

ZBIGNIEW MACIEJ GLIWICZ  
Zakład Hydrobiologii  
Instytutu Zoologicznego UW  
Warszawa

## Status troficzny gatunków zooplanktonu słodkowodnego Trophic status of freshwater zooplankton species

Każda próba klasyfikacji ekologicznej oparta o jednostki taksonomiczne napotyka z reguły na poważne trudności. Zgodnie z poglądami skrajnych pesymistów, do jakich niewątpliwie zaliczyć w tym wypadku trzeba Riglera (1973), koncepcja gatunku staje się niewdzięcznym balastem dla biocenologa zainteresowanego strukturą i funkcjonowaniem ekosystemu, zmuszając go do „rozpatrywania złożonego układu jako sumy tysięcy współdziałających ze sobą jednostek”. Wszelkie próby pominięcia gatunku w pracach biocenotycznych, udane niekiedy w przypadku rozważań czysto teoretycznych (vide Lindemana 1942), stają się czysto iluzoryczne, gdy rozpoczynamy badania. Okazuje się bowiem, że poza produkcją pierwotną i respiracją nie potrafimy mierzyć żadnych parametrów funkcjonowania układu dla całych jednostek biocenotycznych, takich choćby jak Lindemanowskie poziomy troficzne, że mierzymy je po prostu dla jednogatunkowych populacji, lub częściej — tylko pojedynczych grup wiekowych, czy stadiów rozwojowych gatunków. W konsekwencji, gdy konstruujemy model biocenozy, zmuszeni jesteśmy do daleko idących uproszczeń przy przetwarzaniu informacji zebranych dla pojedynczych gatunków na informacje charakteryzujące jednostki biocenotyczne. Pomimo zrozumiałych trudności związanych z tym procedurą, stosuje się go nader często, ostatnio głównie z uwagi na potrzebę intensywnego „syntetyzowania” wyników badań Międzynarodowego Programu Biologicznego.

Trudności są tym większe, im bardziej skomplikowany gatunkowo i przestrzennie jest układ biocenotyczny. Ale są one wcale niemałe przy stosunkowo najprostszyc i najbardziej jednorodnych układach, takich jak choćby biocenoza planktonowa, w której wszystkie biotyczne komponenty systemu, nie tworząc żadnych trwałyc układów przestrzennyc, reprezentują zaledwie kilka klas roślinnych i kilka typów zwierzęcyc.

Opór, z jakim ten prosty system biocenotyczny poddaje się klasyfikacyjnym zabiegom trofologa (fig. 1), ma swą przyczynę w niejasnym i — wbrew pozorom — niestabilnym statusie troficznym każdego ze zwierzęcyc komponentów systemu. W próbach klasyfikacji zwierząt planktonowyc na roślinożerce, drapieżce I i II rzędu, detrytusożady i wszystkożerce, zazwyczaj tylko ta ostatnia grupa nie budzi żadnych wątpliwośc, bowiem większość gatunków wymienianyc w pozostałych grupach tylko

w specyficznych warunkach (np. warunki eksperymentu laboratoryjnego) reprezentuje w rzeczywistości swą grupę troficzną.

Rodzaj pokarmu, którym odżywia się dany gatunek, zależy w gruncie rzeczy od trzech czynników:

1. Budowy i działania aparatu służącego do pobierania pokarmu (filtracja, sedymentacja czy aktywne chwytanie pokarmu — często u jednego gatunku równoległe działają dwa mechanizmy — fig. 1).

2. Behawioru zwierzęcia, który warunkuje jego wybiórczość pokarmową;

a. łatwości wybierania konkretnej strefy żerowania,

b. łatwości wybierania konkretnych obiektów z różnorodności potencjalnego pokarmu (gatunki łowiące i gatunki polujące).

3. Zasobności środowiska w różne rodzaje pokarmu oraz rozmieszczenia tego pokarmu.

Dwa pierwsze są w gruncie rzeczy cechami gatunku, choć i one nie tylko na różnych stadiach rozwoju, lecz również w różnych sytuacjach środowiska pokarmowego mogą ulegać zmianie. Inaczej wygląda, na przykład behawior i mechanizm pobierania pokarmu u *Chydorus sphaericus* w środowisku bogatym w peryfiton lub planktonowe wielkokolonijne glony, w którym wioślarka ta zbiera pokarm z powierzchni stałych (Fryer 1968), a inaczej w środowisku limnetycznym pozbawionym dużych form glonów, gdzie *Chydorus* staje się typowym filtratorem (Gliwicz 1969a).

Trzeci czynnik warunkujący typ troficzny gatunku przysparza w takiej klasyfikacji najwięcej kłopotu. Nigdy bowiem nie można mieć całkowitej pewności, czy gatunek, który ponad wszelką wątpliwość jest czystym drapieżnikiem w jednym jeziorze, nie występuje w innym zbiorniku jako typowy roślinożerca, jak np. *Cyclops abyssorum taticus* (Kozm.) (Eppacher 1968 i Pechlaner et al. 1972) lub *Heterocope saliens* (Lill.) (Monakov 1972).

