

□ □ □ □ □ □
RECENZJE
□ □ □ □ □ □

Gliwicz Z. M. 2003 – Between hazards of starvation and risk of predation: The ecology of offshore animals – Excellence in Ecology 12, International Ecology Institute, Oldendorf / Luhe, Germany, ss. XXIII + 379. [ISSN 0932–2205]

Seria książkowa *Excellence in Ecology* jest wybitnym przedsięwzięciem wydawniczym. Patronuje jej Międzynarodowy Instytut Ekologii (ECI) w Oldendorf (Niemcy) powstały w 1984 roku, który co roku przyznaje nagrody (*Ecology Institute Prize*) wybitnym uczonym-ekologom, którzy odznaczają się szczególną oryginalnością i niezależnością myśli badawczej, bogatym dorobkiem naukowym, silną osobowością i aktywnością w środowisku naukowym. Takim, których wyniki i pomysły badawcze stanowią jakościowo nowy wkład w rozwój ekologii, którzy są twórcami „szkoły naukowej”, czyli skupiają wokół siebie grupę naśladowców i uczniów, prowadzą ośrodek badawczy i kształcą studentów. Poza prestiżową nagrodą ECI sponsoruje opracowanie przez wyróżnionych uczonych publikacji książkowych, prezentujących ich idee i wyniki badawcze. Te właśnie opracowania stanowią serię o jakiej mowa.

Do roku 2003 ECI przyznał 18 nagród w dziedzinie morskiej (najczęściej) i lądowej ekologii oraz ekologii wód słodkich. Są wśród nagrodzonych, a jednocześnie autorów książek, tacy znakomici ekologowie-limnologowie jak: G. E. Likens, R. H. Peters, C. S. Reynolds, R. Margalef, S. R. Carpenter. W 1997 roku nagrodę ECI w dziedzinie ekologii wód słodkich otrzymał profesor Z. Maciej Gliwicz z Uniwersytetu Warszawskiego – wybitny polski ekolog-limnolog, spełniający wszystkie powyższe wymagania tej nagrody, nasz kolega. Jest to pierwsza nagroda przyznana uczonemu z naszej części Europy (wśród 18 nagrodzonych przeważają badacze z USA i Wlk. Brytanii).

Jako laureat nagrody profesor Gliwicz napisał obszerną (blisko 400 stron) książkę pod znamienym tytułem „*Between hazards of starvation and risk of predation: The ecology of offshore animals*”, który sam Autor w artykule napisanym kilka lat wcześniej (Gliwicz 1999) ujmuje w języku polskim jako: „*Pomiędzy perspektywą głodu a zagrożeniem ze strony drapieżcy: ekologia zwierzęcia wód otwartych*”.

Najkrócej ujmując na treść książki składają się liczne dowody na to, że życie osobnika w populacji polega na nieustannym kompromisie i wyborze (*trade off*) pomiędzy unikaniem spotkania z drapieżnikiem, oznaczającym śmierć „w jego paszczy”, a sku-

tecznym wyszukiwaniem pokarmu i jego przyswojeniem w stopniu wystarczającym do zrealizowania takiego wzrostu i rozwoju, który umożliwia reprodukcję. Aby sprostać tym nieustannym, codziennym wyzwaniom osobnik „uruchamia” różnego rodzaju zachowania i umiejętności rozpoznawania i unikania drapieżnika. Korzysta również z przystosowań morfologicznych i rozwojowych, które mogą czynić go okresowo „nieobecny”, nieatrakcyjnym, niedostępnym wielkościowo lub zbyt kosztownym dla drapieżnika. Nieustanne zagrożenie drapieżnictwem wyzwała różnorodne korzystanie z zasobów pokarmowych siedliska, doprowadzające do podziału tych zasobów pomiędzy różne genetycznie lub rozwojowo osobniki bądź różne gatunki. Ucieczka przed drapieżnikiem i gonitwa za pokarmem to dwie potężne siły doboru naturalnego – siły kreujące zachowanie, reprodukcję, liczebność i różnorodność osobników i gatunków. Otóż te dwie siły względnie łatwo poddają się procesowi badawczemu w siedlisku jakiego stwarza masa wodna – pelagial. W książce określa się go terminem *offshore habitat* (rozdział I), podkreślając jego odrębność od bardziej różnorodnych siedlisk litoralnych, bentonicznych, podmokłych czy lądowych, tj. takich, gdzie istotną rolę w grze pomiędzy drapieżnikiem i ofiarą odgrywa przestrzenna zmienność siedliska; dostarcza ona mniej lub bardziej trwałych schronień i kryjówek zarówno dla ofiary, jak i drapieżnika. Pelagial jako siedlisko życia planktonu jest siedliskiem bardziej homogennym, zróżnicowanym bardziej pionowo niż poziomo, w znaczeniu, że o jego różnorodności decyduje przede wszystkim pionowy zasięg światła, temperatury i penetracji tlenu. W konsekwencji produkcja pierwotna i stężenia jonów decydujące o zagęszczeniu i składzie zawiesiny pokarmowej – podstawowego zasobu pokarmu dla zooplanktonu – podlega temu samemu, tj. pionowemu zróżnicowaniu. Przemieszczanie się zarówno drapieżnika, jak i ofiary odbywa się częściej poprzez wędrówki w górę lub w dół kolumny wody, niż na większe odległości horyzontalne. Takie warunki jak w pelagialu łatwiej poddają się badaniu eksperymentalnemu.

