonu w formie komponentów tego systemu.

Niemniej jednak funkcjonowanie takiego systemu jest dla ekosystemu dość kosztowne w związku z rozrzućną gospodarką energetyczną mikroorganizmów. Na skutek ich intensywnego metabolizmu nie mała część energii związanej przez producentów w związki organiczne ulega na tej okrężnej drodze do planktonowych konsumentów całkowitemu rozproszeniu. Oczywiście, nie pozostaje to bez znaczenia dla efektywności wykorzystania produkcji pierwotnej przez zooplankton.

Piśmiennictwo

- Anderson, G. C., Comita, G. W., Engstrom-Heg, V. 1955 — A note on the phytoplankton-zooplankton relationships in two lakes in Washington — *Ecology*, 36: 757—759.
- Baylor, E. R., Sutcliffe, W. H. (Ir.) 1963 — Dissolved organic matter in seawater as a source of particulate food — *Limnol. Oceanogr.* 8: 369—371.
- Beauchamp, P. De 1938 — Les cultures de Rotifères sur chlorelles: premiers resultats en milieu septique — *Trav. Stat. Zool. de Wimereaux. Vol. jubilaire Maurice Caullery*: 27—38.
- Beauchamp, P. De 1961 (1962) — Sur *Asplanchna henrietta* (Rotifere) — *Bull. Soc. zool. France*, 86: 701—704.
- Beklemishev, K. V. 1954 — Pitanie nekotorych massovych vidov kopepod v dalnevostočnyh morjach — *Zool. Ž.* 33: 1210—1230.
- Beljackaja-Potaenko, Ju. S. 1964 — Količestvennyye dannye po bakterialnomu pitaniu zooplanktona — *Trudy X naučn. Konf. po Vnutr. Vodem. Pribaltiki, Minsk*: 277—282.
- Birge, E. A., Juday, Ch. — 1926 — The organic content of lake water — *Proc. nat. Acad. Sci.* 12: 515—519.
- Bogatova, J. B. 1951 — Količestvennyye dannye o pitanii *Cyclops strenuus* Fischer i *Cyclops viridis* Jurine — *Trudy saratov. Otd. kasp. Fil. Vniro*, 1.
- Bogatova, J. B. 1965a — Pitanie dafnij i diaptomusov v prudach — *Trudy vseros. naučno-issled. Inst. prud. ryb. Choz.* 13: 165—178.
- Bogatova, J. B. 1965b — Značenie sino-zelenykh vodoroslej v pitanii dafnij i dioptomusov — *Vopr. gidrobiol.* 36—37.
- Bond, R. M. 1933 — A contribution to the study of the natural food cycle in aquatic environments — *Bull. Bingham oceanogr. Cool.* 4: 1—89.