Jest oczywiste, iż analogiczne różnice w statusie troficznym gatunku są powszechne również wśród zwierząt nie zmieniających mechanizmu pobierania pokarmu ani swego behawioru w różnych warunkach środowiska pokarmowego. Wystarczy, że zmienia się samo środowisko. Ten sam typowy filtrator, który w warunkach oligotrofii odżywia się głównie drobnymi, nannoplanktonowymi glonami o wielkości kilku — kilkunastu mikronów, w warunkach eutrofii staje się detryto- i bakteriofagiem, bowiem w wyniku tego samego procesu filtracji w jego komorze filtracyjnej odławiają się cząstki detrytusy i komórki bakterii, a nie drobne glony (bliższe wyjaśnienie tego zjawiska znaleźć można u Gliwicza 1969a, 1969b).

Wydaje się, iż poprawna klasyfikacja zwierząt planktonowych na typy troficzne, czy nawet poziomy troficzne, możliwa jest do przeprowadzenia tylko w przypadku jezior oligotroficznych, gdzie w strefie limnetycznej zachowuje się klasyczna struktura łańcucha pokarmowego: fitoplankton — zooplankton roślinożerny — zooplankton drapieżny — ryby. Świadczą o tym udane modele alpejskiego Unterer Finstertaler See (Pechlaner et al. 1972) i arktycznego Char Lake (Rigler 1972). Status troficzny każdego z tamtejszych gatunków zooplanktonu jest ściśle sprecyzowany ze względu na charakter produkcji pierwotnej planktonu i brak intensywnego dopływu allochtonicznej materii organicznej. Z uwagi na niskie koncentracje biogenów w tych oligotroficznych wodach

planktonowymi producentami są często wyłącznie drobne glony nanoplanktonowe (wiciowce i okrzemki), bowiem bardziej efektywnie wykorzystują one biogeny niż większe glony sieciowe ze względu na korzystniejszy stosunek powierzchni komórek do ich objętości. Glony te znakomicie mieszczą się w zakresie wielkości cząstek pokarmu dostępnych dla filtratorów. Z kolei niewielki dopływ materii organicznej allochtonicznej i niewysoka produkcja pierwotna planktonu warunkuje niskie liczebności bakterioplanktonu i małą koncentrację detrytusu — cząstek również mieszczących się we wspomnianym zakresie wielkości. Zatem niemal wyłącznym pokarmem odfiltrowywanym w komorach filtracyjnych niedrapieżnego zooplanktonu jest żywa masa fitoplanktonu. Mamy tu więc do czynienia z typowymi roślinożercami — z dobrze wyodrębnionym poziomem konsumentów I rzędu.

W jeziorach o większej zasobności w biogeny i — co na ogół się z tym wiąże — jeziorach otrzymujących większe dawki allochtonicznej materii organicznej, sytuacja jest odmienna. Zespół producentów planktonowych zdominowany jest tu silnie przez duże glony sieciowe (próba wyjaśnienia przyczyny tego zjawiska — Gliwicz 1973), nierzadko wielkie kolonie sinic i kilkusetmikronowe komórki bruzdnic, zbyt wielkie, by mogły być odfiltrowane przez typowe filtratory. Produkowana przez takie zespoły materia organiczna staje się dla filtratorów dostępna dopiero po intensywnej przeróbce przez mikroorganizmy. Dlatego też w jeziorach eutroficznych obserwuje się z reguły większą liczebność bakterii. Wzrasta tu też koncentracja cząstek martwej materii organicznej, częściowo jako wynik intensywnej destrukcji martwych komórek niezjadalnych form fitoplanktonu sieciowego, częściowo zaś jako wynik mechanicznej koagulacji rozpuszczonej materii organicznej pochodzenia auto- i allochtonicznego.

W zakresie wielkości cząstek dostępnych jako pokarm dla filtratorów planktonowych ubywa więc żywych komórek glonów, a przybywa komórek bakterii i cząstek zawiesiny martwej materii organicznej. Typowy, nie obdarzony zdolnością pozamechanicznej wybiórczości pokarmowej filtrator, o tej samej charakterystyce spektrum filtracyjnego, odżywia się diametralnie odmiennym pokarmem w warunkach oligotrofii i w warunkach eutrofii (fig. 2), inny jest zatem jego status troficzny w zależności od typu troficznego środowiska.

