

Ryszard KornijówKatedra Hydrobiologii
i Ictiobiologii
Akademii Rolniczej
ul. Akademicka 13
20-950 Lublin**Znaczenie bezkręgowców jako konsumentów
makrofitów słodkowodnych****The importance of invertebrates as consumers of
freshwater macrophytes****1. Wstęp**

Od mniej więcej pięciu lat trwa w literaturze ożywiona dyskusja na temat powszechności odżywiania się zwierząt bezkręgowych makrofitami słodkowodnymi oraz skali tego zjawiska. Zjadanie makrofitów przez kręgowce, na przykład ryby (Prejs 1984, Braband 1985, Araujo-Lima i in. 1986), ptaki wodne (Borowiec 1975, Smith 1982) i ssaki (Campbell i Irvine 1977) jest lepiej udokumentowane i nie budzi kontrowersji. Według wielu autorów (m.in. Lodge 1991, Newman 1991, Jacobsen i Sand-Jensen 1992) znaczący wpływ na podejście badaczy do troficznych zależności między makrofitami wodnymi a zasiedlającymi je organizmami wywarło stwierdzenie Shelforda (1918), cytowane później w wielu, także współczesnych podręcznikach ekologii. Mówi ono, że „wszystkie większe rośliny wodne” można by wymienić na struktury szklane podobnego im kształtu i mikrorzeźby powierzchni bez większego wpływu na interakcje troficzne zachodzące w ekosystemie. Tym samym poddawało w wątpliwość znaczenie tkanek makrofitów wodnych jako pokarmu zwierząt bezkręgowych, a jednocześnie dawało podstawę do twierdzenia, że z kolei rola bezkręgowców w kształtowaniu biomasy makrofitów jest niewielka (Wetzel 1983, Jeffries i Mills 1990, Moss 1993).

Zwolennicy przeciwnego i od niedawna lansowanego poglądu o dużym znaczeniu bezkręgowców jako konsumentów makrofitów słodkowodnych (Sheldon 1987, Lodge 1991, Sand-Jensen i Madsen 1989, Jacobsen i Sand-Jensen 1992), opierają swoje wnioski na badaniach nad nielicznymi gatunkami roślinożerców zjadających makrofity w dużych ilościach (Van der Velde i in. 1982, Wallace i O'Hop 1985, Sheldon 1987), ewentualnie na obserwowanych w terenie uszkodzeniach makrofitów (Urban 1975, G. J. Soszka 1975a, Sand-Jensen i Madsen 1989, Jacobsen i Sand-Jensen 1992). Uszkodzenia te przypisują żerowaniu bezkręgowców, nie popierając jednak swego wniosku odpowiednimi badaniami. Nie wspominają przy tym o licznych pracach dotyczących wielkości racji pokarmowych i zawartości przewodów pokarmowych bezkręgowców. Uczynił to tylko Newman (1991), który cytując m.in. pracę G. J. Soszki (1975a) znalazł się jednak w kłopotcie. Z

jednej strony bowiem Soszka dostarczył dowodów przeciwko powszechności zjadania makrofitów (analizy przewodów pokarmowych), a z drugiej – stwierdzone przez niego poważne uszkodzenia makrofitów wodnych świadczyły o powszechnym żerowaniu na nich bezkręgowców. Wyniki prac G. J. Soszki (1975a), z wynikającą z nich sprzecznością, są jak gdyby egzemplifikacją obecnego stanu wiedzy i poglądów na zjawisko żerowania bezkręgowców na makrofitach.

Celem niniejszego artykułu jest próba wyjaśnienia tej, moim zdaniem pozornej tylko, sprzeczności. Swoje rozważania ograniczę do żerowania bezkręgowców roślinożernych na makrofitach zanurzonych i o liściach pływających. Pojęcie „makrofity” jest tu użyte w odniesieniu zarówno do roślin naczyniowych, jak i do makroskopowych glonów należących m.in. do zielenic (Żmudziński i Pęczalska 1984). Nie będę przedstawiał historii badań i kształtowania się poglądów na problem zjadania makrofitów przez bezkręgowce, gdyż zagadnienia te zostały wyczerpująco opisane przez Lodge'a (1991) i Newmana (1991).

2. Udział makrofitów w pokarmie roślinożerców

Z analiz zawartości przewodów pokarmowych bezkręgowców wynika, że udział tkanek makrofitów w pokarmie jest niewielki i z reguły nie przekracza 5–10% zjedzonego pokarmu (G. J. Soszka 1975a, Otto i Swensson 1981, van der Welde i van der Heijden 1985, Kornijów i in. 1990). Na sporadyczne zjedanie przez roślinożerców żywych makrofitów a także glonów nitkowatych wskazują również eksperymenty laboratoryjne mające na celu określenie dobowych racji pokarmowych (Brown 1960, Grahame 1973, Marcus i in. 1978, Benke i Wallace 1980, Kołodziejczyk i Martynuska 1980, Smock i Harlowe 1983, Suren i Lake 1989, Kornijów i in. w druku). Nawet minujące larwy ochotkowatych nie zawsze odżywiają się żywą lub martwą tkanką roślinną (Gripenkoven 1914, Thienemann 1954), lecz często, zasiedlając wydrążone przez siebie kanały odfiltrowują pokarm z toni wodnej (Berg 1949, Walsh 1951), bądź zeskrobują peryfiton z powierzchni roślin, okresowo opuszczając miny (H. Soszka 1974). Żywe tkanki roślinne są chętnie zjadane, a nawet preferowane, tylko przez pewne ślimaki [np. *Lymnaea stagnalis* (L.)], larwy motyli [*Nymphula nymphaeata* L. i *Cataclysta lemnata* (L.)], niektóre larwy ochotkowatych [np. *Cricotopus trifasciatus* (Mg.) i *C. brevipalpis* K.] i chrzączek (*Phryganea grandis* L.) oraz pewne larwy i postacie dorosłe chrząszczy [np. *Pyrrhalta nymphaeae* (L.)] (Thienemann 1954, Kołodziejczyk 1984, G. J. Soszka 1975a, Lamberti i Moore 1984, Engel 1985, Wallace i O'Hop 1985, van der Velde i van der Heijden 1985, Pinder 1992). Można także wspomnieć o wykorzystaniu bardzo efektywnych roślinożerców, głównie larw owadów do kontroli zagęszczenia

żywiolowo rozwijających się obcych gatunków makrofitów wodnych, przede wszystkim w Ameryce i Australii (Andres i Bennet 1975, Bennet 1977, Room i in. 1989, Nichols 1991).

