

METODYKA

EWA PIECZYŃSKA

Zakład Hydrobiologii Instytutu Zoologicznego UW
WarszawaPerifiton jako pokarm zwierząt wodnych
(metody badań)Periphyton as food of aquatic animals
(methods of investigations)

Perifiton jest zespołem organizmów roślinnych i zwierzęcych zasiedlających różnego rodzaju podłoża stałe w środowiskach wodnych. W skład perifitonu wchodzi organizmy przytwierdzone do podłoża oraz swobodnie pływające, żyjące wśród osiadłych. Tak zdefiniowany termin pokrywa się z rozumieniem terminu Aufwuchs podanym przez Ruttnera (1965). W literaturze spotyka się dużą różnorodność poglądów dotyczących samego pojęcia perifitonu i terminologii z tym związanej. Przegląd terminów i definicji omawianego zespołu podają: Roll (1939), Cooke (1956), Sladěčková (1962), Pieczyńska (1964), Wetzel (1964) i inni.

Zespoły perifitonowe odgrywają ważną rolę w różnego rodzaju środowiskach wodnych. Wskazują na to między innymi badania nad produkcją pierwotną tego zespołu, które wykazały na ogół bardzo znaczny udział perifitonu w produkcji różnych ekosystemów (Assman 1953, Knight, Ball i Hooper 1962, Straškraba 1963, Wetzel 1964, Pieczyńska i Szczepańska 1966), a w niektórych przypadkach wyraźnie dominujący (Odom 1957).

Obfitość występowania perifitonu sprawia, że zagadnienie oceny sposobów jego wykorzystania jako pokarmu zwierząt wodnych staje się ważnym problemem badawczym.

Rozpatrując zespół organizmów perifitonowych z troficznego punktu widzenia należy podkreślić, że w perifitonie możemy wyróżnić przedstawicieli wszystkich poziomów troficznych. Stosunki troficzne w obrębie perifitonu oraz między perifitonem i innymi zespołami organizmów są bardzo skomplikowane i charakteryzuje je duża zmienność. W niektórych okresach rozwoju perifitonu zdecydowanie dominują w tym zespole producenci; wtedy materia organiczna produkowana przez perifiton może być zużyta przez inne zespoły organizmów — plankton czy bentos. W innych sytuacjach wyraźnie dominują w perifitonie organizmy heterotroficzne; wtedy zespół perifitonowy musi wykorzystywać materię produkowaną przez inne zespoły. Konsumenty perifitonowi mogą odżywiać się organizmami wchodzącymi w skład własnego zespołu lub — co jest

na przykład charakterystyczne dla organizmów typowo osiadłych (*Spongia* i *Bryozoa*) — odżywiają się sestonem.

Występowanie różnych grup troficznych organizmów w perifitonie podkreślało wielu autorów (m.in. Young 1945, Sladeczkova 1966, King i Ball 1966). W badaniach prowadzonych w kilku jeziorach mazurskich (Pieczyńska w druku) wyróżniono trzy typy troficzne perifitonu: perifiton autotroficzny, heterotroficzny i autotroficzno-heterotroficzny, różniące się udziałem form roślinnych, zwierzęcych i detrytusu. Stwierdzono, że różne typy perifitonu mogą występować w tym samym czasie w rozmaitych miejscach jeziora oraz w kolejnych latach badań w tych samych porach roku i na tym samym stanowisku. Obserwowano również, że w cyklu rocznym typ perifitonu w tym samym środowisku może zmieniać się kilkakrotnie.

Taki zmienny i skomplikowany system zależności troficznych powoduje istnienie wielu poważnych trudności metodycznych w badaniach ilościowych perifitonu jako pokarmu zwierząt wodnych.

Organizmy perifitonowe są pokarmem zasadniczym lub dodatkowym wielu gatunków zwierząt należących do różnych jednostek systematycznych. Na podstawie badań szeregu autorów można powiedzieć, że mniej lub więcej liczni przedstawiciele wszystkich grup organizmów zwierzęcych zamieszkujących wody słodkie odżywiają się roślinnymi lub zwierzęcymi składnikami perifitonu. Informacje na ten temat można znaleźć w wielu podręcznikach omawiających biologię wodnych organizmów (m.in. Wessenberg-Lund 1939, 1943, Pennak 1953, Frömming 1956). Gaevskaja (1966) w monografii poświęconej roli wyższych roślin w odżywianiu się organizmów wodnych przytacza dane wielu autorów wskazujące na żerowanie na perifitonie większości omawianych gatunków bezkręgowców i ryb. Również w pracach poświęconych rozmaitym zagadnieniom związanym z perifitonem znaleźć można informacje o zależnościach pokarmowych między różnymi przedstawicielami tego zespołu lub o żerowaniu na perifitonie organizmów z innych zespołów fauny (Entz 1947, Gorbunov 1955, Rosine 1955, Foerster i Schlichting 1965 i inni).

Większość informacji dotyczących perifitonu jako pokarmu zwierząt wodnych opiera się bądź na analizach jakościowych treści przewodów pokarmowych konsumentów, bądź na bezpośrednich obserwacjach żerowania, najczęściej w hodowlach akwaryjnych. Analizy takie informują o fakcie odżywiania się perifitonem oraz o rodzaju wyjądanego z tego zespołu pokarmu. Ich jedynie jakościowy charakter nie pozwala natomiast na ocenę roli perifitonu i jego poszczególnych składników w odżywianiu się badanych konsumentów.