Nie mniej radykalnej zmianie ulega też status troficzny dotychczasowych drapieżników. Najbardziej liczne i najważniejsze ekologicznie gatunki drapieżników w warunkach pelagialu jeziornego to widłonogi podrzędu *Cyclopoida*. Z reguły widłonogi te w warunkach oligotrofii są rzeczywistymi drapieżcami, przynajmniej w stadiach dorosłych. W eutrofii natomiast przechodzą one najczęściej na pokarm roślinny, jeśli nie całkowicie, to przynajmniej częściowo. Nie jest sprawą przypadku, że na figurze 1 przy większości gatunków tej grupy wymieniony jest zarówno pokarm zwierzęcy jak i roślinny. Z prac eksperymentalnych prowadzonych z tymi widłonogami wynika, że na ogół zjadany jest równie chętnie, choć nie koniecznie równie dobrze trawiony, pokarm roślinny (glony sieciowe), jak pokarm zwierzęcy (pierwotniaki, wrotki, wioślarki, widłonogi innych gatunków) w zależności od tego, który podany zostanie w dużej koncentracji i jak wysoką ruchliwością charakteryzuje się gatunek podawany jako pokarm. Prawdopodobnie analogiczne zjawisko występuje też w warunkach naturalnych — w oligotrofii większa jest kon-

centracja zwierząt niż glonów sieciowych, w eutrofii natomiast koncentracja glonów sieciowych wielokrotnie przewyższa koncentrację zwierząt, inna jest zatem dostępność pokarmu roślinnego i zwierzęcego dla tych zwierząt w zależności od typu troficznego środowiska.

Sprawę tę, zarówno w odniesieniu do „roślinożerców”, jak też „drapieżców”, komplikują ponadto zmiany fenologiczne planktonu, szczególnie fitoplanktonu oraz zmiany charakteru produkcji pierwotnej w pelagialu jeziornym. O ile wiosną, nawet w eutroficznych zbiornikach wodnych, duży udział w biomacie i produkcji pierwotnej tej strefy mają drobne, „zjadalne” glony nannoplanktonowe, o tyle późnym latem stają się one bardzo nieliczne ustępując miejsca dużym, „niezjadalnym” glonom sieciowym. Co więcej, późne lato i jesień jest okresem, w którym do strefy pelagialu dopływa wiele materii organicznej wyprodukowanej w litoralu, bądź na lądzie, bądź w formie roślinnego detrytusu, bądź też