Przytoczone powyżej przykłady stanowią raczej wyjątki od reguły, że makrofity w ekosystemach słodkowodnych nie stanowią podstawy diety bezkręgowców roślinożernych. Ich głównym pokarmem są raczej peryfitonowe glony, bakterie i detrytus (H. Soszka 1974, G. J. Soszka 1975a, Lamberti i Moore 1984, Brönmark 1985, 1989). Uzupełnieniem tej tezy jest stwierdzenie Wetzela (1983) i Mossa (1993), że roślinożercy w ekosystemach słodkowodnych zjadają nie więcej niż 0,5–10% rocznej produkcji makrofitów, zaś pozostała jej część wchodzi do obiegu materii w postaci detrytus. Ten ostatni powstaje głównie z obumarłych makrofitów, które są znacznie chętniej zjadane przez roślinożerców aniżeli żywe (Marcus i in. 1978, Smock i Harlowe 1983, van der Velde i van der Heijden 1985, Poovachiranon i in. 1986, Suren i Lake 1989, Newman i in. 1990, Kornijów i in. w druku). Przyczyną tego jest obecność łatwo strawnych i bogatych w białko bakterii i grzybów zwiększających wartość pokarmową rozkładających się makrofitów. Ponadto w makrofitach rozkładających się stężenie chemicznych substancji obronnych jest znacznie mniejsze, gdyż szybko wydostają się one poprzez uszkodzone błony komórek bądź też ulegają dezaktywacji (Howard-Williams i Davies 1978, Suren 1989, Newman i in. 1990, Newman 1991).

3. Dlaczego tkanki żywych makrofitów wodnych mogą bezkręgowcom nie smakować?

Wśród czynników, które mogłyby być przyczyną małej atrakcyjności pokarmowej makrofitów jako najbardziej prawdopodobne wymieniano: niską zawartość białek (Hutchinson 1975, Mattson 1980), twarde ściany celulozowe (w porównaniu z glonami) (Gregory 1983) i obecność chemicznych substancji obronnych (Ostrowsky i Zettler 1986, Newman i in. 1990). Wielu autorów prezentuje poglądy przeciwne. Ich zdaniem, zawartość celulozy w makrofitach wodnych nie jest duża (Boyd 1969, Ostrowsky i Zettler 1986, Suren 1989), a w każdym razie jest mniejsza niż w glonach nitkowatych (Lamberti i Moore 1984). Natomiast koncentracje azotu świadczące o zawartości białek są w makrofitach wodnych podobne, a często nawet wyższe niż w glonach czy roślinach lądowych (Otto i Swensson 1981, Wallace i O'Hop 1985, Lodge 1991, Newman 1991, Kornijów i in. w druku). O dużej wartości pokarmowej makrofitów zanurzonych może świadczyć ich wysoki współczynnik przyswajalności przez bezkręgowce, nierzadko wyższy aniżeli tych samych roślin w stanie rozkładu (Suren i Lake 1989, Kornijów i in. w druku).

Powyższe fakty sugerują, że zwierzęta zjadają niechętnie makrofity nie ze względu na ich małą wartość odżywczą, ale z powodu zawartych w nich chemicznych substancji obronnych, które sprawiają, że rośliny są niesmaczne, trudne do strawienia lub toksyczne (Otto i Swensson 1981, Mattson 1980, Andrewartha i Birch 1986, Poovachiranon i in. 1986, Newman i in. 1990). Wśród tych substancji, do których należą m.in. taniny, alkaloidy, glikozydy, kumaryny i nikotyna, najbardziej efektywnie działają fenole (Lodge 1991). Ich pochodzenie nie musi być bezpośrednio związane z reakcją obronną rośliny na zjadanie (Andrewartha i Birch 1986, Haukioja 1990); mogą one stanowić po prostu uboczne produkty („by-products”) przemiany materii makrofitów.

Bezpośrednich dowodów na powszechność występowania chemicznych substancji obronnych jest jak dotychczas niewiele. Niemniej stwierdzono ich obecność zarówno w naczyniowych roślinach wodnych (McClure 1970, Su i in. 1973, Ostrofsky i Zettler 1986, Newman i in. 1990), jak też w niektórych zielenicach i brunatnicach (Lalonde i in. 1979, Van Alstyne 1988).

Stężenia substancji obronnych w poszczególnych częściach makrofitów mogą się znacznie różnić, co może zależeć m.in. od ich wieku i pełnionych przez nie funkcji (Andrewartha i Birch 1986). Wreszcie skład chemiczny i stężenia substancji obronnych są charakterystyczne dla poszczególnych gatunków makrofitów (Les i Sheridan 1990). Istnieje hipoteza, że zależą one od tempa ich wzrostu i długości życia, zdolności odnawiania uszkodzanych tkanek i prawdopodobieństwa zetknięcia się z roślinożercą (Feeny 1976, Rhoades i Cates 1976). Makrofity szybko rosnące, jednoroczne, nie wytwarzają dużych ilości metabolicznie „kosztownych” chemicznych substancji odstraszających, ale bronią się „taniami w produkcji” alkaloidami. Ich działanie polega głównie na utrudnieniu trawienia pobranego pokarmu. Makrofity wieloletnie i wolno rosnące, których kontakt z roślinożercami jest bardzo prawdopodobny, wytwarzają ogólnie toksyczne, „kosztowne” związki obronne (polifenole, taniny).

Według innej, podobnej koncepcji, ilość wytwarzanych chemicznych substancji obronnych zależy od żyzności siedliska zajmowanego przez makrofity (Cooley i in. 1985). Substancje te w dużych ilościach produkowane są głównie przez makrofity występujące w siedliskach ubogich, o ograniczonych zasobach związków biogenych. W takich warunkach rośliny rosną powoli, a wytworzone przez nie tkanki są „warte” obrony i wysokich kosztów produkcji substancji obronnych.