- Boruckij, E. V. 1950 — Vertikalnoe raspredelenie planktonnych *Copepoda* v Belom ozere v Kosine po oddelnym stadiam razvitja — Zool. Ž. 29: 120—127.
- Buchner, H. 1936 — Experimentelle Untersuchungen über den Generationswechsel der Rädertiere — Z. induct. Abst.-Vererb. lehre, 72: 1—49.
- Burns, C. W. 1966 — The feeding behaviour of *Daphnia* under natural conditions — National Library of Canada, Canadian Theses on Microfilm, No 1005, 88 pp.
- Cannon, H. G. 1933 — On the feeding mechanism of the *Branchiopoda* — Phil. Trans. roy. Soc. London, B, 222: 267—352
- Clarke, G. L., Bonnet, D. D. 1939 — The influence of temperature on the survival, growth and respiration of *Calanus finmarchicus* — Biol. Bull. Wood's Hole, 76.
- Clarke, G. L., Gellis, S. S. 1935 — The nutrition of copepods in relation to the food cycle of the sea — Biol. Bull. Wood's Hole, 68: 231 pp.
- Coker, R. E. 1933 — Influence of temperature on size of freshwater Copepods (*Cyclops*) — Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr. 29: 406—436.
- Davis, Ch. C. 1958 — An approach to some problems of secondary production in the western Lake Erie Region — Limnol. Oceanogr. 3: 15—28.
- Davis, Ch. C. 1962 — The plankton of the Cleveland harbour area of Lake Erie in 1956-57 — Ecol. Monogr. 32: 209—247.
- Delalo, E. P. 1961 — Predvaritelnye dannye po pitaniju *Paracalanus parvus* (Claus) v Černom More — Trudy sevastop. biol. Stanc. 14: 126—134.
- Diffenbach, H. 1911 — Studien an pelagische Rädertiere — Int. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr., Biol. Suppl. 3: 9—42.
- Dowgiało, A. (in press) — Zasoby materiału organicznego o wysokim stopniu dyspersji w wodach — Pol. Arch. Hydrobiol. 16 (29).
- Dukina, V. V. 1956 — Vidovye rozličija ličinek ciklopov — Zool. Ž. 35.
- Edmondson, W. T. 1957 — Trophic relations of the zooplankton — Trans. Amer. micr. Soc. 76: 225—245.
- Edmondson, W. T. 1965 — Reproductive rate of planctonic rotifers as related to food and temperature in nature — Ecol. Monogr., 35: 61—111.
- Erman, L. A. 1962a — Ob ispolzovanii trofičeskich resursov vodoemov planktonnymi kolovratkami — Bjull. mosk. Obsč. Isp. Prir., 67: 32—47.
- Erman, L. A. 1962b — O količestviennoj storone pitanija i piščevoj izbiratelnosti u planktonnoj kolovratki *Brachionus calyciflorus* Pall. — Zool. Ž., 41: 34—47.
- Esterly, C. O. 1916 — The feeding habits and food of pelagic copepods and the question of nutrition by organic substances in solution in the water — Univ. Calif. Publ. Zool., 9: 253—340.
- Fogg, G. E., Nalevajko, C., Watt, W. D. 1965 — Extracellular products of phytoplankton photosynthesis — Proc. roy. Soc. London, B, 162: 517—534.
- Fryer, G. 1954 — Contributions to our knowledge of the biology and systematics of the freshwater *Copepoda* — Schweiz. Z. Hydrol. 16: 64—77.
- Fryer, G. 1957a — The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance — J. Anim. Ecol., 26: 263—286.
- Fryer, G. 1957b — The feeding mechanism of some freshwater cyclopoid copepods — Proc. zool. Soc. London, 129: 1—25.
- Fuller, J. L. 1937 — Feeding rate of *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions — Biol. Bull. Wood's Hole, 72: 233—246.
- Fuller, J. L., Clarke, G. L. 1936 — Further experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* — Biol. Bull. Wood's Hole, 70: 308—320.
- Gaevskaja, N. S. 1948 — Trofologičeskoe napravlenie v gidrobiologii, ego obekt, nekotorye osnovnye problemy i zadači — Moskva.