Wśród mniej licznych badań ilościowych dają się wyróżnić trzy zasadnicze kierunki analiz perifitonu jako pokarmu zwierząt wodnych: 1) na podstawie badania zawartości przewodów pokarmowych konsumentów, 2) na podstawie badań porównawczych dynamiki liczebności konsumentów i ich potencjalnego pokarmu w środowisku naturalnym, 3) przy użyciu eksperymentów laboratoryjnych i terenowych.

1) Badania zawartości przewodów pokarmowych konsumentów. Literatura dostarcza szeregu przykładów badań nad wykorzystaniem perifitonu jako pokarmu zwierząt wodnych na podstawie analiz przewodów pokarmowych konsumentów. W pracach tych analizuje się ilościowo przewody pokarmowe różnych zwierząt w porównaniu z oceną liczebności organizmów będących pokarmem w środowisku.

O d u m (1957) wykorzystuje informacje o zawartości przewodów pokarmowych bezkręgowców odżywiających się perifitonem jako jedne z danych do analizy struktury troficznej i produktywności Silver Springs na Florydzie. Autor stwierdza obecność organizmów perifitonowych w przewodach pokarmowych większości spotykanych na badanym terenie grup bezkręgowców.

F r o s t i S m y l y (1952) porównali skład jakościowy i liczebność organizmów zwierzęcych zjadanych przez pstrąga potokowego z liczebnością i strukturą dominacyjną tych organizmów w badanym zbiorniku. Autorzy analizowali ilościowo zawartość przewodów pokarmowych ryb i liczebność różnych grup organizmów w środowisku (m.in. badano organizmy perifitonowe). Określono wybiórczość pokarmową ryb na podstawie analizy procentu ryb jedzących dany rodzaj pokarmu. M i n s h a l l (1967) przeprowadził ilościowe analizy porównawcze zawartości przewodów pokarmowych różnych organizmów i ich potencjalnego pokarmu w środowisku strumieni. Na ich podstawie określił spektry troficzne dominujących gatunków oraz rolę poszczególnych grup pokarmu. Wśród potencjalnego pokarmu autor wyróżnił seston, materię allochtoniczną (liście drzew) i perifiton.

Badania tego rodzaju prowadzono również w warunkach laboratoryjnych, analizując jako pokarm glony porastające ścianki akwarium. Jako przykład przytoczyć można szereg prac cytowanych przez F r ö m m i n g a (1956), dotyczących badań nad ślimakami. C a v a n a u g h i T i l d e n (1930) analizowali żerowanie larw *Chironomidae* (*Tanytarsus dissimilis*) na glonach osiadłych na ściankach akwarium. Porównując skład gatunkowy glonów w akwarium i w przewodach pokarmowych osobników różnego wieku, autorzy określali wybiórczość pokarmową larw w różnych etapach rozwoju.

Dla szczegółowej analizy omawianego zagadnienia można posłużyć się wskaźnikami wybiórczości pokarmowej, często stosowanymi w badaniach ekologicznych. Przykładowo można wymienić współczynniki wybiórczości pokarmowej Š o r y g i n a (1939) i I v l e v a (1955), określające stosunek udziału procentowego różnych grup organizmów w przewodzie pokarmowym konsumenta i w środowisku.

2) P o r ó w n a n i e d y n a m i k i l i c z e b n o ś c i k o n s u m e n t ó w i i c h p o t e n c j a l n e g o p o k a r m u. Badania nad perifitonem jako pokarmem prowadzone mogą być również drogą porównania dynamiki liczebności konsumentów i organizmów będących pokarmem. Analizy takie mają jednak bardzo wąski zakres stosowalności i mogą być prowadzone jedynie w uproszczonych sytuacjach, gdy badane organizmy są dominantami a inne czynniki — poza troficznymi — nie wpływają na liczebność analizowanych gatunków. Ta metoda korelacji — choć krytykowana — często bywa stosowana w pracach nad planktonem (G l i w i c z 1969), gdzie odwrotna zależność pomiędzy liczebnością fito- i zooplanktonu interpretowana jest jako efekt żerowania. W badaniach nad perifitonem metoda ta rzadko znajduje zastosowanie, ze względu na skomplikowany charakter tego zespołu.

Przykładem nielicznych tego typu analiz w badaniach perifitonu może być praca D o u g l a s (1958). Autorka badając zespoły strumieni obserwowała odwrotną zależność między liczebnością populacji okrzemek z rodzaju *Achnanthes* i larwami chruścika *Agapetus fuscipes*, sugerującą efekt wyżerowania. Na podstawie tych analiz, w połączeniu z badaniami

zawartości przewodów pokarmowych konsumentów, autorka opisuje zależności pokarmowe w omawianym środowisku.