Powyższe koncepcje cierpią m.in. na brak precyzyjnej definicji kosztów wytwarzania chemicznych substancji obronnych i metod mierzenia efektywności ich działania. Niemniej są już pierwsze przesłanki, by uznać przynajmniej niektóre ich założenia za słuszne. Okazało się na przykład, że te same gatunki makrofitów, ale

rosnące w różnych zbiornikach wodnych mogą być mniej lub bardziej narażone na presję roślinożerców. Przypisuje się to zróżnicowanym stężeniom fenoli w tkankach makrofitów (K n i g h t 1991).

Najbardziej podatne na zjadanie są szybko rosnące rdestnice (G. J. S o s z k a 1975a, L o d g e 1991, N e w m a n 1991, J a c o b s e n i S a n d - J e n s e n 1992), z reguły zasiedlające wody żyzne. Zdaniem J a c o b s e n a i S a n d - J e n s e n a (1992) nie wiąże się to jednak ze stężeniem substancji obronnych, które w rdestnicach jest podobne jak w innych elodeidach. Może natomiast wynikać z faktu, że w przeciwieństwie do wielu innych gatunków o ziemno-wodnym charakterze, rdestnice są wysoko wyspecjalizowanymi hydrofitami, co ma wpływ na strukturę („*texture*”) i skład chemiczny ich tkanek, a tym samym na ich większą atrakcyjność pokarmową dla roślinożerców.

Przypuszcza się też, że wytwarzanie takich substancji obronnych jak fenole flawonowe jest reakcją obronną na promieniowanie ultrafioletowe (L e s i S h e r i d a n 1990). Liście rdestnic znajdują się na ogół tuż pod powierzchnią wody i dlatego nie muszą produkować fenoli w znacznych ilościach. Stężenie tych związków jest w nich rzeczywiście niższe niż w roślinach wynurzonych (Kerfoot 1988, cytata za L o d g e 1991). Nie tłumaczy to jednak, dlaczego rdestnice są chętniej zjadane niż inne elodeidy, jak na przykład moczarka, rogatek czy wywłócznik.

Wysuwana jest także hipoteza istnienia mechanizmu indukowania chemicznych związków obronnych, poznanego wcześniej u roślin lądowych (m.in. H a u k i o j a 1990). Przypuszczalnie ciągła produkcja związków obronnych jest bardzo kosztowna metabolicznie. Rośliny zawierają więc nie gotowe związki, lecz substancje będące ich prekursorami. Te ostatnie są uaktywniane i przekształcane w substancje obronne dopiero w czasie mechanicznego uszkodzenia tkanki (tzw. „*induced plant defence*”). Istnienie tego zjawiska zostało udowodnione eksperymentalnie zarówno dla glonów (V a n A l s t y n e 1988), jak i naczyniowych roślin wodnych (J e f f r i e s 1990).

Trzeba też wspomnieć o tym, że niektórzy badacze w ogóle negują występowanie obronnych substancji chemicznych w wielu gatunkach makrofitów wodnych (S h e l d o n 1987). Według innych badań alkaloidy nie wpływają na konsumpcję makrofitów, jak to wykazano na przykładzie odżywiania się skorupiaka *Orconectes virilis* (C h a m b e r s i i n . 1991). Zjawisko to dobrze znane jest w ekosystemach lądowych, gdzie związane jest z „nabyciem” przez roślinożerców na drodze ewolucyjnej behawioralnych lub biochemicznych sposobów radzenia sobie z substancjami obronnymi (A n d r e w a r t h a i B i r c h 1986). W skrajnych przypadkach zwierzęta mogą nawet odbierać substancje obronne jako wabiące, korzystając z mniejszej konkurencji o pokarm. Zjawisko to prowadzi zwykle do monofagii.

Podsumowując fakty przedstawione w ostatnich dwu rozdziałach można stwierdzić, że rola makrofitów w odżywianiu się roślinożerców jest nieznaczna, a główną tego przyczyną są zawarte w makrofitach chemiczne substancje obronne. Argumenty te były podstawą dominującego do niedawna poglądu, że z kolei rola roślinożerców w kształtowaniu biomasy makrofitów jest niewielka. Temu jednak przeczą wyniki badań oddziaływania roślinożerców na makrofity w skali całych ekosystemów.

4. Badania roli roślinożerców w skali ekosystemu

Ilościowe badania nad wpływem całych populacji czy zespołów roślinożerców na zbiorowiska makrofitów słodkowodnych oraz obserwacje nad ich uszkodzeniami rozpoczęto już w latach 70. (Urban 1975, G. J. Soszka 1975a, van der Velde i in. 1982). Baczniejszą uwagę na wyniki tych prac zwrócono po ukazaniu się publikacji Sheldon (1987). Autorka ta najpierw w trakcie badań laboratoryjnych stwierdziła intensywne zjedanie żywych tkanek kilkunastu gatunków makrofitów zanurzonych przez kilka gatunków ślimaków, a następnie w wyniku eksperymentów terenowych wykazała istotny wpływ tych ślimaków na bogactwo gatunkowe oraz strukturę dominacji i biomasę roślin. Pracę tę skrytykował Brönmark (1990) stwierdzając, że eksperyment został przeprowadzony w warunkach dalekich od naturalnych. Według niego błędem było m.in. podawanie ślimakom jako pokarmu młodych pędów rogatka, nie porośniętych peryfitonem, którym ślimaki normalnie się odżywiają. Długi czas trwania eksperymentu (10 dni) powodował, że ślimaki z braku peryfitonu zmuszone były zjadać makrofity. Niemniej jednak tezy zawarte w pracy Sheldon (1987) zostały wkrótce poparte wstępnym doniesieniem Sand-Jensena i Madsena (1989), a następnie znacznie lepiej udokumentowanym opracowaniem Jacobsena i Sand-Jensena (1992). Prowadzili oni ekstensywne badania nad uszkodzeniami makrofitów w rzekach i jeziorach duńskich. Uszkodzenia te (1,0–26,3% powierzchni liści) przypisują działalności roślinożerców i uważają, że nie ma powodu, dla którego makrofity wodne miałyby być zjadane przez roślinożerców w mniejszym stopniu niż to się dzieje w przypadku roślin lądowych. Podobne poglądy prezentuje Lodge (1991). Według niego dotychczasowe poparcie dla idei Shelforda wynika raczej z braku badań, a nie z rzetelnej i krytycznej oceny przedstawianych dowodów.