Spośród najrozmaitszych relacji drapieżnik–ofiara i konsument–pokarm, jakie można sobie wyobrazić w siedlisku toni wodnej, układ zooplankton–ryba planktonożerna, i to ryba wybierająca ofiary wzrokowo (*visual predator*), jest podstawowy dla sieci troficznej zbiornika. Ten układ jest głównym bohaterem książki profesora Gliwicza. W znacznej mierze odtwarza to naturalne sytuacje, jakie spotykamy w śródzieżerzu typowych głębszych jezior strefy umiarkowanej. Na tym tle interesująco przedstawiają się badania jezior bezrybnych, jak też bezrybnego etapu rozwoju różnych współczesnych jezior. Intensywność wybierania ofiary przez wizualnego drapieżnika zależy od jej wielkości (większa ofiara przegrywa!) i widoczności w danych warunkach oświetlenia, odległości i szybkości reakcji ryby i ofiary, wrażliwości na sygnały alarmowe; elementy te wpływają m.in. na uruchomienie odpowiednich zachowań obronnych. Z kolei „pogoń za obiadem” wśród bezkręgowców planktonowych, które zdobywają pokarm za pomocą filtrowania zawiesiny, odbywa się w myśl reguły Brooksa-Dodsona (1965) na zasadzie „większy zwycięża”, bo odławia cząstki o szerszym spektrum wielkości. Ponadto daje sobie radę w mniejszych stężeniach

też zawiesiny, wykazując mniejsze progowe stężenie pokarmu (*threshold food concentration*), tzn. takie, przy którym asymilacja równoważy oddychanie. Tych parę prostych reguł rządzi w toni wodnej większości naszych jezior i one też trafiły do książki profesora Gliwicza. Również i z tej przyczyny, że eksperymentowanie na ich podstawie zarówno w laboratorium, jak i wprost w jeziorze jest możliwe, a profesor Gliwicz jest mistrzem w tej dziedzinie. Sprzyjają temu też krótkie (rzędu kilku dni) cykle życiowe zooplanktonów i ich pokarmu oraz homogenny charakter masy wodnej. Wszystko to sprawia, że właśnie te układy życia i to siedlisko nadaje się znakomicie do śledzenia takich fundamentalnych dylematów ekologów, jak ten: co jest ważniejsze dla podtrzymania życia i różnorodności – oddziaływanie typu „dół–góra” (*bottom–up*) czy „góra–dół” (*top–down*). Profesor Gliwicz jednoznacznie wykazuje, że choć jedno i drugie oddziaływanie jest ważne, to o różnorodności każdego poziomu troficznego decydują: presja drapieżnika i sposób reagowania ofiary.