3) **Eksperymenty laboratoryjne i terenowe.** Na najbardziej precyzyjne badania nad rolą perifitonu w odżywianiu się różnych organizmów wodnych pozwalają metody eksperymentalne. Jednym z pierwszych szerokich opracowań w tym zakresie była monografia Rehbronna (1937). Autor opierając się na badaniach terenowych oraz na eksperymentach prowadzonych w terenie i laboratorium ocenił obfitość perifitonu w kilku jeziorach oraz wykorzystanie go jako pokarmu przez szereg gatunków organizmów wodnych. Autor określił między innymi rytm żerowania w ciągu doby i wykorzystanie przez konsumentów różnych frakcji perifitonu.

Szereg eksperymentów nad żerowaniem na perifitonie prowadzono w zakresie badań nad ślimakami. I tak na przykład Gaevskaja (1958) analizowała żerowanie *Gibbula divaricata* w strefie przybrzeżnej Morza Czarnego. Autorka oceniła skład pokarmu, wybiórczość pokarmową (uwzględniając udział glonów perifitonowych) i niektóre elementy bilansu energetycznego badanego ślimaka. W pracy badano przewody pokarmowe zwierząt pobranych z terenu oraz przeprowadzono eksperymenty laboratoryjne, w których oparto się między innymi na analizie fekaliów (ilość i skład fekaliów, dobowy rytm defekacji itp.) i respiracji. Podobne zagadnienia w oparciu o badanie przewodów pokarmowych i eksperymenty laboratoryjne analizowała Cichon-Lukanina (1958) na kilku pospolitych gatunkach ślimaków słodkowodnych.

Jednym z ciekawszych przykładów zastosowania eksperymentów terenowych w analizach żerowania na perifitonie mogą być prace Castenholza (1961). Autor badał żerowanie ślimaków *Littorina scutulata* i *Acmaea* sp. sp. na osiadłych okrzemkach porastających skalne brzegi morskie w Oregon. Zastosowana przez autora metoda polegała na pomiarach obfitości okrzemek, które rozwijały się w miejscach izolowanych od konsumenta i w miejscach z różną, kontrolowaną liczbą konsumentów. W przypadku eksperymentów z żerowaniem *Littorina* autor wykonywał w skalnym brzegu specjalne komory (sztuczne zbiorniki). Eksperyment polegał na wprowadzeniu konsumentów do oczyszczonych zbiorników i obserwowaniu rozwoju okrzemek. Jako kontrolne traktowano zbiorniki, w których nie było konsumentów. W czasie trwania eksperymentu zbiorniki zasłaniano siatką metalową. W badaniach nad żerowaniem *Acmaea* stosowano metalowe siatki dla odgradzenia części skalnej ściany od konsumentów. Eksperymenty trwały dwa tygodnie; określono obfitość okrzemek w miejscach, w których rozwijały się bez obecności konsumenta lub pod jego wpływem. Obfitość okrzemek oceniano na podstawie pomiarów ilości chlorofilu. W wyniku przeprowadzonych eksperymentów autor określił stopień redukcji osiadłych okrzemek w badanych środowiskach pod wpływem żerowania ślimaków, dla których stanowią one podstawowy pokarm.

Metodę eksperymentów terenowych zastosowano również w ramach badań prowadzonych przez autorkę w litoralu jeziornym nad ilościową oceną żerowania różnych organizmów na perifitonie.

Zasadą eksperymentów, podobnie jak w omówionej wyżej pracy Castenholza (1961), była ocena ubytku pokarmu przy różnym zagęszczeniu rozmaitych grup konsumentów. Badania polegały na częściowym odgradzeniu fragmentów środowiska zawierających nie zmieniony lub

celowo zmieniony (zagęszczenie lub rozrzedzenie) zespół konsumentów. Prowadzono dwa typy eksperymentów:

a) Eksperyment miał na celu określenie intensywności żerowania różnych grup organizmów na perifitonie zasiedlającym helofity. Na rosnące