Jak widać z powyższego, rozważania nad rolą roślinożerców w skali całych ekosystemów opierają się przede wszystkim na obserwacjach uszkodzeń makrofitów. Te jednak nie zawsze są wynikiem aktywności pokarmowej bezkręgowców. Mogą być bowiem związane na przykład z budową domków larw motyli i chruścików. Ponadto zwierzęta odżywiając się makrofitami, często znacznie więcej ich niszczą aniżeli zjadają (Lodge i Lormann 1987). Konieczne jest więc

dokonanie oceny wielkości biomasy makrofitów zjadanych przez roślinożerców w danym zbiorniku wodnym.

5. Próba ilościowej oceny konsumpcji makrofitów wodnych w skali ekosystemu

Ze względu na brak odpowiednich przykładów w literaturze ocenę taką przeprowadziłem dysponując danymi dotyczącymi odżywiania się dominujących bezkręgowców oraz zagęszczenia zwierząt i biomasy elodeidów z małego jeziora Zwemlust (powierzchnia 1,5 ha, głębokość maksymalna 2,5 m) w Holandii (Kornijów i in. 1990, Ozimek i in. 1990, Kornijów i Gulati 1992, Kornijów i in. w druku). W przewodach pokarmowych dominujących bezkręgowców świeże makrofity stanowiły nie więcej niż 5% składu pokarmu. Dla niektórych z nich (*Lymnaea peregra* L., *Asellus meridianus* Racov. i *Endochironomus albipennis* Meig.), stosując metodę izotopową ^{14}C , określono dobowe racje pokarmowe. Jako pokarm podawano świeże pędy moczarki *Elodea nuttallii* (Planch.). Racje dobowe stanowiły średnio ok. 15% masy ciała zwierząt. Przyjąłem założenie, że racje pokarmowe pozostałych roślinożerców, wobec bardzo zbliżonego udziału żywych makrofitów w ich treści pokarmowej, są takie same. Przy uwzględnieniu biomasy *E. nuttallii* (średnio 56 g s.m. m^{-2}), biomasy zasiedlających ją zwierząt roślinożernych ($989 \text{ mg s.m.} \times 100 \text{ g s.m. rośl.}^{-1}$) i ich racji pokarmowych okazuje się, że w ciągu 4 miesięcy sezonu wegetacyjnego są one w stanie skonsumować średnio ok. $7,3 \pm 4,7\%$ (wartość średnia \pm odchylenie standardowe) biomasy roślin w jeziorze.

Rola bezkręgowców roślinożernych jest niewątpliwie znacznie większa jako konsumentów rozkładających się makrofitów. Dobowe racje pokarmowe zwierząt wzrastają wtedy bowiem średnio 10-krotnie (Kornijów i in. w druku), a rozłożone rośliny stanowią co najmniej 65% składu treści pokarmowej (Kornijów i in. 1990). Na zjedzenie całej biomasy *E. nuttallii* rozkładającej się w jeziorze Zwemlust wystarcza ok. 50 dni. Prawdopodobnie więc, zwłaszcza na etapie jesiennego rozkładu makrofitów, ich rola jako bazy pokarmowej, jak również rola bezkręgowców jako ich konsumentów jest ogromna. Zapewne jest to jedna z przyczyn istnienia dodatniej zależności między zagęszczeniem większości bezkręgowców w litoralu jezior a biomasa występujących tam makrofitów (Kornijów i Kairesalo 1994).

W sposób podobny do przedstawionego powyżej dokonałem próby oszacowania ilości zjadanej przez roślinożerców tkanki *Elodea* sp. w innych jeziorach, mianowicie w Pääjärvi (Finlandia), Little Mere (Cheshire Meres, Anglia) i trzech jeziorach łęczyńsko-włodawskich (Piaseczno, Zagłębcze i Bikcze). W jeziorach Pääjärvi i Little Mere procent biomasy zjadanych makrofitów był co najmniej 2-krotnie większy od stwierdzonego w jeziorze Zwemlust i wynosił odpowiednio

20,3 ± 7,4 i 16,4 ± 8,1%, natomiast w jeziorach polskich był znacznie mniejszy (odpowiednio 2,5 ± 0,8, 2,8 ± 1,1 i 5,7 ± 2,1%).

Stosunkowo duże różnice pomiędzy jeziorami pod względem biomasy makrofitów zjadanych przez roślinożerców mogą wynikać z różnych przyczyn. Jedną z nich mogły być inne, główne źródła pokarmu w postaci detrytusy i peryfitonu. Ich dostępność z jednej strony mogła określać zagęszczenia zwierząt, a z drugiej – wpływać na „konieczność” zjadania mniej atrakcyjnych pokarmowo makrofitów. Warto też zauważyć, że największa presja roślinożerców na *Elodea* sp. miała miejsce w jeziorach Pääjärvi, Little Mere i Zwemlust, które przez wiele lat były zasilane ściekami i przynajmniej ich strefy litoralu zostały silnie zeutrofizowane. W jeziorach polskich biomasa zjadanych makrofitów była największa w eutroficznym jeziorze Bikcze, a najmniejsza w najmniej zeutrofizowanym jeziorze Piaseczno. Sugeruje to pewien związek między trofią zbiornika a presją roślinożerców.

6. Dyskusja, czyli skąd tyle nieporozumień?

Wydaje się, że obserwowana w literaturze rozbieżność poglądów na temat roli roślinożerców w zbiornikach wodnych wynika z zestawienia dwu, pozornie sprzecznych ze sobą faktów: 1. udział makrofitów w pokarmie większości roślinożerców jest z reguły niewielki, 2. występują znaczne uszkodzenia makrofitów w zbiornikach wodnych. Pozorny brak związku przyczynowego między nimi bierze się stąd, że dotychczasowe badania nad odżywianiem się roślinożernych bezkręgowców nie uwzględniały ich zagęszczeń, a więc globalnie znaczącej presji. Z zaprezentowanych przeze mnie przykładów wynika, że pomimo małego udziału tkanek makrofitów w pokarmie roślinożerców (na ogół poniżej 5%), ich presja pokarmowa, właśnie ze względu na duże zagęszczenia może być znaczna, prowadząc do ubytku od 2,5 do 20,3% biomasy *Elodea* sp. Wartość ta jest bardzo zbliżona do oceny ubytków powierzchni makrofitów w rzekach i jeziorach duńskich (1,0–26,3%; Jacobsen i Sand-Jensen 1992). Wyniki te mogą więc stanowić potwierdzenie przypuszczeń, że obserwowane przez wielu badaczy znaczne uszkodzenia makrofitów mogą być faktycznie skutkiem zjadania ich przez roślinożerców. Tym samym niniejsza praca dostarcza kolejnego argumentu zwolennikom poglądu o znacznej skali roślinożerności w wodach słodkich.