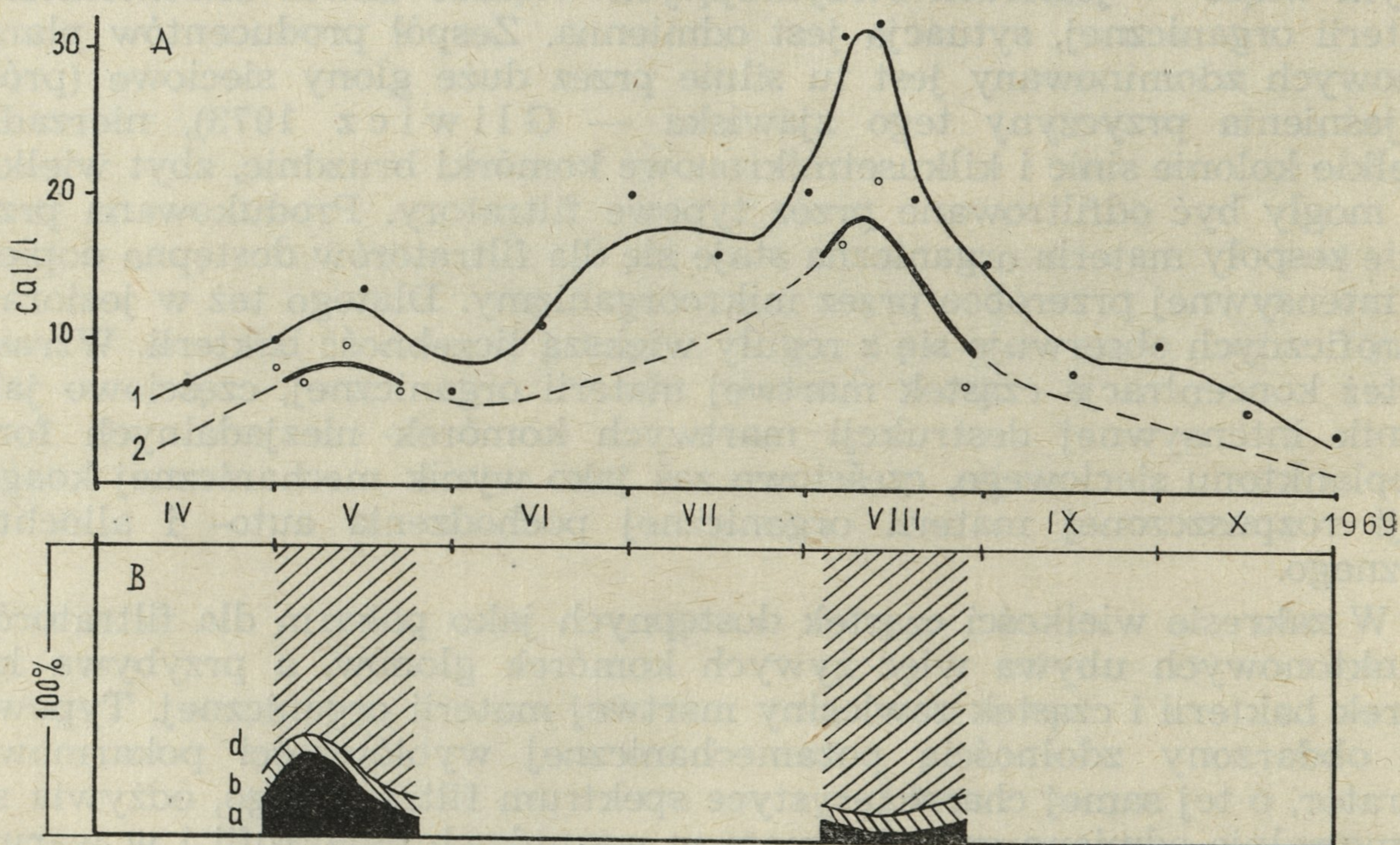


Fig. 3. Zmiany kaloryczności sestonu organicznego, czyli materii organicznej w zawiesinie (A — 1) oraz jej frakcji teoretycznie dostępnej jako pokarm dla typowych filtratorów planktonowych (A — 2) w strefie eufotycznej eutroficznego Jeziora Mikołajskiego w 1969 r.

A — 1 — Ławacz, mater. niepubl., A — 2 uzyskano przez odjęcie kaloryczności biomasy fitoplanktonu sieciowego i zooplanktonu od wartości A — 1 na podstawie materiałów Spodniewskiej (in press) oraz mater. niepubl. Hillbricht-Ilkowskiej i Gliwicza. Niżej — udział (%) kaloryczności glonów (a), bakterii (b) i detrytusu (d) w kaloryczności dostępnej frakcji sestonu: a — na podstawie materiałów Spodniewskiej (in press), b — na podstawie niepublikowanych materiałów Godlewskiej-Lipowej, d — poprzez odjęcie wartości % a + b od 100%.

Calorific value of organic seston, i.e. particulate organic matter (A — 1) and of its fraction available as food particles to a typical filter feeders (A — 2) in the euphotic zone of eutrophic Mikołajskie Lake throughout the 1969

A — 1 after Ławacz unpubl., A — 2 — calculated as the difference between A — 1 and the sum of calorific values of net phytoplankton and zooplankton, basing on data of Spodniewska (in press), Hillbricht-Ilkowska and Gliwicz, unpubl. Below — the share (%) of algae (a), bacteria (b) and detritus (d) in calorific value of organic seston fraction available for filter feeders: a — after Spodniewska (in press), b — after Godlewska-Lipowa, unpubl., d — calculated as a difference of a + b (%) and 100%

w formie rozpuszczonej materii organicznej stymulującej masowy rozwój bakterii, co w jeszcze większym stopniu zmienia charakter odżywiania się „roślinożerców” (fig. 3)<sup>1</sup>. W analogiczny sposób różnicuje status troficzny gatunków tej grupy pionowe rozmieszczenie wszystkich komponentów potencjalnego pokarmu w jeziorze.

Nie sposób więc przedstawić uniwersalny podział zwierząt planktonowych w aspekcie trofologicznym. Jest to prawdopodobnie możliwe do przeprowadzenia z każdym zespołem zooplanktonu z osobna w oparciu o dokładną analizę konkretnej sytuacji. Być może, znając mechanizmy pobierania pokarmu i behawior pokarmowy gatunków składających się na dany zespół, można pokusić się o określenie statusu pokarmowego każdego z tych gatunków w oparciu o analizę obfitości i rozmieszczenia komponentów potencjalnej bazy pokarmowej w środowisku, bez uciekania się do żmudnych obserwacji i eksperymentów pokarmowych. Jednak do tego potrzeba bardziej precyzyjnych informacji niż te, które udaje się zgromadzić z piśmiennictwa w chwili obecnej.

Wydaje się w każdym razie, że nawet zwielokrotnienie tych informacji nie zmieni sytuacji na tyle, by uniwersalna trofologiczna klasyfikacja słodkowodnych zwierząt planktonowych mogła kiedykolwiek zmienić swój ciągły charakter, którym charakteryzuje się lista gatunków zamieszczona na figurze 1.