- Gaevskaja, N. S. 1949 — O piščevoj efektivnosti u životnych-fitratorov — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč., 1: 159—174.
- Gaevskaja, N. S. 1958 — Le role groups principaux de la flore aquatique dans les cycles trophiques des differents bassins d'eau douce — Verh. internat. Ver. Limnol. 13.
- Gaevskaja, N. S. 1961 — Nouvelles methodes pour l'etude de l'alimentation des animaux aquatiques et quelques resultats de leurs application — Verh internat. Ver. Limnol. 14.
- Gambarjan, M. E. 1966 — Produkcija bakterioplanktona i ego rol v pitanii zooplanktona ozera Sevan — Gidrobiol. Ž. 2: 19—25.
- Gellis, S. S., Clarke, G. L. 1935 — Organic matter in dissolved and colloidal form as food for *Daphnia magna* — Physiol. Zool. 8: 127—137.
- Gibor, A. 1956 — Some ecological relationships between phyto- and zooplankton — Biol. Bull. Wood's Hole, 111: 230—234.
- Gliwicz, Z. M. 1964 — Wstępne badania nad składem pokarmu i odżywianiem się zooplanktonu pelagicznego (Streszczenie referatów na IV Zjazd Hydrob. Polskich w Olsztynie) — Warszawa, 22—23.
- Gliwicz, Z. M., 1967a — Zooplankton and temperature — oxygen conditions of two alpine lakes of Tatra Mts. — Pol. Arch. Hydrobiol., 14: 53—72.
- Gliwicz, Z. M. 1967 b — The contribution of nannoplankton in pelagial primary production in some lakes with varying trophy — Bull. Acad. pol. Sci., Cl. II, 15: 343—347.
- Gliwicz, Z. M. 1968 — The use of anaesthetizing substance in studies on the food habits of zooplankton communities — Ekol. Pol. A, 16: 279—295.
- Gliwicz, Z. M. 1969a — Wykorzystanie produkcji pierwotnej przez konsumentów planktonowych w zależności od długości łańcucha pokarmowego — Ekol. Pol. B, 15: 63—70.
- Gliwicz, Z. M. 1969b — The share of algae, bacteria and trypton in the food of the pelagic zooplankton of lakes with various trophic characteristic — Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. II, 17: 159—165.
- Gliwicz, Z. M. 1969c — Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy — Ekol. Pol. A, 17.
- Gliwicz, Z. M. (in press) — The calculation of zooplankton community feeding rate as an example of the laboratory data transfer to the natural conditions — Pol. Arch. Hydrobiol. 16 (29).
- Hardy, A. G., Gunther, E. R. 1935 — The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters — Disc. Rep., 11: 1—456.
- Harvey, H. W. 1933—1934 — Measurement of phytoplankton population — J. Mar. biol. Assoc. U.K., 19: 761—773.
- Harvey, H. W., Cooper, L. H. N., Lebour, M. V., Russel, F. S. 1935 — Plankton production and its control — J. Mar. biol. Assoc. U.K., 20: 407—422.
- Hazelwood, D. H., Parker, R. A. 1963 — Population dynamics of some freshwater zooplankton. II. The effect of lag — Ecology, 44: 207—211.
- Hellebust, J. A. 1965 — Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton — Limnol. Oceanogr., 10: 192—206.
- Henrici, A. T., McCoy, E. 1938 — The distribution of heterotrophic bacteria in the bottom deposits of some lakes — Trans. Wisconsin Acad. Sci., 31: 323—361.
- Herbst, H. V. 1955 — Untersuchungen zur quantitativen Verteilung des Zooplanktons in Grossen Plöner See — Arch. Hydrobiol., 50: 234—290.
- Herbst, H. V. 1961a — Das zooplankton des Holzmaares — Gewässer u. Abwässer, 29: 56—74.

- Herbst, H. V. 1961b — Untersuchungen zur quantitativen Verteilung des Zooplanktons — Verh. int. Ver. Limnol., 14: 927—932.
- Heyningen, H. E. van 1954 — A study on the food of some *Daphnidae* — Kobenhavns Universitets Ferskvandsbiol. Labor., 1954: 14 pp.
- Hillbricht-Ilkowska, A., Gliwicz Z. M. Spodniewska, I. 1966 — Zooplankton production and some trophic dependences in the pelagic zone of two Masurian lakes — Verh. int. Ver. Limnol., 16: 432—440.
- Ito T, Ivai T. 1957 — Studies on the „Mizukawari” in celculture ponds — Rep. Facult. Fish. Univ. Mie, 2: 509—516.
- Ivlev, V. S. 1964 — Geterotrofnaja oblast' produkcionnogo processa — Trudy sevastop. biol. Stanc., 15: 460—471.
- Jankjavečjus, K., Baranauskene, A., Vaskjavičjute, A. 1960 — Nekotorye dannye o sutočnoj dinamike čislennosti bakterio- i zooplanktona v Zalivie Kursju-Mapes — Trudy Akad. Nauk Litovs. SSR, B, 2: 147—164.
- Johannes, R. E. 1967 — Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef — Limnol. Oceanogr., 12: 185—195.
- Jørgensen, C. B. 1962 — The food of filter feeding organisms — Rapp. Cons. Explor. Mer, 153: 99—107.
- Kastalskaja-Karzinkina, M. A. 1942 — Materialy po pitaniju dafnij — Zool. Ž. 21.
- King, Ch. E. 1967 — Food, age and the dynamics of a laboratory population of rotifers — Ecology, 48: 111—128.
- Komarova, J. V. 1966 — Izučenie pitanija *C. quadrangula*, *C. pulchella*, *M. recitirostris*, *M. branchiata*, *M. macrocopa*, i *D. brachyurum* — Trudy vsesojuzn. nauč. — issled. Inst. prudov. rybn. Choz., 14: 213—225.
- Kožova, O. M. 1953 — Pitanie *Epischura baicalensis* na ozere Bajkal — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 40: 299—301.
- Krogh, A. 1931 — Dissolved substances as food of aquatic organisms — Rapp. Cons. Explor. Mer., 75: 7—36.
- Krogh, A., Lange, E. 1932 — Quantitative Untersuchungen über Plankton, Kolloide und gelöste organische Substanzen in dem Furesee — Int. Rev. Hydrobiol., 26: 20—53.
- Kuznecov, S. J. 1959 — Die Rolle der Mikroorganismen im stoffkreislauf der Seen — Berlin, 301 pp.
- Lefèvre, M. 1942 — L'utilisation des algues d'eau douce par des Cladoceres — Bull. biol. France—Belg. 76: 250—276.
- Lefèvre, M. 1950 — *Aphanizomenon gracile* Lem. Cyanophyte défavorable au zooplankton — Ann. Stat. Cent. d'Hydrobiol. Appliqué., 3: 205—208.
- Lepiney, L. de 1962 — Sur l'élevage de Copepods au laboratoire — Hydrobiol. Haag, 20: 217—222.
- Lipschütz, A. 1913 — Die Ernährung der Wassertiere durch die gelösten organischen Verbindungen der Gewässer — Erg. Physiol. 13.
- Lohmann, K. 1909 — Über die Quellen der Nahrung der Meerestiere und Pütters Untersuchungen hierüber — Int. Rev. Hydrobiol. 2.
- Lowndes, A. G. 1935 — The swimming and feeding of certain calanoid copepods — Proc. zool. Soc. London, 1935: 687—715.
- Lucas, C. E. 1958 — External metabolites and productivity — Rapp. Cons. Explor. Mer. 144: 155—158.
- Lund, J. W. G. 1965 — The ecology of the freshwater phytoplankton — Biol. Rev. (Cambridge), 40: 231—293.
- Lunz, A. 1926 — Untersuchungen über den Generationswechsels — Biol. Zentralbl. 46: 233—278.