Brak uwzględnienia zagęszczeń bezkręgowców stał się także powodem pozornej sprzeczności wyników uzyskanych przez G. J. Soszkę (1975a). Jak wspomniałem we wstępie, autor ten wykazał niewielki udział makrofitów w pokarmie bezkręgowców, a jednocześnie bardzo duże (do 65%) – na co zwrócili uwagę także Jacobsen i Sand-Jensen (1992) – ubytki liści niektórych makrofitów, głównie z rodzaju *Potamogeton*. Tak duża presja roślinożerców staje się zrozumiała,

jeśli się uwzględni ich zagęszczenia, o których G. J. Soszka (1975b) pisze w oddzielnej pracy. Były one wyjątkowo wysokie, nawet kilkadziesiąt razy większe niż na tych samych makrofitach np. w jeziorach łęczyńsko-włodawskich (Kornijów 1989).

Rozpatrując wpływ roślinożerców na kształtowanie się biomasy makrofitów w zbiornikach słodkowodnych, winno się mieć na uwadze również pośrednie ujemne skutki uszkodzenia rośliny dla jej dalszego rozwoju osobniczego. Mogą one być znaczne, zwłaszcza w przypadku uszkodzeń merystemów oraz ułatwionych infekcji bakteryjnych i grzybowych (Lodge 1991).

Mówiąc o skutkach pośrednich, należy wspomnieć o przynajmniej niektórych aspektach aktywności roślinożerców, które okazują się dla makrofitów korzystne. Chodzi tu o sukcesywne zjadanie w czasie całego sezonu wegetacyjnego gnijących tkanek makrofitów, a także o usuwanie detrytusów i glonów peryfitonowych z powierzchni zdrowych liści. W ten sposób roślinożercy pełnią rolę sanitarną (Belsky 1986), a ponadto ułatwiają makrofitom dostęp do światła i związków biogennych (Brönmark 1985, 1989, Underwood i in. 1992). Pulę tych ostatnich mogą znacznie wzbogacać wydaliny i fekalia roślinożerców (Mura i in. 1976). Ich znaczenie dla makrofitów, ze względu na zbyt szybkie rozcieńczanie lub deponowanie w osadach dennych, kwestionuje Lodge (1991).

Glony peryfitonowe zjadane są wybiórczo, przy czym tylko część z nich jest trawiona. Pozostałe przechodzą przez przewody pokarmowe żywe, a nawet zasilone w sole pokarmowe. W świetle tych faktów relacje między roślinożercami, makrofitami i peryfitonem są na tyle istotne dla całego układu, że określane są przez Underwood i in. (1992) mianem wręcz mutualistycznych. Zupełnie inaczej problem ten widzi Belsky (1986). Jego zdaniem, korzystanie przez glony ze związków biogennych w przewodach pokarmowych zwierząt jest przykładem pasożytnictwa.

Obustronnie korzystne relacje między rośliną a roślinożercą znacznie wcześniej zauważono w ekosystemach lądowych (m.in. Mattson i Addy 1975, Owen i Wiegert 1976). Traktowane były one jako wyraz wzajemnych ewolucyjnych przystosowań, w których obydwaj partnerzy uzyskują korzyści. W przypadku roślin miały one polegać m.in. na zwiększonym wzroście („*compensatory growth*”) pod wpływem zgryzania. Dokonany jednak później przez Belsky'ego (1986) przegląd badań w tej dziedzinie nie potwierdza trafności takiego podejścia. Zdaniem tego autora adaptacje roślin do ich zgryzania przez roślinożerców mają raczej podłoże antagonistyczne, a ich rezultatem jest m.in. obniżona wartość odżywcza tkanek roślin, większe w nich zawartości krzemianów i ostre brzegi liści.

Na temat porównania środowisk wodnego z lądowym istnieje bardzo bogata literatura. Tylko nieliczne prace uwzględniają jednak aspekt zależności pomiędzy

roślinożercami a roślinami naczyniowymi w obydwu środowiskach (Belsky 1986, Jeffries i Mills 1990, Newman 1991, Jacobsen i Sand-Jensen 1992). Problem ten odbiega od tematu niniejszego artykułu. Dlatego też ograniczę się do wskazania tylko niektórych, ale moim zdaniem bardzo istotnych prawidłowości mających miejsce w strefie klimatu umiarkowanego.

W środowiskach wodnych, w przeciwieństwie do lądowych, skład gatunkowy roślinożerców na ogół nie zależy od zasiedlanego przez nie gatunku rośliny (m.in. G. J. Soszka 1975a, Kołodziejczyk 1984, Kornijów 1989, Kornijów i in. 1990, Newman 1991). Roślinożercy wodni nie są bowiem z reguły wyspecjalizowani w zjadaniu określonych gatunków makrofitów, ich oddzielnych organów bądź tkanek (Newman 1991). Pod tym względem makrofity słodkowodne stanowią bardzo ubogą niszę pokarmową („*a very empty food niche*”; Jeffries 1990). Detrytus i peryfiton (główny pokarm roślinożerców), pokrywające powierzchnię makrofitów sprawiają jednak, że bezkręgowce występują na nich w relatywnie bardzo wysokich zagęszczeniach (przeciętnie 200–3000 osobn. \times 100 g m.m. roślin⁻¹; G. J. Soszka 1975a, Engel 1985, Kornijów 1989). Są one dziesiątki, a nawet setki razy wyższe od zagęszczeń bezkręgowych roślinożerców na lądzie (Tischler 1955, Brauns 1975). Dlatego też, pomimo faktu, że na przeciętnego roślinożercę w ekosystemach wodnych przypada znacznie mniej zjedzonej biomasy makrofitów niż na lądzie, to – jak ostatnio postulują niektórzy badacze (Sand-Jensen i Madsen 1989, Jacobsen i Sand-Madsen 1992) – wielkość oddziaływania roślinożerców na makrofity w skali całych ekosystemów w obydwu środowiskach jest podobna.