Za doping do podjęcia niniejszego opracowania wdzięczny jestem moim miłym koleżankom z Instytutu Ekologii PAN — dr Annie Hillbrich-Ilkowskiej i dr Teresie Węgleńskiej. Wdzięczny im jestem również za pomoc w zebraniu materiałów z piśmiennictwa, które posłużyły do skonstruowania figury 1. Koledze dr Włodzimierzowi Ławaczowi, koleżance dr Irenie Spodniewskiej oraz Pani dr Alicji Godlewskiej-Lipowej dziękuję za udostępnienie nie opublikowanych materiałów.

## Piśmiennictwo

- Anderson R. S. 1967 — Diaptomid copepods from two mountain ponds in Alberta — *Can. J. Zool.* 45: 1043—1047.
- Anderson R. S. 1970 — Predator — prey relationship and predation rates for crustacean zooplankters from some lakes in western Canada — *Can. J. Zool.* 48: 1229—1240.
- Beauchamp P. 1961 — Sur *Asplachna henrietta* (Rotifera) — *Bull. Soc. zool. France*, 86: 701—704.

<sup>1</sup> Ten sam typowy filtrator nie obdarzony zdolnością pozamechanicznej wybiórczości pokarmowej odżywia się odmiennym pokarmem wiosną (np. na początku maja blisko 30% dostępnego pokarmu stanowią żywe glony, niespełna 10% bakterie, a ponad 60% zawiesina martwej materii organicznej), a innym latem (np. w połowie sierpnia żywe glony stanowią zaledwie około 2% dostępnego pokarmu, bakterie niespełna 10%, a zawiesina martwej materii organicznej blisko 90%), choć mechanizm pobierania pokarmu ani behawior pokarmowy w ogóle się u niego nie zmienia. Zmianie ulega co najwyżej tempo filtracji — pomimo wyższej temperatury środowiska w sierpniu niż w maju jest ono prawdopodobnie mniejsze w sierpniu ze względu na znacznie większą koncentrację zawiesiny w wodzie — zawiesiny zarówno dostępnego pokarmu, jak też glonów nitkowatych i innych form zakłócających proces filtracji.

- Bogato va J. B. 1951 — Količestvennyye dannye o pitanii *Cyclops strenuus* Fischer i *Cyclops viridis* Jurine — Trudy saratov. Otd. kasp. Fil. VNIRO, 1: 163—176.
- Bogato va J. B. 1965 — Pitanie dafnij i diaptomusov w prudach — Trudy vseros. nauc.-issled. Inst. prud. ryb. Choz. 13: 165—178.
- Bogato va J. B. 1967 — O pitanii *Moina rectirostris* (Zeidig) — Trudy vseros. nauc.-issled. Inst. prud. ryb. Choz. 15: 106—116.
- Burgis M. J. 1971 — The ecology and production of copepods, particularly *Thermocyclops hyalinus*, in the tropical Lake George, Uganda — Freshwat. Biol. 1: 169—192.
- Burgis M. J., Dunn J. G., Ganf G. G., McGowan L. M., Viner A. B. 1972 — Lake George, Uganda. Studies on tropical freshwater ecosystem (Productivity problems of freshwaters, Eds. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska) — Warszawa-Kraków: 301—309.
- Burns C. W. 1966 — The feeding behaviour of *Daphnia* under natural conditions — Ph. Dr Thesis, Univ. Toronto, 88 pp.
- Burns C. W. 1968 — The relationship between body size of filter-feeding *Cladocera* and the maximum size of particle ingested — Limnol. Oceanogr. 13: 675—679.
- Cummins K. W., Costa R. R., Rowe R. E., Moshiri G. A., Scanlon R. M., Zajdel R. K. 1969 — Ecological energetics of natural population of predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* Focke (*Cladocera*) — Oikos, 20: 189—223.
- Edmondson W. T. 1965 — Reproductive rate of planktonic rotifers as related to food and temperature in nature — Ecol. Monogr. 35: 61—111.
- Eppacher T. 1968 — Physiographie und Zooplankton des Gossenköllesee — Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck, 56: 31—123.
- Erman L. A. 1958 — Novye laboratornye ustanovki dla kultirovaniya kolovratok i izučeniya ich pitaniya — Nauč. Dokl. vysš. Školy, biol. Nauki, 4: 11—15.
- Erman L. A. 1962 — Ob ispolzovanii trofičeskich resursov vodoemov planktonnymi kolovratkami — Bjull. mosk. Obšč. Isp. Prir. 67: 32—47.
- Fryer G. 1957 — The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance — J. Anim. Ecol. 26: 263—286.
- Fryer G. 1968 — Evolution and adaptative radiation in the *Chydoridae* (*Crustacea: Cladocera*). A study in comparative functional morphology and ecology — Phil. Trans. roy. Soc. London, S. B, 254: 221—385.
- Galkovskaja, G. A. 1963 — Izučenie pitaniya planktonnych kolovratkov — Dokl. Akad. Nauk USSR, 7: 202—205.
- Gliwicz Z. M. 1967 — Zooplankton and temperature-oxygen conditions of two alpine lakes of Tatra Mts — Pol. Arch. Hydrobiol. 14: 53—72.
- Gliwicz Z. M. 1969a — Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy — Ekol. Pol. A, 17: 665—708.
- Gliwicz Z. M. 1969b — Wykorzystanie produkcji pierwotnej przez konsumentów planktonowych w zależności od długości łańcucha pokarmowego — Ekol. Pol. B, 15: 63—70.
- Gliwicz Z. M. 1969c — Baza pokarmowa zooplanktonu jeziorowego — Ekol. Pol. B, 15: 205—223.
- Gliwicz Z. M. 1973 — Importance of zooplankton for plankton system functioning in more and less eutrophic lakes (Eutrophierung und Gewässerschutz — Kurzfassung der Vorträge) — Schloss Reinhardsbrunn: 16—16d.
- Gliwicz Z. M. (in press) — Diurnal and seasonal changes of feeding activity of limnetic freshwater filter feeders — Ekol. Pol.
- Gras R., Iltis A., Saint-Jean L. 1971 — Biologie des Crustacés du Lac Tchad. II. Règime alimentaire des Entomostraces planctoniques — Cah. ORSTOM, Ser. Hydrob. 5: 285—296.