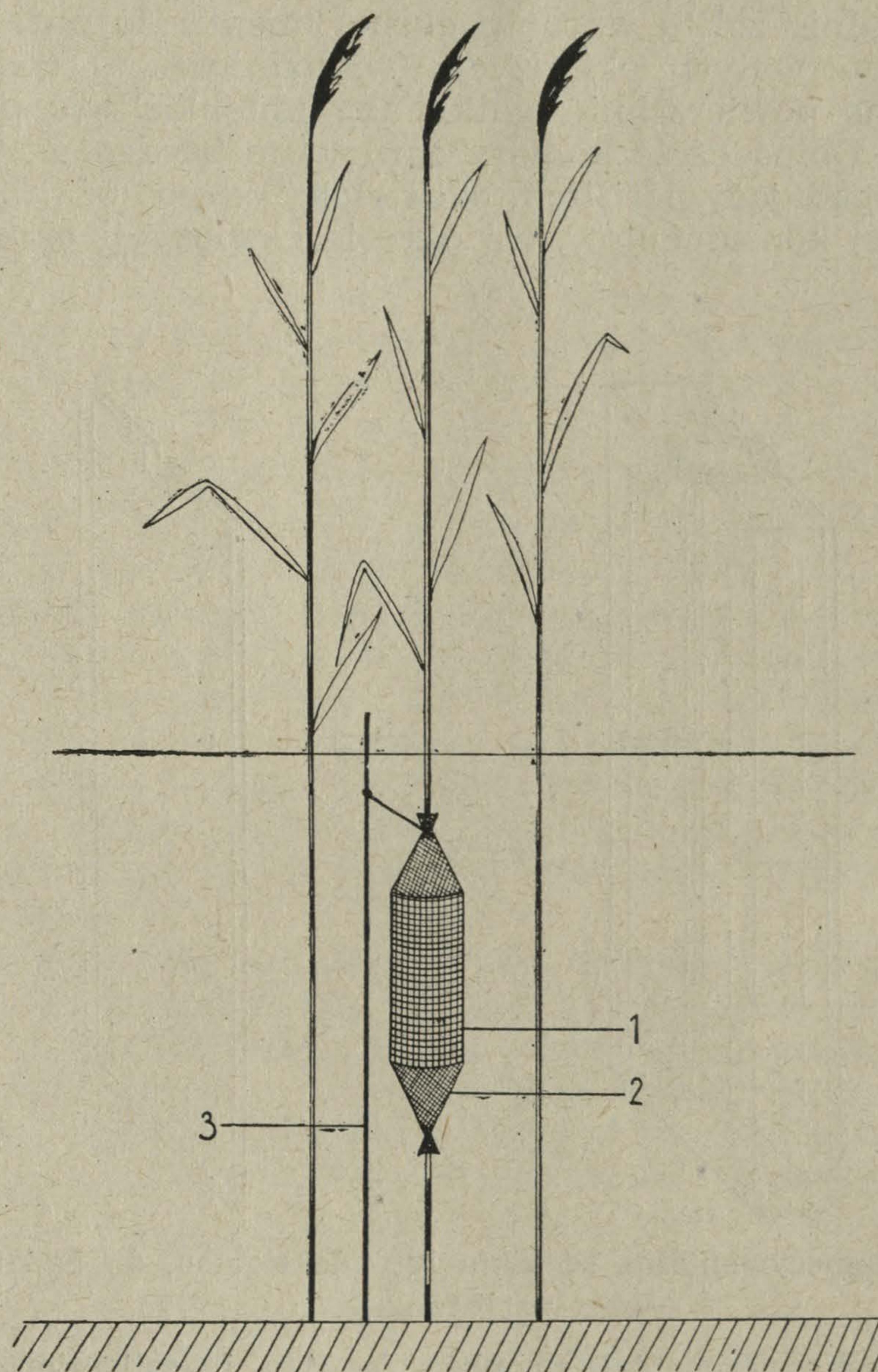


Fig. 1. Komora eksperymentalna do badań żerowania na perifitonie porastającym helofity

1 — siatka nylonowa zasadniczej części komory, o gęstości dostosowanej do wielkości badanych konsumentów, 2 — zakończenie komory z gęstej siatki nylonowej (siatka planktonowa), 3 — pręt metalowy służący do podtrzymywania zestawu

Experimental chamber for the investigations of feeding on periphyton colonizing helophytes

1 — nylon net of a basic part of a chamber; mesh size adapted to the size of investigated consumers, 2 — bottom part of a chamber, made of a fine nylon net (plankton net), 3 — metal rod holding all assembly

łodygi trzciny zakładano komory w kształcie walca z siatki nylonowej (fig. 1). W zależności od potrzeb stosowano komory różnej wielkości i zanurzano je na rozmaitych głębokościach. Badając żerowanie organizmów oddychających tlenem atmosferycznym górną część komory wy-

nurzano nad powierzchnię wody. Komory kontrolne nie zawierały konsumentów, natomiast w komorach eksperymentalnych umieszczano zespół konsumentów o różnym zagęszczeniu. Gęstość oczek użytej siatki zależna była od wielkości badanych konsumentów. Stosowano siatkę możliwie najrzadszą, gdyż zapewnia to wymianę wody ze środowiskiem i w ten sposób maksymalnie zbliża warunki eksperymentu do naturalnych. Przy stosowaniu długotrwałych ekspozycji (wielodniowych) codziennie zmywano zewnętrzną powierzchnię siatki, aby uniemożliwić porośnięcie jej przez perifiton. Dolną część komory zamykano bardzo gęstą siatką, aby móc uchwycić opadający perifiton, oddzielony od podłoża na skutek działalności życiowej konsumentów. Po okresie ekspozycji określano różnicę