Udział pożeranych makrofitów w środowiskach słodkowodnych może przekraczać 20% (m.in. G. J. Soszka 1975a, Jacobsen i Sand-Jensen 1992 oraz wyniki przedstawione w niniejszym artykule). W ekosystemach lądowych bezpośrednia konsumpcja wyprodukowanej biomasy roślin oceniana jest średnio na 10–20% (Remmert 1985). Na przykład ubytki liści w lasach na skutek żerowania owadów określono na 3–17% (Landsberg i Ohmart 1989).

Podsumowując można stwierdzić, że presja pokarmowa roślinożerców bezkręgowych w obydwu typach środowisk jest podobna, natomiast jej mechanizmy są odmienne.

Piśmiennictwo

- Andres L. A., Bennet F. D. 1975 – Biological control of aquatic weeds – *Annu. Rev. Entom.* 20: 31–46.
- Andrewartha H. G., Birch L. C. 1986 – *The ecological web. More on the distribution and abundance of animals* – The University of Chicago Press, Chicago, London.
- Araujo-Lima C. A. R. M., Forsberg B. R., Victoria R., Martinelli L. 1986 – Energy sources for detritivorous fishes in the Amazon – *Science*, 234: 1256–1258.

- Belsky A. J. 1986 – Does herbivory benefit plants? A review of the evidence – *Am. Nat.* 127: 870–892.
- Benke A. C., Wallace J. B. 1980 – Trophic basis of production among net-spinning caddisflies in a southern Appalachian stream – *Ecology*, 61: 108–118.
- Bennet F. D. 1977 – Insects as agents for biological control of aquatic weeds – *Aquat. Bot.* 3: 165–174.
- Berg C. O. 1949 – Limnological relations of insects to plants of the genus *Potamogeton* – *Trans. Am. Microsc. Soc.* 68: 291–297.
- Borowiec E. 1975 – Food of the coot (*Fulica atra* L.) in different phenological periods – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22: 157–166.
- Boyd C. E. 1969 – The nutritive value of three species of water weeds – *Econ. Bot.* 23: 123–127.
- Braband A. 1985 – Food of roach (*Rutilus rutilus*) and ide (*Leuciscus idus*) – *Oecologia (Berl.)*, 66: 461–467.
- Brauns A. 1975 – Owady leśne. I – PWRiL, Warszawa.
- Brönmark C. 1985 – Interactions between macrophytes, epiphytes and herbivores: an experimental approach – *Oikos*, 45: 26–30.
- Brönmark C. 1989 – Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: A review – *J. Molluscan Stud.* 55: 299–311.
- Brönmark C. 1990 – How do herbivorous freshwater snails affect macrophytes? – a comment – *Ecology*, 71: 1212–1215.
- Brown D. S. 1960 – The ingestion and digestion of algae by *Cloeon dipterum* L. (Ephemeroptera) – *Hydrobiologia*, 16: 81–96.
- Campbell H. W., Irvine A. B. 1977 – Feeding ecology of the West Indian manatee *Trichechus manatus* Linnaeus – *Aquaculture*, 12: 249–251.
- Chambers P. A., Hansson J. M., Prepas E. E. 1991 – The effect of aquatic plant chemistry and morphology on feeding selectivity by the crayfish, *Orconectes virilis* – *Freshw. Biol.* 25: 339–348.
- Coley P. D., Bryant J. P., Chapin III F. S. 1985 – Resource availability and plant antiherbivore defence – *Science*, 230: 895–899.
- Engel S. 1985 – Aquatic community interactions of submerged macrophytes – *Techn. Bull.* 156, Dept. Nat. Res., Madison, Wisconsin.
- Feeny P. 1976 – Plant apparency and chemical defence (W: Recent advances in phytochemistry) – Plenum, New York, 1–40.
- Grahame J. 1973 – Assimilation efficiency of *Littorina littorea* (L.) (Gastropoda: Prosobranchiata) – *J. Anim. Ecol.* 47: 383–389.
- Gregory S. V. 1983 – Plant-herbivore interactions in stream systems (W: Stream ecology, applications and testing of general ecological theory. Red. J. R. Barnes, G. W. Minshall) – Plenum Press, New York, 157–189.
- Griepkoven H. 1914 – Minierende Tendipediden – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 2: 129–130.
- Haukioja E. 1990 – Induction of defences in trees – *Annu. Rev. Entomol.* 36: 25–42.
- Howard-Williams C., Davies B. R. 1978 – The influence of periphyton on the surface structure of a *Potamogeton pectinatus* L. leaf (a hypothesis) – *Aquat. Bot.* 5: 87–91.
- Hutchinson G. E. 1975 – A treatise on limnology – Wiley-Interscience, New York.
- Jacobsen D., Sand-Jensen K. 1992 – Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters – *Freshw. Biol.* 28: 301–308.
- Jeffries M. 1990 – Evidence of induced plant defences in a pondweed – *Freshw. Biol.* 23: 265–269.
- Jeffries M., Mills D. 1990 – Freshwater ecology – Belhaven Press, London, New York.