Książka jest napisana z pasją, czyta się ją z zainteresowaniem. Nie jest to język naukowy w jakim się pisze typowe prace badawcze, ale język żywy i żartobliwy, obfitujący w wiele anegdot i własnych przygód (np. „kąpiel” Autora w zimie w Stawie Dwostym w Tatrach, w którym... nie było wody!) oraz wrażeń ze spotkań z wybitnymi ekologami (jak Hrbaček, Hutchinson, Elton). Bardzo proste i przejrzyste rysunki i rysunekki prezentują raczej idee lub zależności niż konkretne liczby (żadnych nużących tabel – chwała Autorowi za to!). Każdy kolejny rozdział poprzedza krótkie streszczenie. Wiele jest nawiązań do klasycznych teorii i reguł ekologicznych – jest to dobra cecha tej książki, bo podkreśla jej charakter ogólnoekologiczny! Do tych ostatnich należy wspomniana reguła Brooksa-Dodsona (1965) (*size efficiency hypothesis*) „wiążąca wydajność procesu zdobywania pokarmu... z rozmiarami ciała” (Lampert i Sommer 1996, str. 249) w znaczeniu im większe zwierzę – tym lepsza wydajność. Do takich należą też: „hipoteza umiarkowanych zakłóceń” (*intermediate disturbance hypothesis*) Connella (1978), zasada konkurencyjnego wypierania (*competition exclusion*) Gausego (1934), zasada „proporcji ograniczających zasobów”, która w podręczniku Lamperta i Sommera (1996, str.192) odpowiada angielskiemu terminowi „*resource ratio*” Tilmana (1977), czy wreszcie pojęcie „paradoks planktonu” (*paradox of plankton*) Hutchinsona (1957). Autor analizuje (a raczej reanalizuje) powyższe zasady i reguły w świetle swojej teorii i wyników badań. Często-gęsto przywołuje przykłady z innych siedlisk, nawet lądowych, np. z życia ptaków lub ssaków.

Przyjrzyjmy się niektórym wnioskom Autora; szczegółowe przykłady (z reguły ciekawie opisane) z konieczności pomijam, aby nie przekroczyć za bardzo objętości recenzji wymaganej przez Szanowną Redakcję!

Każdy osobnik w populacji musi radzić sobie na różne sposoby, aby utrzymać takie dostosowanie (*fitness*) w środowisku, które zapewnia przeżycie do momentu reprodukcji. Żadnej z cech i norm reakcji nie może zatem realizować w stopniu fizjologicznie maksymalnym. W konkretnej sytuacji podlegają one optymalizacji według oceny „koszt a zysk”. Zooplankton (rozdział II) dostarcza wielu takich przykładów,

kiedy to określone zachowanie lub cecha rozwojowo-morfologiczna, mimo że „kosztowna” energetycznie, jednakże „opłaca się” bo zwiększa szanse uniknięcia drapieżnika. Do takich należą np.: dobowe, pionowe wędrówki skorupiaków (do warstw głębszych w okresie dnia) celem unikania ryby polującej wzrokowo, zmniejszanie rozmiarów ciała samic w warunkach stałej presji drapieżników, produkcja chemicznych „sygnałów alarmowych” wskazujących na obecność drapieżnika w środowisku, tworzenie (np. w cyklomorfozie) wyrostków ciała utrudniających atak drapieżnika, okazyjne czynienie się „niewidocznym” lub okresowe wycofywanie się osobników (np. diapauza) z siedliska penetrowanego przez drapieżnika.

„Codzienne” decyzje osobników składają się na losy całej populacji opisane w rozdziale III. Jej zagęszczenie to wynik netto rozmnażania osobników i ich śmiertelności, czyli inaczej wynik skutecznego (umożliwiającego reprodukcję) wykorzystania zasobów pokarmowych siedliska i eliminacji przez drapieżników; oba te procesy w zooplanktonie są powiązane z wielkością ciała.

Współwystępowanie w toni wodnej zadziwiająco wielu gatunków planktonu o podobnych niszach nazwał Hutchinson (1957) „paradoksem planktonu” i objaśniał zmiennością czynników tego siedliska, która uniemożliwia osiągnięcie równowagi i zrealizowanie się zasady konkurencyjnej przewagi określonego gatunku. Profesor Gliwicz opatruje tytuł rozdziału IV znakiem zapytania – bo czy rzeczywiście życie planktonu to „paradoks” konkurencji? Bezkregowce planktonowe, dla których podstawowe zasoby pokarmowe to zawiesina różnych wielkościowo cząstek odławianych w procesie filtracji, posiadają różnego rodzaju trwałe lub plastyczne zachowania, które pozwalają im na skuteczny podział tych zasobów. Podstawowy podział zachodzi według wielkości cząstek; jedne gatunki preferują szersze, inne – węższe spektrum wielkości. Wielkość odławianych cząstek może być ponadto regulowana przez wioślarki na wiele różnych sposobów, np. aktywne odrzucanie cząstek niejadalnych. Presja drapieżników w warunkach naturalnych, różnicując wielkość osobników i ich śmiertelność, wpływa na współwystępowanie gatunków i zapobiega opanowaniu zasobów pokarmowych i dominacji jednego gatunku, który mógłby rozwinąć się do granic maksymalnej pojemności siedliska (określanej przez Autora jako „*carrying capacity*”) (rozdział V).