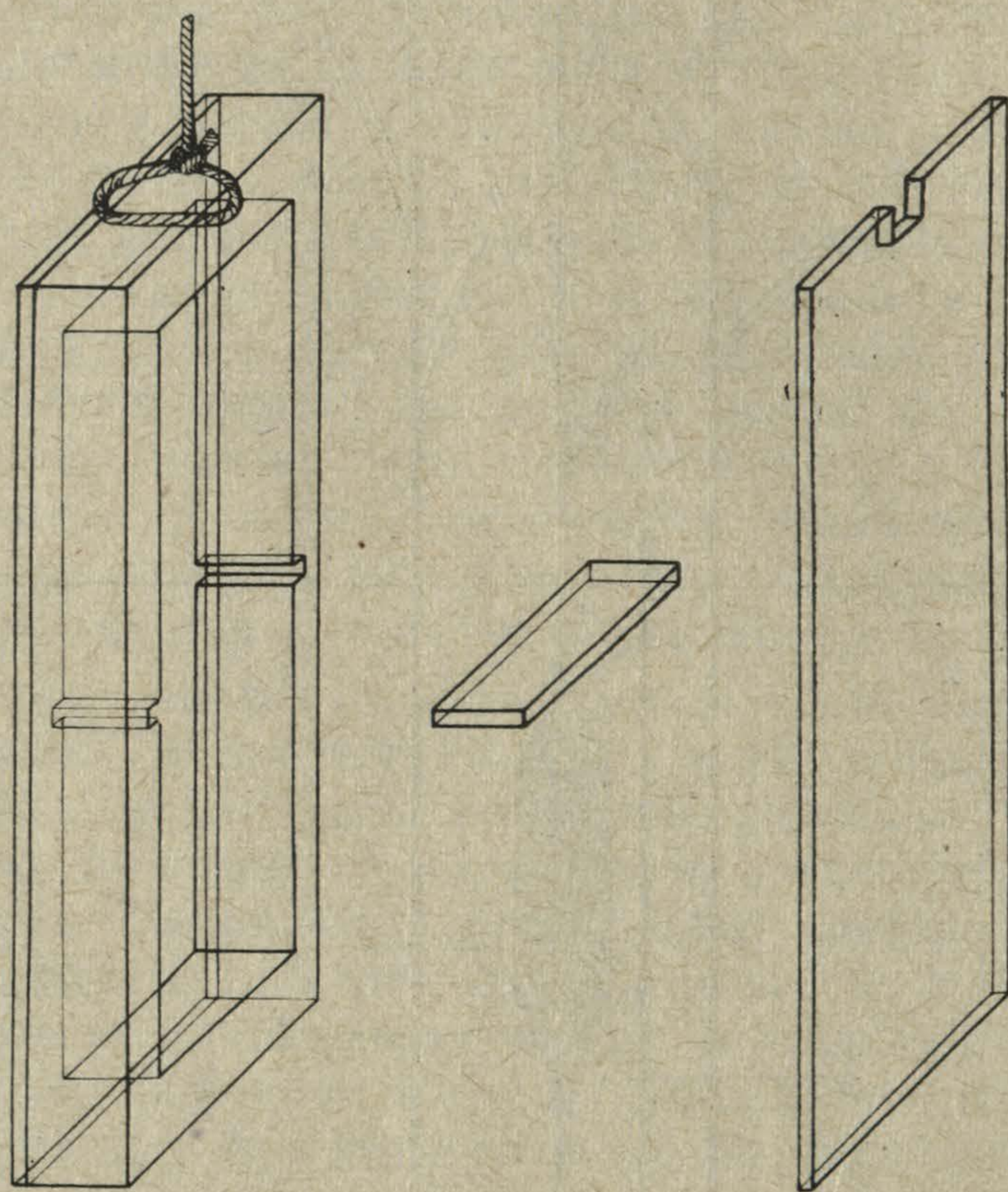


Fig. 2. Komora eksperymentalna ze szkła lub pleksiglasu, do badań żerowania na perifitonie

Glass or plexiglas experimental chamber for the investigation of feeding on periphyton

w składzie i ilości perifitonu w serii kontrolnej i eksperymentalnej. Oceniając równocześnie ilość perifitonu oddzielonego od podłoża, określano intensywność żerowania badanych konsumentów oraz niszczenia perifitonu na skutek ich działalności życiowej.

Możliwy do zastosowania jest inny wariant tego typu eksperymentu, w którym nie umieszcza się konsumentów w komorze, a siatka stanowi jedynie odgródzenie od konsumentów żyjących poza perifitonem (np. ryb). Próbę kontrolną stanowi w tym przypadku perifiton porastający roślinę nie izolowaną, dostępną dla żerowania.

b) Drugi typ eksperymentów polegał na zastosowaniu modyfikacji komory ze szkła lub pleksiglasu używanej poprzednio do eksperymentalnych badań nad biologią *Nematoda* (Pieczyńska 1964). Komorę (fig. 2) umieszczano w wodzie na określony czas ekspozycji, najczęściej

4 tygodnie. Po tym okresie, w którym zostaje ona zasiedlona przez perifiton, wyjmowano komorę na powierzchnię, przykrywając pod wodą płytką szklaną dla zabezpieczenia perifitonu przed wypłukaniem. Następnie komorę przedzielano szklaną przegrodą na dwie części. W jednej umieszczano konsumentów, druga stanowiła kontrolę. Komorę przykrywano siatką nylonową, z którą postępowano podobnie jak w przypadku poprzednio omówionej modyfikacji, i następnie zanurzano do jeziora na określony czas ekspozycji. Żerowanie konsumentów na perifitonie — podobnie jak poprzednio — określano na podstawie różnicy w ilości i składzie perifitonu w części kontrolnej i eksperymentalnej. Opisaną komorę można również stosować w warunkach laboratoryjnych. Ten typ eksperymentu daje wprawdzie warunki mniej zbliżone do naturalnych (perifiton porasta sztuczne podłoże), pozwala jednak na stosowanie wielu modyfikacji i precyzyjniejsze pomiary (możliwość badania perifitonu o określonym „wieku” — po różnym okresie zasiedlania, możliwość dokładnej oceny ilości perifitonu zasiedlającego podłoże eksperymentalne itp.).