- Knight S. 1991 – Variable herbivory on the aquatic plant *Brasenia schreberi* – Current Research, Center for Limnology of University of Wisconsin–Madison.
- Kołodziejczyk A. 1984 – Occurrence of Gastropoda in the lake littoral and their role in the production and transformation of detritus. II. Ecological activity of snails – Ekol. Pol. 32: 469–492.
- Kołodziejczyk A., Martynuska A. 1980 – *Lymnaea stagnalis* (L.) – feeding habits and production of faeces – Ekol. Pol. 32: 201–217.
- Kornijów R. 1989 – Macrofauna of elodeids of two lakes of different trophic. I. Relationships between plants and structure of fauna colonizing them – Ekol. Pol. 37: 31–48.
- Kornijów R., Gulati R. D. 1992 – Macrofauna and its ecology in Lake Zwemlust, after biomanipulation. II. Fauna inhabiting hydrophytes – Arch. Hydrobiol. 123: 349–359.
- Kornijów R., Gulati R. D., Ozimek T. w druku – Food preference of freshwater macroinvertebrates: comparing fresh and decomposed macrophyte and a filamentous alga – Freshw. Biol.
- Kornijów R., Gulati R. D., van Donk E. 1990 – Hydrophyte–macroinvertebrate interactions in Zwemlust, a lake undergoing biomanipulation – Hydrobiologia, 200/201: 467–474.
- Kornijów R., Kairesalo T. 1994 – *Elodea canadensis* sustains rich environment for macroinvertebrates – Verh. Int. Verein. Limnol. 25: 4098–4111.
- Lalonde R. T., Morris C. D., Wong C. F., Gardiner I. O., Eckert D. J., King D. B., Zimmermann R. H. 1979 – Response of *Aedes serriatus* larvae to fatty acids of *Cladophora* – J. Chem. Ecol. 5: 371–381.
- Lamberti G. A., Moore J. W. 1984 – Aquatic insects as primary consumers (W: The ecology of aquatic insects. Red. V. H. Resh, D. M. Rosenberg) – Praeger Scientific, New York, 164–195.
- Landsberg J., Ohmart C. 1989 – Levels of insect defoliation in forests: patterns and concepts – TREE, 4: 96–100.
- Les D. H., Sheridan D. J. 1990 – Biochemical heterophylly and flavonoid evolution in North American *Potamogeton* (Potamogetonaceae) – Am. J. Bot. 77: 453–465.
- Lodge D. M. 1991 – Herbivory on freshwater macrophytes – Aquat. Bot. 41: 195–224.
- Lodge D. M., Lorman J. G. 1987 – Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus* – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 591–597.
- Marcus J. H., Sutcliffe D. W., Willoughby L. G. 1978 – Feeding and growth of *Asellus aquaticus* (Isopoda) on food items from the littoral of Windermere, including green leaves of *Elodea canadensis* – Freshw. Biol. 8: 505–519.
- Mattson W. J. Jr. 1980 – Herbivory in relation to plant nitrogen content – Annu. Rev. Ecol. Syst. 11: 119–161.
- Mattson W. J., Addy N. D. 1975 – Phytophagous insects as regulators of forest primary production – Science, 190: 515–522.
- McClure J. W. 1970 – Secondary constituents of aquatic angiosperms (W: Phytochemical phylogeny. Red. J. B. Harborne) – Academic Press, New York, 233–268.
- Miura T., Kawakita A., Iwasa Y., Tanimizu K. 1976 – Studies on the submerged plant community in Lake Biwa. II. Macroinvertebrates as an important supplier of nitrogenous nutrients in a dense macrophyte zone – Physiol. Ecol. Japan, 17: 587–591.
- Moss B. 1993 – Ecology of fresh waters. Man and medium – Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Newman R. M. 1991 – Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review – J. N. Am. Benthol. Soc. 10: 89–114.
- Newman R. M., Kerfoot W. C., Hanscom Z. 1990 – Watercress and amphipods. Potential chemical defense in a spring stream macrophyte – J. Chem. Ecol. 16: 245–259.

- Nichols S. A. 1991 – The interaction between biology and the management of aquatic macrophytes – *Aquat. Bot.* 41: 225–252.
- Ostrofsky M. L., Zettler E. R. 1986 – Chemical defences in aquatic plants – *J. Ecol.* 74: 279–287.
- Otto C., Swensson B. S. 1981 – How do macrophytes growing in or close to water reduce their consumption by aquatic herbivores? – *Hydrobiologia*, 78: 107–112.
- Owen D. F., Wiegert R. G. 1976 – Do consumers maximize plant fitness? – *Oikos*, 27: 488–492.
- Ozimek T., Gulati R. D., van Donk E. 1990 – Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The lake Zwemlust example – *Hydrobiologia*, 200/201: 399–407.
- Pinder L. C. V. 1992 – Biology of epiphytic Chironomidae (Diptera: Nematocera) in chalk streams – *Hydrobiologia*, 248: 39–51.
- Poovachiranon S., Boto K., Duke N. 1986 – Food preference studies and ingestion rate measurements of the mangrove amphipod *Parhyale hawaiiensis* (Dana) – *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 98: 129–140.
- Prejs A. 1984 – Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences – *Environ. Biol. Fishes*, 10: 281–296.
- Remmert H. 1985 – *Ekologia* – PWRiL, Warszawa.
- Rhoades D. F., Cates R. G. 1976 – Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry (W: *Recent advances in phytochemistry*) – Plenum, New York, 168–213.
- Room P. M., Julien M. H., Forno L. W. 1989 – Vigorous plants suffer most from herbivores: latitude, nitrogen and biological control of the weed *Salvinia molesta* – *Oikos*, 54: 92–100.
- Sand-Jensen K., Madsen T. V. 1989 – Invertebrates graze submerged rooted macrophytes in lowland streams – *Oikos*, 55: 420–423.
- Sheldon S. P. 1987 – The effects of herbivorous snails on submerged macrophyte communities in Minnesota lakes – *Ecology*, 68: 1920–1931.
- Shelford V. E. 1918 – *Conditions of existence* (W: *Freshwater biology*. Red. H. B. Ward, G. C. Whipple) – John Wiley, New York, 21–60.
- Smith T. J. 1982 – Herbivore induced changes in salt marsh plant community structure (W: *Wetlands ecology and management*. Red. B. Gopal, R. E. Turner, R. G. Wetzel, D. F. Whigham) – *Nat. Inst. Ecol./Int. Sci.*, Jaipur, 131–149.
- Smock L. A., Harlowe K. L. 1983 – Utilization and processing of freshwater wetland macrophytes by the detritivore *Asellus forbesi* – *Ecology*, 64: 1556–1565.
- Soszka G. J. 1975a – Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral – *Ekol. Pol.* 23: 393–415.
- Soszka G. J. 1975b – The invertebrates on submerged macrophytes in three Masurian lakes – *Ekol. Pol.* 23: 371–391.
- Soszka H. 1974 – Chironomidae associated with pond-weeds (*Potamogeton lucens* and *Potamogeton perfoliatus* L.) in the Mikołajskie Lake – *Bull. Acad. Pol. Sci. Cl. II*, 22: 369–376.
- Su K. L., Staba E. J., Haij Y. A. 1973 – Preliminary chemical studies of aquatic plants from Minnesota – *Lloydia*, 36: 72–79.
- Suren A. M. 1989 – Histological changes in macrophyte tissue during decomposition – *Aquat. Bot.* 33: 27–40.
- Suren A. M., Lake P. S. 1989 – Edibility of fresh and decomposing macrophytes to three species of freshwater invertebrate herbivores – *Hydrobiologia*, 178: 165–178.
- Thienemann A. 1954 – *Chironomus* – Die Binnengewasser Bd. XX, E. Schweizerbartische Verlagsbuchhandlung (Erwin Nagele), Stuttgart.
- Tischler W. 1955 – *Synökologie der Landtiere* – Fischer, Stuttgart.