Na tle powszechnego występowania ryb i ich „planktonowego drapieżnictwa” jako szczególnie interesujące okazują się te sytuacje, które obserwujemy w naturalnych siedliskach trwale lub okresowo bezrybnych. Badań takich siedlisk jest niewiele, ale są one pasjonujące, a rozdział VI stanowi swoistą pochwałę „ekologii bezrybia”.

W zespołach planktonu w bezrybnych zbiornikach z reguły panuje jeden gatunek dużego filtratora, który eksploatuje „do oporu” zasoby pokarmowe (skutkiem: zagęszczenie glonów na niskim poziomie), dochodząc do maksymalnej pojemności środowiska i skutecznie, wcześniej czy później, eliminuje swoich konkurentów. Ale w samej populacji zwycięzcy dochodzi do silnej konkurencji wewnątrzgatunkowej. Młode osobniki, czyli mniejsze, „posłuszne” zasadzie Brooksa-Dodsona, mogą przeżyć w nielicznych momentach (Autor nazywa je „*time windows*”), kiedy to stężenie

zawiesiny pokarmu intensywnie wzrasta i jeszcze nie dochodzi do opanowania zasobów przez osobniki większe. Takich sytuacji dostarczają niektóre bezrybne jeziora górskie, np. badane przez profesora Gliwicza i jego zespół jezioro tatrzańskie – Czarne pod Rysami (trwale bezrybne); silna reprodukcja jedynej w tym jeziorze i dużego gatunku wioślarki (*Daphnia pulicaria*) ma miejsce w krótkim okresie na wiosnę (synchronicznie z rozwojem drobnych wiciowców i wzrostem temperatury).

Innym przykładem jeziora bezrybnego jest ciepłe i żyzne Great Salt Lake w stanie Utah (USA), w którym z powodu silnego zasolenia (130–160 g/l) i izolacji od siedlisk morskich ryby nie występują, a w planktonie występuje jeden skorupiak *Artemia franciscana*, zaś 95% biomasy fitoplanktonu (bardzo niskiej) stanowi drobny wiciowiec *Dunaliella viridis*, główny pokarm tego filtratora. Skuteczne odnowienie populacji – podobnie jak w Czarnym Stawie – następuje w krótkim okresie wczesnoletnim, kiedy zagęszczenie glonów wzrasta.

Przykład z jeziora Great Salt Lake ilustruje jedno z zasadniczych stwierdzeń Autora – w warunkach trwałego braku ryby planktonożernej w zespole skorupiaków planktonowych panuje z reguły jeden gatunek, duży i skuteczny filtrator, którego populacja jednak wpada w pułapkę silnej konkurencji międzyosobniczej, wewnątrzgatunkowej. Aby zapewnić prokreację musi dostosować się do krótkotrwałych warunków wysokiego zagęszczenia pokarmu. Mamy wtedy do czynienia z rozmnażaniem synchronicznym i z reguły z obecnością jednego udanego pokolenia (kohorty) w okresie wegetacyjnym.

Nie wszystkie jednak bezkręgowce planktonowe – stwierdza Autor – zachowują się wobec drapieżników podobnie jak wioślarki. Wrotki (Rotifera) planktonowe z racji swoich bardzo drobnych rozmiarów są ogólnie omijane przez ryby planktonożerne, ale często wyjadane przez bezkręgowce drapieżniki (drapieżne wrotki, wioślarki, widłonogi, larwy *Chaoborus*) i to tym silniej, im drobniejszy gatunek. Z drugiej strony drobne gatunki wrotków lepiej niż wioślarki przeżywają w niskich stężeniach zawiesiny pokarmowej. Wszystko to sprawia, że selekcja w tej grupie zooplanktonu wydaje się iść w przeciwnym kierunku niż w przypadku wioślarek. W efekcie wrotki są bardzo liczne w warunkach silnej presji ryb, jak też mogą występować w warunkach bezrybnych, przy bardzo niskim zagęszczeniu pokarmu (np. w jeziorach alpejskich, gdzie często okazji towarzyszą dużym gatunkom *Daphnia*).