W powyższych eksperymentach, stosując różne pomiary zmian składu i ilości perifitonu oraz konsumentów, można określić:

1) Intensywność redukcji zespołu perifitonowego pod wpływem żerowania różnych grup organizmów; 2) Wybiórczość pokarmową różnych grup organizmów żerujących na perifitonie; 3) Rację pokarmową wybranych grup konsumentów. Dalsze analizy (produkcja konsumentów, ocena ilości fekaliów, respiracja) — jeśli interesują nas zagadnienia bioenergetyczne — mogą pozwolić na określenie pozostałych elementów bilansu energetycznego analizowanych konsumentów oraz wskaźników wydajności ekologicznej.

Dla ilustracji przedstawionej metody podano poniżej opis jednego z eksperymentów. W eksperymencie badano intensywność żerowania ślimaków *Radix ovata* (Draparnaud) na perifitonie porastającym trzcinę. Eksperyment prowadzono w Jeziorze Miłkołajskim w lipcu 1969 roku. Wykonano trzy serie eksperymentu w różnych miejscach litoralu. Wszystkie ślimaki użyte do badań pochodziły z jednego środowiska. Do opisanych wyżej i założonych na trzcinę komór z siatki włożono po 5 ślimaków. Eksperyment zlikwidowano po upływie doby. Średnia dobową temperatura wody w okresie eksperymentu wynosiła 18°C.

Stwierdzono, że w wyniku działalności ślimaków perifiton zostaje częściowo zjedzony, a częściowo zniszczony — oddzielony od podłoża — opada na dno (fragmenty perifitonu znajdowano na dnie komory). Wyniki liczbowe przedstawia tabela I. Intensywność żerowania ślimaków, jak też niszczenie perifitonu na skutek ich działalności była bardzo różna w poszczególnych seriach eksperymentu i zależna od rodzaju perifitonu. Perifiton w badanych środowiskach różnił się zarówno pod względem ilości, jak też zwartości. W serii I, w której obserwowano największą redukcję perifitonu tak na skutek żerowania, jak i niszczenia, charakteryzował się on luźną strukturą i dominacją drobnych glonów słabo związanych z podłożem. Podobny charakter miał perifiton serii III, z tą tylko różnicą, że występowały w nim kolonie osiadłego gatunku sinic *Gloeotrichia* sp. Perifiton serii II, który uległ najmniejszej redukcji, charakteryzował się dużą zwartością (zrąb perifitonu stanowiła płaska skorupka *Epithemia argus*), co z jednej strony utrudniało żerowanie, a z drugiej — chroniło perifiton przed oderwaniem od podłoża na skutek działalności ślimaków. Stwierdzone różnice intensywności żerowania w zależności od

Tabela I

Żerowanie ślimaków *Radix ovata* (Draparnaud) na perifitonie porastającym trzcinę w Jeziorze Mikołajskim, lipiec 1969 r. (dane przykładowe)

Feeding of snails *Radix ovata* (Draparnaud) on periphyton colonizing reed in Mikołajskie Lake, July 1969 (exemplary data)

Seria Series	Biomasa perifitonu w 1 komorze (w mg świeżej masy) Biomass of periphyton in 1 chamber (in mg of fresh weight)			Perifiton zredukowany przez ślimaki (w mg) Periphyton reduced by snails (in mg)	Perifiton zjedzony przez ślimaki Periphyton consumed by snails			Perifiton zniszczony przez ślimaki * Periphyton destroyed by snails *	
	przed ekspery- mentem before the experiment	po 24 godz. ekspozycji after 24 hrs exposition			mg	w procentach ogólnej zredukowanej ilości in per cent of total reduced quantity	perifiton zjedzony przez 1 ślimaka przez 24 godz (w mg) periphyton consumed by 1 snail during 24 h (in mg)	mg	w procentach ogólnej zredukowanej ilości in per cent of total reduced quantity
		kontrola control	eksperyment experiment						
I	2037	2108	1085	952	538	56,5	107,6	414	43,5
II	1183	1216	886	297	143	48,1	28,6	154	51,8
III	1634	1548	995	639	353	55,2	70,6	286	44,8

W każdej komorze eksperymentalnej, zawierającej 45 cm² powierzchni trzciny umieszczono 5 ślimaków o średnim ciężarze jednego osobnika 950 mg
In each experimental chamber, enclosing 45 cm² of reed surface, 5 individuals of mollusc were placed; average weight of 1 individual — 950 mg

* Perifiton oddzielony od podłoża, znaleziony na dnie komory eksperymentalnej.

* Periphyton separated from the substrate and found at the bottom of experimental chamber.

stopnia zwartości perifitonu znajdują potwierdzenie w danych Rehbronna (1937), który wykazał eksperymentalnie, że zwierzęta żerujące na perifitonie dużą część energii zużywają na oddzielanie perifitonu od podłoża. Autor ten obserwował znacznie intensywniejsze żerowanie w przypadkach, gdy zwierzęciu podawano perifiton oddzielony od podłoża, w porównaniu z przypadkami żerowania na naturalnym perifitonie — przytwierdzonym do podłoża.