- Hillbricht-Ilkowska A., Karabin A. 1970 — An attempt to estimate consumption, respiration and production of *Leptodora kindtii* (Focke) in field and laboratory experiments — Pol. Arch. Hydrobiol. 17: 81—86.
- Kajak Z., Ranke-Rybicka B. 1970 — Feeding and production efficiency of *Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera, Culicidae) larva in eutrophic and dystrophic lake — Pol. Arch. Hydrobiol. 17: 441—451.
- Komarova J. V. 1966 — Izučenie pitaniya *C. quadrangula*, *C. pulchella*, *M. rectirostris*, *M. brachiata*, *M. macropa* i *D. brachyurum* — Trudy vseros. nauč.-issled. Inst. prud. ryb. Choz. 14: 213—225.
- Lindeman R. L. 1942 — The trophic-dynamic aspect of ecology — Ecology, 23: 299—418.
- Malovickaja L., Sorokin Ju. I. 1961 — K voprosu o pitanii nekotorych vidov diaptomid (Copepoda, Calanoida) bakteriami — Dokl. Akad. Nauk USSR, 136: 948—950.
- Manuilova E. F. 1958 — Biologija *Daphnia longispina* v Rybinskom Vodochranilišče — Trudy biol. Stancii Borok, 3: 236—249.
- McMahon J. W., Rigler F. H. 1965 — Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus — Limnol. Oceanogr. 10: 105—113.
- McQueen D. J. 1970a — Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia — J. Fish. Bd. Canada, 27: 13—20.
- McQueen D. J. 1970b — Reduction of zooplankton standing stocks by predaceous *Cyclops bicuspidatus thomasi* in Marion Lake, British Columbia — J. Fish. Res. Bd. Canada, 26: 1605—1618.
- Monakov A. V. 1972 — Review of studies on feeding of aquatic invertebrates conducted at the Institute of Biology of Inland Waters, Academy of Science, USSR — J. Fish. Res. Bd. Canada, 29: 263—283.
- Monakov A. V. 1973 — O pitanii svobodnoživuščich presnovodnych veslonogich (Trofologija presnovodnych životnych) — Moskva: 171—182.
- Monakov A. V., Sorokin Ju. I. 1959 — Opyty izučeniya chiščnogo pitaniya ciklopov s pomoščju izotopnoj metody — Dokl. Akad. Nauk USSR, 125: 201—204.
- Monakov A. V., Sorokin Ju. I. 1972 — Some results on investigations on nutrition of water animals (Productivity problems of freshwaters, Eds. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska) — Warszawa-Kraków: 765—774.
- Morduchaj-Boltovskaja E. D. 1958 — Predvaritelnye dannye po pitaniyu chiščnyh kladocer (*Leptodora kindtii* i *Bythotrephes*) v Rybinskom Vodochranilišče — Dokl. Akad. Nauk USSR, 122: 723—726.
- Morduchaj-Boltovskaja E. D. 1960 — O pitanii chiščnyh kladocer *Leptodora* i *Bythotrephes* — Bjull. Inst. Biol. Vodochran. Akad. Nauk USSR, 6: 21—22.
- Pechlaner R. G., Bretschko G., Gollmann P., Pfeifer H., Tilzer M., Weissenbach H. P. 1972 — Ein Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Kühltal, Tirol) als Modell des Energietransportes durch ein limnisches Ökosystem — Verh. Dtsch. zool. Ges. 65: 47—56.
- Pourriot R. 1963 — Utilisation des algues brunes unicellulaires pour l'élevage des Rotifères — C. R. Acad. Sci. Paris, 256: 1603—1605.
- Pourriot R. 1965 — Recherches sur l'écologie des Rotifères — Vie et Milieu, Suppl. 21: 224 pp.
- Pourriot R. 1966 — Régimes et exigences alimentaire des Rotifères — Verh. int. Vereinig. Limnol. 16.
- Pourriot R. 1970 — Quelques *Trichocerca* (Rotifères) et leurs régimes alimentaires — Ann. Hydrobiol. 1: 155—171.