Problemowi „biomanipulacji”, czyli praktycznemu zastosowaniu podejścia „górze–dół” w celu wpływania na jakość wód i produkcję rybacką, poświęca Autor rozdział VII. Jest to dogłębna ocena blasków i cieni różnych prób wpływania na zagęszczenie uciążliwych glonów poprzez manipulowanie rybami rybożernymi i ich pokarmem, czyli rybami planktonożernymi, lub też poprzez regulowanie nacisku ryb planktonożernych na zooplankton. W obu przypadkach oczekuje się rozwoju dużych gatunków wioślarek i skutecznego obniżania przez nie zagęszczenia glonów.

Tymczasem, aby takie oddziaływanie było skuteczne, musi być spełnionych wiele warunków, o które trudno w sytuacjach naturalnych. Autor przeprowadzał bardzo spektakularne doświadczenia z rozprowadzaniem w jeziorze homogenatu otrzy-

manego ze zmiażdżonych tkanek płoci jako swoistego sygnału informującego żywe osobniki tej ryby o obecności jej drapieżnika. Spowodowano przemieszczenie się ryb i unikanie rejonu „niebezpiecznego”, ale nie stwierdzono istotnych zmian w zagęszczeniu i rozmieszczeniu zooplanktonu, jak też w napełnieniu przewodów pokarmowych ryb. Mało jest udokumentowanych danych wykazujących przejście z drobnego zooplanktonu na większy w wyniku osłabienia presji pokarmowej ryb planktonożernych, a jeszcze mniej – łącznie z pożądanymi zmianami w zagęszczeniu fitoplanktonu. Zdarza się to, gdy następuje całkowite wytrucie ryb (eksperyment Autora w jeziorze Wirbel), ale ostateczny skutek mierzony stężeniem chlorofilu okazał się mierny i zmienny. W innych przykładach brak żerowania ryb zastąpiony jest szybko wzmożoną aktywnością drapieżników bezkręgowych. Również i fitoplankton w wyniku zwiększonej aktywności filtracyjnej zooplanktonu (zakładając, że uda nam się sprowokować rozwój dużych wioślarek) może uruchomić swoje zdolności obronne przed tym „drapieżnictwem”. Pojawiają się gatunki i formy życiowe nitkowate, kolonialne, o galaretowatych osłonkach, dużych wyrostkach i inne czyniące zawiesinę glonów „niedostępną” dla filtratorów. Gdy to się dzieje, zawsze dochodzi do masowego rozwoju gatunków glonów unikanych przez filtratory.

Ostatnie dwa rozdziały (czyli VIII i IX) tej pasjonującej książki zawierają rozważania o znaczeniu ogólniejszym. Intencją Autora jest ustosunkowanie się do podstawowych problemów ekologii, jak też wskazanie ile z jej współczesnych wyobrażeń zawdzięczamy badaniom planktonu w środowisku pelagialu. Niejakim zaskoczeniem było dla mnie bardzo kategoryczne przeciwstawienie przez Autora podejść typu „dół–góra” i „góra–dół” jako wzajemnie się wykluczających, tzn. niewyraźnych w podobnych jednostkach (np. energii), ale które winny być rozwijane równolegle, choć nie da się ich złożyć w jednolitą teorię. Uwarunkowania pokarmowe, czyli ekosystemalne procesy obiegu materii i przepływu energii regulują intensywność odżywiania się, asymilację, tempo wzrostu i reprodukcji osobników, czyli intensywność produkcji netto populacji i zespołu, natomiast presja drapieżnika reguluje stan aktualny zagęszczenia i biomasy populacji oraz wielkość osobnika. Zagęszczenie jest zawsze bardziej zależne od aktualnej śmiertelności niż aktualnej reprodukcji. Podobnie średnia wielkość osobnika w populacji jest dość stała (dotyczy to głównie wioślarek planktonowych), gdyż ryba eliminuje osobniki według ich wzrastających rozmiarów. Dobór naturalny w obu tych domenach życia planktonu działa w przeciwnych kierunkach. Ucieczka przed drapieżnikiem jest zawsze życiowo ważniejsza niż „polowanie na obiad”, a nawet niż unikanie okresowego głodowania.