Opisane propozycje metodyczne daje się stosować z pewnymi zastrzeżeniami. Przede wszystkim wymagana jest bardzo duża liczba powtórzeń, ze względu na ogromne zróżnicowanie perifitonu, zwłaszcza w przypadku pierwszego wariantu (eksperyment na naturalnych zespołach). Jak wynika z przeprowadzonych obserwacji, analizując żerowanie małych zwierząt (np. *Nematoda*) w praktyce daje się zastosować jedynie eksperymenty przy użyciu sztucznych podłoży, zasiedlanych przez perifiton w sposób bardziej równomierny i umożliwiających precyzyjne pomiary. Pamiętać również należy o tym, że aby zachować w eksperymencie warunki najbardziej zbliżone do naturalnych, okres izolacji fragmentu środowiska powinien być jak najkrótszy oraz zagęszczenie konsumentów możliwie najmniej przekraczające wartości obserwowane w danym zbiorniku.

Na zakończenie należy podkreślić, że badania zagadnień troficznych związanych z perifitonem jak też innymi zespołami litoralnymi są bardzo mało zaawansowane w porównaniu z badaniami innych zespołów — planktonu pelagicznego i bentosu fundamentalnego. Biorąc pod uwagę duże znaczenie zespołów litoralnych w życiu ekosystemów wodnych nasuwa się konieczność intensyfikacji badań w tym zakresie.

Piśmiennictwo

- Assman, A. V. 1953 — Rol vodoroslevykh obrastanij v obrazovanii organičeskogo veščestva v Glubokom ozere — Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč. 5: 138—157.
- Castenholz, R. W. 1961 — The effect of grazing on marine littoral diatom populations — *Ecology*, 42: 783—794.
- Cavanaugh, W. J. and Tilden, I. E. 1930 — Algal food, feeding and case-building habits of the larva of the midge fly, *Tanytarsus dissimilis* — *Ecology*, 11: 281—287.
- Cichon-Lukanina, E. A. 1958 — Pitanie nekotorych presnovodnykh *Gastropoda* — Trudy mosk. inst. rybn. promyšlen. choz. im. A. I. Mikojana, 9: 121—145.
- Cooke, W. B. 1956 — Colonization of artificial bare areas by microorganisms — *Bot. Rev.* 22: 613—638.
- Douglas, B. 1958 — The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream — *J. Ecol.* 46: 295—322.
- Entz, B. 1947 — Qualitative and quantitative studies in the coatings of *Potamogeton perfoliatus* and *Myriophyllum spicatum* in Lake Balaton — *Arch. biol. hung.* 17: 17—38.
- Foerster, J. W. and Schlichting, H. E. 1965 — Phyco-periphyton in an oligotrophic lake — *Trans. Amer. micr. Soc.* 84: 485—502.
- Frömming, E. 1956 — Biologie der mitteleuropäischen Süßwasserschnecken — Berlin, 313 pp.

- Frost, W. E. and Smyly, W. J. P. 1952 — The brown trout of a moorland fishpond — *J. Anim. Ecol.* 21: 62—86.
- Gaevskaja, N. S. 1958 — Pitanie i piščevye vzajmosvjazi životnych, obitajuščich sredi donnoj rastitelnosti i v beregovych vybrosach Černogo morja. III. Pitanie brjuchonogogo molljuska *Gibbula divaricata* (L) — *Trudy mosk. inst. rybn. promyšlen. choz. im. A. I. Mikojana*, 9: 48—62.
- Gaevskaja, N. S. 1966 — Rol vysšich vodnych rastenij v pitanii životnych presnych vodoemov — Moskva, 327 pp.
- Gliwicz, Z. M. 1969 — Baza pokarmowa zooplanktonu jeziornego — *Ekol. Pol. B*, 15: 205—223.
- Gorbunov, K. V. 1955 — Dinamika obrastanij na polojach nižnej zony delty Volgi i ich rol v pitanii molodi sazana — *Trudy vsesojuzn. gidrobiol. Obšč.* 6: 80—103.
- Ivlev, V. S. 1955 — Eksperimentalnaja ekologija pitanija ryb — Moskva, 251 pp.
- King, D. L. and Ball, R. C. 1966 — A qualitative and quantitative measure of Aufwuchs production — *Trans. Amer. micr. Soc.* 85: 232—240.
- Knight, A., Ball, R. C. and Hooper, F. F. 1962 — Some estimates of primary production rates in Michigan Ponds — *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*, 47: 219—233.
- Minschall, G. W. 1967 — Role of allochthonous detritus in the trophic structure of a woodland springbrook community — *Ecology*, 48: 139—149.
- Odum, H. T. 1957 — Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida — *Ecol. Monogr.* 27: 55—112.
- Pennak, R. W. 1953 — Fresh-water invertebrates of the United States — New York, 769 pp.
- Pieczyńska, E. 1964 — Investigations on colonization of new substrates by nematodes (*Nematoda*) and some other periphyton organisms — *Ekol. Pol. A*, 12: 185—234.
- Pieczyńska, E. (w druku) — Rola perifitonu w strukturze troficznej ekosystemów wodnych — *Pol. Arch. Hydrobiol.*
- Pieczyńska, E. and Szczepańska, W. 1966 — Primary production in the littoral of several Mazurian lakes — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 16: 372—379.
- Rehbronn, E. 1937 — Beiträge zur Fischereibiologie markischer Seen. II. Das natürliche Nahrungsangebot, insbesondere des Aufwuchs und die Ernährung der Fischnährtiere im Litoral eines eutrophen Sees — *Z. Fischerei*, 35: 283—345.
- Roll, H. 1939 — Zur Terminologie des Periphytons — *Arch. Hydrobiol.* 35: 59—69.
- Rosine, W. N. 1955 — The distribution of invertebrates on submerged aquatic plant surfaces in Muskee Lake, Colorado — *Ecology*, 36: 308—314.
- Ruttner, F. 1965 — Fundamentals of limnology — Toronto, 242 pp.
- Slàdečková, A. 1962 — Limnological investigation methods for the periphyton („Aufwuchs”) community — *Bot. Rev.* 28: 286—350.
- Slàdečková, A. 1966 — The significance of the periphyton in reservoirs for theoretical and applied limnology — *Verh. int. Vereinig. Limnol.* 16: 753—758.
- Straškřaba, M. 1963 — Share of the littoral region in the productivity of two fishponds in Southern Bohemia — *Rozpr. Českosl. akad. věd.* 73: 1—64.
- Šorygin, A. A. 1939 — Pitanie, izbiratelnaja sposobnost i piščevye vzaimootnošenija nekotorych *Gobiidae* Kaspiskogo morja — *Zool. Ž.* 18.
- Wesenberg-Lund, C. 1939 — Biologie der Süßwassertiere: Wirbellose Tiere — Wien, 817 pp.
- Wesenberg-Lund, C. 1943 — Biologie der Süßwasserinsekten — Berlin, 682 pp.