- Malovickaja, L., Sorokin, Ju. I. 1961a — K voprosu o pitanii nekotorych vidov diaptomid (*Copepoda*, *Calanoida*) bakterijami — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 136: 948—950.
- Malovickaja, L. M., Sorokin, Ju. I. 1961b — Eksperimentalnoe issledovanie pitanija *Diaptomidae* (*Crustacea*, *Copepoda*) s pomoščju C^{14} — Nastojaščij Sbornik.
- Manuilova, E. F. 1954 — Nekotorye dannye o dinamike čislennosti vetvistoustykh račkov v ozerach v svjazi s termičeskimi i piščevymi faktorami — Trudy probl. Sovešč. 2.
- Manuilova, E. F. 1956 — Ob usloviach massovo rozvitija vetvistoustykh račkov — Trudy biol. Stancji Borok. 2.
- Manuilova, E. F. 1958 — The question of the role of bacterial numbers in the development of *Cladocera* in natural conditions — Dokl. biol. Sci. Sect. 120: 438—441.
- Manuilova, E. F. 1962 — Vlijanie sino-zelenykh vodoroslej na razvitie zooplanktona — Bjull. mosk. Obšč. Isp. Prir. 67: 128—131.
- Manuilova, E. F. 1965 — Osnovnye faktory massovovo rozvitija vetvistoustykh račkov v vodoemach — Vopr. Hidrobiol.: 280—281.
- Marshall, S. M. 1924 — The food of *Calanus finmarchicus* during 1923 — J. Mar. biol. Ass. U.K. 13: 473—479.
- Marschall, S. M., Orr, A. P. 1955a — Experimental feeding of copepod *Calanus finmarchicus* (Gunner) on phytoplankton cultures labelled with radioactive carbon (^{14}C) — Deep Sea Research, 3 (Suppl.): 110—114.
- Marshall, S. M., Orr, A. P. 1955b — On the biology of *Calanus finmarchicus* — J. Mar. biol. Assoc. U.K. 34: 495—529.
- McMahon, J. W., Rigler, F. H. 1956 — Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labelled with radioactive phosphorus — Limnol. Oceanogr. 10: 105—113.
- Monakov, A. V. 1958 — Nekotoryje dannyje po rozmnoženiju i rozvitiju *Acanthocyclops viridis* Jur. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 119.
- Monakov, A. V. 1959 — Chiščnoe pitanie *Acanthocyclops viridis* Jur. (*Copepoda*, *Cyclopoida*) — Trudy Inst. biol. Vodochr. 2(5).
- Monakov, A. V. 1963 — Pitanie ciklopov roda *Macrocylops* Claus — Trudy Akad. Nauk SSSR, 6(9).
- Monakov, A. V., Sorokin, Ju. I. 1959 — K voprosu ob usvoenii ciklopami protokokovykh vodoroslej — Bjull. Inst. biol. vodochr. 24—27.
- Monakov, A. V., Sorokin, Ju. I. 1960a — Eksperimentalnoe izučenie pitanija *Daphni* s pomoščju ^{14}C — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 135: 1516—1518.
- Monakov, A. V., Sorokin, Ju. I. 1960b — Primenenie izotopnoj metodiki k izučeniju pitanija ciklopov i ich naupljajnykh stadij bakterijalnym kormom — Izv. Akad. Nauk SSSR, Ser. biol. 1960: 917—922.
- Monakov, A. V., Sorokin, Ju. I. 1961 — Količestvennye dannye o pitanii *Dafnii* — Trudy Inst. biol. Vodochr. 4(7).
- Moore, B. G., Tischler, R. G. 1964 — Extracellular polysaccharides of algae: effects on life-support system — Science, 145: 586—587.
- Morduchaj-Boltovskaja, E. D. 1958 — Predvaritelnye dannye po pitaniu chiščnykh kladocer *Leptodora kindtii* i *Bythotrephes* — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 122(4).
- Morduchaj-Boltovskaja, E. D. 1960 — O pitanii chiščnykh kladocer *Leptodora* i *Bythotrephes* — Bjull. Inst. biol. Vodochr. 6.
- Naumann, E. 1918 — Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons.

- Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts in Süßwasser — Lunds Univ. Årsskr. 14: 1—48.
- Naumann, E. 1921 — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierschen Limnoplanktons. I. Über die Technik des Nahrungserwerbs bei den Cladoceren und ihre Bedeutung für die Biologie der Gewässertypen — Lunds Univ. Årsskr. 2: 3—26.
- Naumann, E. 1923 — Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nehrung der Copepoden und die Rotiferen des Limnoplanktons — Lunds Univ. Årsskr. 19: 3—17.
- Nauwerck, A. 1962 — Nicht-algische Ernährung bei *Eudiaptomus gracilis* (Sars). — Arch. Hydrobiol. 25 (Suppl), 4: 393—400.
- Nauwerck, A. 1963 — Die Beziehungen Zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken — Symbolae Botanicae Upsalienses, 17: 1—163.
- Odum, E. P. 1962 — Relationships between structure and function in the ecosystem — Jap. J. Ecol. 12: 108—118.
- Overbeck, J., Babenzien, H. D. 1964 — Bakterien und Phytoplankton eines Klaingewässers — Z. allg. Mikrobiol. 4: 59—76.
- Pacaud, A. 1939 — Contribution à L'Ecologie des Cladecères — Bull. biol. France—Belg. 25 (Suppl.): 260 pp.
- Panasjuk, T. D. 1963 — Rol mikroorganizmov v pitanii vodnych bespozvoščnych — Mikrobiol. Ž. 25: 53—57.
- Patalas, K. 1954 — Ilościowe badania nad dobowymi i sezonowymi zmianami w rozmieszczeniu skorupiaków pelagicznych w jeziorze Charzykowo — Pol. Arch. Hydrob. 2: 31—156.
- Pavlova, E. V. 1964 — Piščevye potrebnosti i ich udovletvorenje u černomorskoj kladocery *Penilia avirostris* Dana. — Trudy Sevastop. biol. Stanc. 15: 446—459.
- Peiler, B. 1957 — Taxonomical and ecological studies on planctonic *Rotatoria* from northern Swedish Lapland. — Svenska Vetensk. Akad. Handl. 6: 1—68.
- Pennak, R. W. 1946 — The dynamics of freshwater plankton populations — Ecol. Monogr. 16: 339—355.
- Pennak, R. W. 1955 — Comparative limnology of eight Colorado mountain lakes — Univ. Colorado Stud. Ser. biol. 2: 1—75.
- Pennington, W. 1941 — The control of the number of fresh-water phytoplankton by small invertebrate animals — J. Ecol. 29: 204—211.
- Petipa, T. S. 1964 — Sutočnyj ritm v pitanii i sutočnye racjony *Calanus helgolandicus* v Černom More — Trudy Sevast. biol. Stanc. 15: 69—93.
- Petrovič, P. 1961 — Sootnošenie biomassy i produkcji zooplanktona, bakterii, fitoplanktona i makrofitov v ozerach Naroč, Mjastro i Batorin (Pervična produkcja mora i vnutrennyh vod) — Minsk 381—385.
- Pourriot, R. 1957 — Sur la nutrition des Rotiferes à partir des algues d'eau douce — Hydrobiol. Haag, 9: 50—59.
- Pourriot, R. 1958 — Sur l'élevage des Rotiferes au laboratoire — Hydrobiol. Haag, 11: 189—197.
- Pourriot, R. 1963 — Utilisation des algues brunes unicellulaires pour l'élevage des Rotiferes — C. R. Acad. Sc. Paris, 256: 1603—1605.
- Pourriot, R. 1965 — Recherches sur l'écologie des Rotifères — Vie et Milieu, 21 (Suppl.): 224 pp.
- Pourriot, R. 1966 — Regimes et exigences alimentaires des rotifères — Verh. int. Ver. Limnol. 16.