- Rigler F. H. 1972 — The Char Lake Project. A study of energy flow in a high arctic lake (Productivity problems of freshwaters, Eds. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska) — Warszawa-Kraków: 283—300.
- Rigler F. H. 1973 — Zalety i wady koncepcji przepływu energii oraz koncepcji krążenia biogenów — Wiad. ekol. 19: 194—203.
- Sabestýén O. 1960 — On the food niche of *Leptodora kindtii* in the open water communities of Lake Balaton — Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 45: 277—282.
- Sorokin Ju. I., Monakov A. V., Morduchaj-Boltovskaja E. D., Tichon-Lukanina E. D., Rodova R. A. — Opyt primeneniya radiouglerodnogo metoda dlja izučeniya trofičeskoj roli sinezelenych vodoroslej (Ekologija i biologija sinezelenych vodoroslej) — Moskva: 253—260.
- Spodniewska I. (in press) — Structure and production of phytoplankton in Mikołajskie Lake — Ekol. Pol. 22.
- Suškina E. A., Anisimov S. J., Klekowski R. Z. 1968 — Calculation of production efficiency in plankton copepods — Pol. Arch. Hydrobiol. 15: 251—261.
- Suščenija L. M. 1959a — O potreblenii planktonnych vodoroslej zooplanktonom (Trudy V naučn. Konf. po Izuč. vnutr. Vodoj. Pribalt. 1957) — Moskva: 32—37.
- Suščenija L. M. 1959b — Issledovanie piščevoj izbiratelnosti u planktonnych rakoobraznych — Nauč. Dokl. vysš. Školy, biol. Nauki 4.
- Suščenija L. M. 1961 — Ispolzovanie pervičnoj produkcii planktona v posledujuščich zvenjach piščevoj cepi (Pervičnaja produkcija morej i vnutrennych vodoemov) — Minsk: 386—396.
- Tribuš T. M. 1960 — Nekotorye nabludenija nad kolovratkami semejstva *Asplanchnidae* (Rotifera) Rybinskogo Vodochranilišča — Bjull. Inst. Biol. Vodochran. Akad. Nauk USSR, 6: 14—17.
- Ulomskij S. N. 1953 — Novoe v ekologii nekotorych vidov veslonogich rakoobraznych (*Copepoda*) *Mesocyclops leuckarti* (Claus) 1857 — Dokl. Akad. Nauk SSSR, 60: 295—297.
- Varbapetian S. M. 1972 — Trofičeskie svazi chiščnych rakoobraznych v ozeronom zooplaktonie — Ekologija, 3:38—45.

## Summary

Each effort for an ecological classification based on the concept of species always encounters serious difficulties. It is nevertheless necessary when data obtained for species are to be used for the construction of a complex system model composed of the trophic levels. Even the plankton, generally accepted as one of the most simple systems, can be subjected only with great difficulty to the trophic classification operations (Fig 1). The essence of this difficulty is the very unclear trophic status of each animal component of the system. Nevertheless such classification efforts are quite common nowadays (works on IBP synthesis) placing each zooplankton species into herbivores, carnivores, detritivores or omnivores, where only the last group seems reasonable as most species allotted to the three former groups in reality represent their own groups only in specific conditions, e.g. laboratory experiments.

The type of food of a given species is largely dependent on three factors:

1. Morphological and functional aspects of food uptake (filter feeding, sedimentation or raptorial feeding, n.b. many species make use of two or even three mechanisms alternatively).

2. Animal behaviour which determines its food selectivity:

- a. ease of choice of a particular feeding zone,



- b. ease of choice of particular objects from the potential food variety.
3. Abundance of diverse types of food in the environment.

The first two factors are essentially of species origin but even these may change quite a bit not only from stage to stage of individual development, but also from environment to environment differing in food sources. E.g. *Chydorus sphaericus* is a typical "scraper" when feeding on periphyton or large phytoplankton colonies (Fryer 1968), but acts as a typical filter feeder in limnetic environment where there are no large phytoplankton forms (Gliwicz 1969c). Also, a typical cyclopoid copepod feeding almost exclusively on phytoplankton in natural conditions, will be a successful carnivore when animal food is more available. Here, when considering the third factor, we come across the greatest difficulty. One can never be sure whether a species, which in one lake is beyond all doubts a carnivore, is not by chance a typical herbivore in another lake, as is certainly the case with *Cyclops abyssorum taticus* (compare Eppacher 1968 and Pechlaner et al. 1972) or *Heterocope saliens* (Monakov 1972).