- Wetzel, R. G. 1964 — A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake — *Int. Rev. Hydrobiol.* 49: 1—61.
- Young, O. W. 1945 — A limnological investigation of periphyton in Douglas Lake, Michigan — *Trans. Amer. micr. Soc.* 64: 1—20.

Summary

The paper presents the trophic structure of periphyton and some methods of laboratory and field investigations dealing with the quantitative determination of feeding on periphyton by various aquatic animals.

The term periphyton used in this paper is defined as organisms, both plant and animal colonizing all kinds of submerged substrates projecting above the bottom. The terminological problems were discussed earlier by Pieczyńska (1964).

Among the quantitative investigations of periphyton as a food source of aquatic animals it is possible to distinguish three ways of analyses: 1) on the basis of gut contents of consumers, 2) on the basis of comparative analyses of changes in number of consumers and their potential food in the natural environment, 3) with the help of laboratory and field experiments.

Some variants of the last mentioned experimental way of analyses are presented, which were used by the author for quantitative investigations of the lake littoral periphyton by means of the field experiments. The idea of the experiments was the estimation of the food diminution at various density of consumers. The investigations consisted of a partial isolation of fragments of environment containing a natural, or changed on purpose, community of consumers.

Two types of experiments were carried out:

a) The experiment for determining the intensity of feeding of various groups of animals on periphyton colonizing helophytes. Cylinder shaped chambers made of a nylon net were put around living stems of reed (Fig. 1). Depending on the necessity, chambers of different size were used, and they were immersed on various depths. While investigating the feeding of animals breathing with an atmospheric oxygen, the upper part of the chamber emerged out of the water. The control chambers did not contain consumers, while in experimental ones a various quantity of consumers was placed. The mesh size of the used net depended on the size of investigated consumers. The coarsest possible mesh size was used to allow water exchange between the chamber and the surrounding environment, thus making the experimental conditions as close to natural ones as possible. When applying long lasting expositions (several days) the net surface was washed daily to prevent colonizing it by periphyton. The bottom part of the chamber was made of a dense net for catching the falling periphyton, separated from the substrates as a result of the activity of consumers. After the exposition period a difference in the composition and quantity of periphyton in the control and experimental series was estimated. Taking into consideration also the quantity of periphyton separated from the substratum, the intensity of feeding by investigated consumers, and of destroying the periphyton due to their activity were estimated. The results of one of the experiments are shown as an example of the application of the presented method (Tab. I).

b) The other type of experiments depended on the use of a glass or plexiglas chamber (Fig. 2). A chamber was placed in water for a colonization by periphyton. Then it was taken out, covered still under the water by a glass plate to prevent

washing out of periphyton. For a purpose of an experiment the chamber was now divided by a glass plate into two equal parts, one being a control, while in the other the known number of consumers was placed. The chamber, covered with a nylon net, was placed in a lake for a determined period of exposition. The feeding was estimated similarly as in the previously described modification on the basis of a difference in the quantity of periphyton in the control and experimental parts.

By means of the above experiments, and with an application of various estimations of the changes in composition and quantity of periphyton, and of consumers, it is possible to determine:

- 1) The intensity of reduction of periphyton community and its components due to the feeding of various groups of animals, 2) Food selection of various groups of animals feeding on periphyton, 3) Consumption rate of chosen groups of consumers. If the bioenergetic problems are of interest, further analyses (eg. production of consumers, faeces quantity) allow to determine the rest of elements of a bioenergetic budget and the indexes of ecological efficiency.

In the paper various modifications of the above methods were discussed.