- Pütter, A. 1909 — Die Ernährung der Wassertiere und der Stoffaushalt der Gewässer — Jena, 186 pp.
- Rezvoj, P. 1926 — Nabljudenie nad vosprijatim pišči u kolovratok — Trudy Leningr. Obšč. Estestv. 56: 73—89.
- Rigler, F. H. (in press) — Quantitative methods for studying the feeding of planctonic *Crustacea* (Grazing and secondary production in freshwater communities, Ed. W. T. Edmondson) — London, New York.
- Riley, G. A. 1963 — Organic aggregates of sewerage and the dynamics of their formation and utilization — *Limnol. Oceanogr.* 8: 372—381.
- Riley, G. A., Wangersky, P. J., van Hemert, D. 1964 — Organic aggregates in tropical and subtropical surface water of the North Atlantic Ocean — *Limnol. Oceanogr.* 9: 546—550.
- Rodina, A. G. 1948a — Vodorosli kak pišča *Cladocera* — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 59: 345—347.
- Rodina, A. G. 1948b — Rol bakterij i droždževykh gribkov v pitanii *Cladocera* (*Daphnia magna*) — Trudy zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 7: 585—600.
- Rodina, A. G. 1948c — Dissolved organic substances in the nourishment of *Cladocera* — *Zool. Ž.* 27: 403—410.
- Rodina, A. G. 1951 — O roli otдельnykh grupp bakterij v produktivnosti vodoe-mov — Trudy probl. Sovešč. zool. Inst. Akad. Nauk SSSR, 1: 23—33.
- Rodina, A. G. 1957 — Vozmožnost ispolzovanija metoda mečenykh atomov dlja rešenija voprosa o vybornosti pišči u vodnykh životnykh — *Zool. Ž.* 36: 337—343.
- Rodina, A. G. 1965 — Metody vodnoj mikrobiologii — Nauka, Moskva, Leningrad, 363 pp.
- Rodina, A. G. 1966 — Kormovoje značenie i strojenie detrita (in Biologičeskie resursy vodoemov, puti ich rekonstrukcii i izpolzovanii) — Moskva, 35—42.
- Rodina, A. G., Trošin, A. S. 1954 — Primenenie mečenykh atomov v izučenii pitaniija vodnykh životnykh — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 48: 297—300.
- Rybak, J. I. 1969 — Bottom sediments of the lakes of the different trophic type — *Ekol. Pol.* A, 17.
- Rylov, V. M. 1930 — Nekotorye nabljudenia nad zachvatom sestona u *Diaptomus coeruleus* — Trudy Leningr. Obšč. Estestv. 38.
- Rzajeva, S. G. 1957 — K voprosu o roli fitoplanktona v pitanii zooplanktona i ryb Mingečaurškogo vodochranilišča — Dokl. Akad. Nauk Azerb. SSR, 13.
- Salimovskaja-Rodina, A. G. 1940 — Bakterii i droždževye gribki, kak pišča dlja *Cladocera* — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 29: 249—253.
- Salmanov, M. A. 1964 — Vremija generacii bakterii i ich vyjedanie zooplanktonom v Kujbyševskom vodochranilišče — *Zool. Ž.* 43: 809—815.
- Saunders, G. W. Jr. (in press) — Some aspects of feeding in zooplankton.
- Sebestyen, O. 1960 — On the food niche of *Leptodora kindtii* in the open water communities of Lake Balaton — *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 45: 277—282.
- Smirnov, N. N. 1961 — Food cycles in aphagnous bogs — *Hydrobiol. Haag*, 17: 175—182.
- Smirnov, N. N. 1962 — *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller) (*Chydoridae, Cladocera*); Field observations and Nutrition — *Hydrobiol. Haag*, 20: 280—294.
- Sorokin, Ju. I. 1959 — Rol chemosinteza v produkcii organičeskogo veščestva v vodochran. IV. Pitanie vodnykh bezpozvonočnykh avtotrofnymi bakterijami, oksiljajuščimi metan i vodor — *Mikrobiol.* 28.
- Sorokin, Ju. I. 1967 — Nekotorye itogi izučenija trofičeskoj roli bakterij v vodoemach — *Gidrob. Ž.* 5: 32—42.
- Sorokin, Ju. I., Meškov, A. N. 1959 — O primenenii radioaktivnogo izotopa