This is also true of species which do not change their food uptake mechanism nor feeding behaviour from one to another environment. In this case a sufficient reason for changing the trophic status of a species might be exclusively a modification of the food conditions. A typical filter feeder grazes mostly on small nanoplanktonic algae ranging in size from a few to about 20 microns in diameter when in oligotrophic waters, whereas in eutrophic lakes it becomes a typical detritivore and bacteriovore, because, as a result of the very same filtration process, not algae but bacteria and detritus will be collected in its filtering chamber (Gliwicz 1969a, 1969b).

It seems that correct classification of limnetic animals into trophic types, or even trophic levels, is possible only in the case of oligotrophic lakes, where the classic structure of a food chain is usually maintained: phytoplankton — herbivorous zooplankton — carnivorous zooplankton — fish. This is clearly demonstrated by the success in building very accurate models of the Alpine Unterer Finstertaler See (Pechlaner et al. 1972) and the Arctic Char Lake (Rigler 1972). The trophic statuses of zooplankton species there are precisely defined thanks to the character of plankton primary production and the lack of an intensive inflow of allochthonic organic matter.

In such oligotrophic waters, because of the low nutrient concentrations the nanoplanktonic algae are the main or exclusive primary producers. This probably because their higher surface/volume ratio makes them more effective nutrient utilizers. These small algae (flagellates, greens, small diatoms) fall perfectly into the size range of food particles available to the typical filter feeder. Furthermore, the small income of allochthonic organic material holds bacteria concentration on low level, while the low plankton primary production causes insignificant concentration of detritus particles. Although both of these are mostly also within the size range of available food particles, the main food collected in the filtering chamber is the fresh living algae (Fig. 2). So here we have to do with true herbivores — well distinguished primary consumers' trophic level.

The situation is different in more productive lakes — waters, richer in nutrients and usually supplied with a greater flow of allochthonous organic matter. The phytoplankton standing crop here is strongly dominated by net algae (for an attempt of explanation of this phenomenon see Gliwicz 1973), frequently by huge blue-green colonies and peridinium cells, several hundred microns in length, much too large to be available for filter feeders. The organic matter produced by such a phytoplankton community becomes eventually available as decomposed material. The large amount of organic substratum, both of net phytoplankton and allochthonous origin, increases the concentration of bacterial cells and particles of

detritus (tripton) in the environment. Thus the number of live algae within the size range of food particles available for a filter feeder decreases, whereas the amount of detritus and bacteria increases. In other words, the typical filter feeder unable to actively select food particles grazes on totally different food in oligotrophic and eutrophic conditions (Fig. 2).

In this case, not only does the trophic status of the filtrators change, but also that of predators, generally represented in plankton by cyclopoid copepods. As a rule they are pure predators in oligotrophic waters, at least in adult stages. But they shift at least in part onto phytoplankton food in eutrophic conditions. It is not coincidence that animal as well as plant food is noted for most of the cyclopoid species in Figure 1. From experimental work carried out on many species it would appear that they feed readily on both animal and plant food (depending on which is in great abundance) although they do not necessarily digest each equally well. The same is probably true in natural conditions. The concentration of animal food is much higher than of phytoplankton in oligotrophic conditions, and in eutrophic conditions the opposite is true.

This problem is further complicated by seasonal changes of phytoplankton species composition, standing crop and production, both in the case of "herbivores" and "carnivores". Even in eutrophic water body the nannoplanktonic algae available for filter feeders sometimes dominate during spring time, but in mid-summer they usually give way to net phytoplankton blooms. In addition, late summer brings from the littoral to the limnetic zone a large amount of the organic matter in the form of macrophytes detritus or dissolved organic compounds, stimulating a mass development of bacteria. This changes the trophic status of "herbivores" to an even greater extent (Fig. 3)<sup>2</sup>.

It would then seem that overall classification of plankton animals in terms of their trophic status is almost impossible. Such an attempt should probably be successful with each zooplankton community taken on its own and only for a particular season. The only possible general classification would have to be presented as a continuum (Fig. 1).

---

<sup>2</sup> The very same filter feeder being not able to select actively particular kind of particles, feeds on different food in the spring time (e.g. at the beginning of May live algae share about 30% to the food available, bacteria — 10% and detritus 60%) and in the summer (e.g. in mid-August the share of live algae is as small as 2%, bacteria — 10% and detritus — nearly 90%), although its feeding mechanism and feeding behaviour remain unchanged. The only factor that may change is the filtering rate — despite of the higher temperature of the environment in August, it is than probably lower than in May, because of much higher available food concentration, and higher densities of filamentous and other inconvenient algae that interfere and slow down food intake rate.