Wiele teorii ekologicznych ma swoje korzenie „w wodzie”. Idee Hutchinsona z lat 50. na temat mechanizmów współwystępowania gatunków, podziału zasobów i różnorodności, czy niszy ekologicznej jako wielowymiarowej przestrzeni, w której żyje populacja danego gatunku, wywodzą się pierwotnie z badań fitoplanktonu, choć znalazły swoje zastosowanie w wielu siedliskach i dla wielu zwierząt. Zainicjowały badania drapieżnictwa i konkurencji w łatwym do eksperymentowania siedli-

sku, jakim jest pelagial. Zasada podziału zasobów pokarmowych jest względnie łatwa do badania, gdy ma się do czynienia z filtratorami i gdy zna się zależność pomiędzy wielkością osobnika a wartością progową koncentracji pokarmu. Badania zjawiska wędrówek dobowych zooplanktonu, sezonowej zmienności zagęszczenia i sukcesji gatunków planktonu w jeziorach zarybionych i bezrybnych, umiarkowanych i tropikalnych, jak też zależności pomiędzy rybą planktonożerną i rybożerną – wyjaśniły przemożną rolę drapieżnictwa w kształtowaniu różnorodności biologicznej – gatunków i osobników, ich zachowań i historii życia – nie tylko w pelagialu. Zasada „*safety first and food second*” staje się zasadą życia (str. 335).

Z powyższego przeglądu poruszanych zagadnień widać, jak zajmująca i ważna dla współczesnych wyobrażeń nie tylko limnologów jest książka profesora Gliwicza. Czy objaśnia ona wyczerpująco zjawiska i procesy, dążąc do ujęcia wszechstronnego i obiektywnego? Nie sądzę, gdyż np. brak jest analizy presji ryb filtrujących na zooplankton, presja drapieżników bezkręgowych też nie jest uwzględniona w pełni wiedzy o jej skutkach. Ale też i celem tej publikacji (jak i całej serii) nie jest krytyczny przegląd tego co wiadomo, typu przegląd stanu wiedzy, lecz „autorskie” widzenie świata! To właśnie czyni lekturę omawianej książki bardzo interesującą! Poszczególne rozdziały, które można czytać w dowolnej kolejności, stanowią raczej eseje naukowe podejmujące różne aspekty badań układu ryba-zooplankton; najczęściej jest to nasza swojska płoć i dafnia w jeziorach!

Na koniec szczypta zastrzeżeń. Rozumiem, że ogromna większość danych omawianych w książce pochodzi z badań amerykańskich, zachodnioeuropejskich lub własnych Autora i jego uczniów. Ale przy tej okazji wypadało może wspomnieć o pierwszych badaniach krajowych nad skutkami wpływu ryb na zooplankton, które zaczęły się ukazywać drukiem prawie w tym samym czasie, co sławne badania Hrbačka i jego uczniów, bardzo często i szczegółowo opisywane przez Autora. Tzw. badania żabienieckie z lat 60. nad rozwojem zooplanktonu w małych stawach (można je śmiało porównać z większymi odgradzeniami!) z wzrastającą obsadą drobnego karpia, wykazały stopniową eliminację większych gatunków wioślarek i wzrastającą liczebność drobnych gatunków, w tym wrotków, jak też zmiany w fitoplanktonie zgodne z tym, co działo się w sławnym Smyslov Pond! Niektóre wyniki badań nad wpływem zwiększonej obsady ryb karpiowatych w płytkim jeziorze Warniak (lata 70.) również dostarczyły wyników zgodnych z teorią „kaskadowego” wpływu ryb na zooplankton. Analiza wieloletnich zmian zooplanktonu w Jeziorze Mikołajskim wskazała na zmiany dominacji, które można wiązać ze zmianami w odłowach ryb.

Mimo tych usterek oceniam książkę profesora Gliwicza jako ciekawą i pożyteczną i polecam jej lekturę.

Gliwicz Z. M. 1999 – *Pomiędzy perspektywą głodu a zagrożeniem ze strony drapieżcy: ekologia zwierzęcia wód otwartych* – Kosmos, 48: 405–423.

Lampert W., Sommer U. 1996 – *Ekologia wód śródlądowych* (tłum. z niemieckiego J. Pijanowska) – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Anna Hillbricht-Ilkowska