- ugleroda dlja izučenija pitanija vodnych bezpozvonočnych. — Trudy Inst. biol. Vodochr. 2: 7—14.
- Stromenger-Klekowska, Z. 1960 — Cycles annuels des Cladocères dans les étangs à poissons — Int. Revue ges Hydrobiol. 45: 215—276.
- Stuart, C. A., Mc Pherson, M., Cooper, H. J. 1931 — Studies on bacteriologically sterile *Moina macrocopa* and their food requirements — Physiol. Zool. 4: 87—100.
- Suščenija, L. M. 1959a — O potreblenii planktonnych vodoroslej zooplanktonom — Trudy V naučnoj Konf. po Izuč. vnutr. Vodoem. Pribaltiki, Minsk, 32—37.
- Suščenija, L. M. 1959 b — Issledovanie piščevoj izbiratel'nosti u planktonnych rakoobraznych — Nauč. Dokl. vyšš. Škol. Biol. Nauki, 4.
- Suščenija, L. M. 1961 — Izpolzovanie pervičnoj produkciji planktona v posledujuščich zvenijach piščevoj cepi — Perv. Prod. Morej i vnutr. Vod, Minsk 1961: 386—396.
- Tribun, T. 1960 — Nekotorye nabljudenija nad kolovratkami sem. *Asplanchnidae* Rybinskogo vodochranilišča — Bjull. Inst. Biol. Vodochr. 6.
- Ulomskij, S. N. 1953 — Novoe v ekologii nekotorych vidov veslonogich rakoobraznych (*Copepoda*). *Mesocyclops leukartii* (Claus) — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 40: 295—297.
- Ulomskij, S. N. 1960 — O sezonnyh izmenenijach čislenosti i biomasy organizmov v vodoemach Urala — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč., 10.
- Vetter, H. 1937 — Limnologische Untersuchungen über das Phytoplankton und seine Beziehungen zur Ernährung des Zooplanktons in Schleensee bei Langenargen am Bodensee — Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr. 34: 499—561.
- Walsh, G. E. 1965 — Studies on dissolved carbohydrate in Cape Cod waters. II. Diurnal fluctuations in Oyster Pond — Limnol. Oceanogr. 10: 577—582.
- Wickstead, J. H. 1962 — Food and feeding in pelagic Copepods — Proc. zool. Soc. London, 139: 545—555.
- Woltereck, R. 1908 — Die natürliche Nahrung pelagischer Cladoceren und die Rolle des „Zentrifugenplanktons“ in Süßwasser — Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr. 1: 871—874.
- Wright, J. C. 1958 — The limnology of Canyon Ferry Reservoir. I. The phytoplankton-zooplankton relationships in the euphotic zone during September and October 1956 — Limnol. Oceanogr. 3: 150—159.

The food sources of lake zooplankton

Summary

There was made a revue of the literature on the problem of significance of phytoplankton, dissolved organic matter, bacteria and organic tripton (detritus and coagulums of dissolved organic matter) in the feeding of lake zooplankton.