- Underwood G. J. C., Thomas J. D., Baker J. H. 1992 – An experimental investigation of interactions in snail–macrophyte–epiphyte systems – *Oecologia* (Berl.), 91: 587–595.
- Urban E. 1975 – The mining fauna in four macrophyte species in Mikołajskie Lake – *Ekol. Pol.* 23: 417–438.
- Van Alstyne K. L. 1988 – Herbivore grazing increases polyphenolic defences in the intertidal brown alga *Fucus distichus* – *Ecology*, 69: 655–663.
- Van der Velde G., van der Heijden L. A. 1985 – Initial decomposition of floating leaves of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae) in relation to their age, with special attention to the role of herbivores – *Verh. Int. Verein. Limnol.* 22: 2937–2941.
- Van der Velde G., van der Heijden L. A., van Grunsven P. A. J., Bexkens P. M. M. 1982 – Initial decomposition of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae), as studied by the leaf-marking method – *Hydrobiol. Bull.* 16: 51–60.
- Wallace J. B., O'Hop J. 1985 – Life on a fast pad: Waterlily leaf beetle impact on water lilies – *Ecology*, 66: 1534–1544.
- Walsh B. M. 1951 – The feeding habits of certain chironomid larvae (subfamily Tendipedinae) – *Proc. Zool. Soc. Lond.* 121: 63–79.
- Wetzel R. G. 1983 – *Limnology* – W. B. Saunders, Philadelphia.
- Żmudziński L., Pęczalska A. 1984. – *Słownik hydrobiologiczny* – PWN, Warszawa.

Summary

Both analyses of gut contents of invertebrate herbivores (e.g. G. J. Soszka 1975a, Otto and Swenson 1981, Marcus et al. 1978, Kornijów et al. 1990) and experiments investigating plant consumption by grazers (Marcus et al. 1978, Kołodziejczyk and Martynuska 1980, Smock and Harlowe 1983, Suren and Lake 1989, Kornijów et al. in press) indicate that freshwater macrophytes are eaten little. The best documented reasons for this are chemical defence substances (Su et al. 1973, Ostrofsky and Zettler 1986, Newman et al. 1990), or their precursors which become active only after the plant is injured, e.g. by handling during grazing (van Alstyne 1988, Jeffries 1990). All these facts seemed to confirm a traditionally established view by Shelford (1918) that the role of fresh macrophytic tissue in feeding of invertebrates is negligible, and consequently, that the role of the latter in structuring communities of freshwater macrophytes is of little importance.

However, some publications, and in particular recent ones reporting remarkable losses of macrophyte leaf area in the field (which were attributed to invertebrate herbivores), gave grounds to create the opposite view. It says that grazing on macrophytes by invertebrate herbivores is common and their effect on communities of freshwater macrophytes is not less than in terrestrial ecosystems (Sheldon 1987, Sand-Jensen and Madsen 1989, Lodge 1991, Jacobsen and Sand-Jensen 1992).

The polarization of the opinions on commonness and magnitude of herbivory on freshwater macrophytes resulted from the fact that until now densities of herbivores, and, consequently, their grazing effect in an ecosystem scale have not been taken into account. In order to fulfill this gap I estimated the influence of herbivores on the biomass of *Elodea* sp. in six European lakes (Zwemlust – The Netherlands, Pääjärvi – Finland, Little Mere – England, and Piaseczno, Zagłębcze and Bikcze – Poland). Calculations based on the known biomass of *Elodea* sp., food rations and densities of invertebrates associated with the plant (Ozimek et al. 1990, Kornijów and Gulati 1992, Kornijów and Kairesalo 1994, Kornijów et al. in press, and unpublished own data). It turned out that invertebrates consumed from 2.5 to 20.3% of the plant biomass during 4 months of growing season. These values are very close to those given by Jacobsen and Sand-Jensen (1992) (1.0–26.3%) from Danish water bodies and correspond to those found in terrestrial habitats, for

example Remmert (1985) estimated losses of 10–20%. The role of invertebrate herbivores in the lakes is probably much higher as consumers of decaying macrophytes, because the consumption rate of the animals then increases on average ten times (Kornijów et al. in press). Thus, the discrepancy between the two contrasting views in fact does not exist and clearly disappears if densities of invertebrate herbivores are taken into consideration.

Indirect effects of tissue damage, e.g. connected with infection and inhibition of growth (Lodge 1991) might be very important, too. However, the indirect effects of grazing can also be positive to macrophytes (e.g. as a result of eating decaying tissue and removing detritus and periphyton from the surface of plants) (Brönmark 1985, 1989, Underwood et al. 1992).

While comparing herbivory in freshwater and terrestrial habitats of the temperate climate it was noticed that in contrast to the situation on land, freshwater invertebrates are seldom specialised in grazing particular macrophytes, their organs or type of tissue (Newman 1991). In addition, tissues of freshwater macrophytes constitute only a negligible part of food of invertebrate herbivores. However, because densities of freshwater herbivores (H. Soszka 1974, G. J. Soszka 1975a, Engel 1985, Kornijów 1989) are tens or even hundreds of times higher than it has been reported for terrestrial invertebrate herbivores (Tischler 1955, Brauns 1975), the magnitude of herbivory in freshwater and terrestrial habitats is similar, though the mechanisms differ.

(wpłynęło: 14 II 1994 r.)