Opinions on the subject of possibilities of utilization of dissolved organic matter by plankton animals uderwent numerous changes since the time of Pütter's theory (1909). In recent years an opinion has prevailed, that the dissolved organic matter can be a considerable source of vitamins and other biologically active substances for zooplankton, but as a basic food material (energetic material) it can be neglected. It does not, certainly, exclude the possibility of utalization of dissolved organic matter in an indirect way, through its coagulums and bacteria developing on it.

The basic food source of plankton animals consists thus only of the particulate organic matter, i.e. a matter in the form of particles of the organic fraction of seston (algal cells, bacteria and particles of organic tripton), which can be caught on nets of filtering apparatuses of crustaceans or settled due to sedimentation on the coronae of ciliary trochal discs of rotifers, as a result of water currents caused by these apparatuses.

On the basis of scores of the cited papers which discuss the results of alimentary canals analyses of various crustaceans and rotifers species, results of observations on the mechanism of the food intake, results of animals cultures on various kinds of food, and results of experiments on feeding of animals with various species of algae for checking, which of them are grazed the most intensively, it can be stated that the upper size limit of particles available as a food for pelagic species of filtering crustaceans is always lower than a score of microns, and in the case of rotifers — even some microns.

In connection with the above, large phytoplankton cells and colonies (so called net phytoplankton — mainly blue-green algae, diatoms and dinoflagellates) are not available as a food for these species, which are generally a dominant component of lake zooplankton communities. Thus the direct utilization of these big net phytoplankton forms is not significant in the lake pelagial and depends in a great extent on the quantity of certain carnivorous forms in zooplankton communities, which complete the animal food with large quantities of the plant material. These forms can suck (e.g. *Leptodora*) or even consume whole cells of diatoms or dinoflagellates (e.g. *Asplanchna*) some hundred microns in diameter.

Therefore the plant food directly available for the majority of not predatory zooplankton species is the nannophytoplankton. It results, however, from the comparison of the production value of nannophytoplankton and the food (energy) demand of zooplankton (e.g. Nauwerck 1963), that the production of minute eatable algae does not satisfy the energy demand of zooplankton. The other direct food sources, i.e. bacteria and organic tripton should be then considered.

Since the works of Naumann (1918, 1921, 1923) who considered these elements as a main food source, a lot of evidence was collected with the help of laboratory experiments, which show that a lot of common pelagic lake zooplankton species of crustaceans and rotifers can not only consume and assimilate bacteria, but even for many generations they can live without any plant food, even then when the concentration of bacteria does not exceed concentrations met in natural water environments.

More controversial is the problem of the significance of the organic tripton (detritus and coagulums of dissolved organic matter) as a food source, as it is considered by many authors as a material of the low value, difficult to assimilate, with the significance rather as a "ballast" material in alimentary canals.

The significance of bacteria and organic tripton as a food source for zooplankton becomes even more important if the fact of often contacts of plankters with the bottom zone of lakes is taken into consideration, as there are quantities of highly calorific organic substances in sediments, and the bacteria concentration is some hundred times higher than in pelagial. These contacts are confirmed by the near bottom maxima of plankton rotifers and crustaceans, which are often observed, especially at the time of winter stagnation.

The field observations on the dynamic of the numbers and production of phytoplankton, bacterioplankton and zooplankton are an additional source of information on the significance of algae, bacteria and tripton in feeding of plankton animals. It results from a revue of papers on this topic that the peaks of numbers and production are observed very often in the following sequence: phytoplank-

ton — bacterioplankton — zooplankton. It confirms the indirect utilization of primary production by zooplankton through the whole complicated system which can consist of: the dissolved organic matter (often secreted in large quantities to the environment by living algae), bacteria which develop on it, and the organic tripton — not living organic matter in the form of particles formed from dead organisms, or due to the physical processes from the dissolved organic matter.

Functioning of this system (see also Sorokin 1967, Gliwicz 1969a and Saunders, in press) can have, of course, various relative intensity depending on the type of primary production (more energy reaches zooplankton by this indirect way if the participation of big, uneatable directly phytoplankton forms is bigger), and on the dominant zooplankton species. Dominating macrofiltrators will graze mainly nannoplankton algae of some or even more microns in diameter, the microfiltrators and sedimentators will graze rather smaller bacteria (Gliwicz 1969b, 1969c).