

Joanna Pijanowska
Andrzej Prejs

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Banacha 2
02-097 Warszawa

**„Biomanipulacja”. VI. Studia
nad demografią i behawiorem
wioślarek planktonowych
jako narzędzie w badaniach
biomanipulacyjnych**
Biomanipulation. VI. Analysis
of demography and behaviour
of planktonic cladocerans
as a tool in biomanipulation
studies

Wstęp

Już niemal dziesięć lat, jakie upłynęły od ukazania się na łamach „Wiadomości Ekologicznych” serii pięciu artykułów pod wspólnym hasłem „biomanipulacja” (kolejno: Gliwicz 1986, Dawidowicz 1986, Dawidowicz i Gliwicz 1987, Jachner 1988 i Prejs 1988) były dla naszego zespołu okresem intensywnych badań na tym polu. Bogatsi o nowe doświadczenia zamierzamy teraz dopisać kolejny, zapewne jeszcze nie ostatni rozdział... Mimo znacznego wzbogacenia teoretycznej i praktycznej wiedzy na temat biologicznych metod rekultywacji jezior, nadal dalecy jesteśmy od zrozumienia mechanizmów, które decydują o sukcesie lub porażce prowadzonych zabiegów. Zmierzając do tego celu chcemy zaproponować pewien schemat postępowania, pomocny w rozstrzygnięciu, czy poprawa jakości wody, a więc końcowy i pożądaný efekt zabiegów przeprowadzonych na szczycie piramidy troficznej, został osiągnięty w wyniku uruchomienia sekwencji wydarzeń kaskadowo przenoszących się wzdłuż pelagicznego łańcucha pokarmowego, czy też był wynikiem działania innych procesów.

Zabiegi biomanipulacyjne prowadzone u szczytu piramidy troficznej w zbiorniku wodnym zmierzają do uzyskania poprawy jakości wody poprzez, przynajmniej okresowe, uwolnienie dużych filtratorów planktonowych spod presji ryb planktonożernych i tym samym przywrócenie skutecznej kontroli biomasy glonów (Shapiro i in. 1975). Typowy scenariusz, oparty na przekonaniu o skuteczności kontroli „od szczytu” (*top-down*) piramidy troficznej, polega na zwiększeniu obsady ryb drapieżnych i/albo usuwaniu ryb planktonożernych z jeziora. Siłą rzeczy efekt końcowy w postaci spodziewanej poprawy jakości wody pozostaje w centrum zainteresowania i niejako przesłania szereg innych wydarzeń, które zachodzą wzdłuż łańcucha pokarmowego. Innymi słowy, reakcja poszczególnych ogniw łańcucha pokarmowego pozostaje bardzo często nieznaną. Badania, które obejmują swym

zasięgiem wszystkie poziomy troficzne, wykraczają poza zakres zwyczajowego monitoringu jakości wody. Poza podstawowymi wskaźnikami jakości wody, w tym zawartością pierwiastków biogennych i przezroczystością wody, bada się także zagęszczenie i biomase ryb planktonożernych i drapieżnych, biomase i zagęszczenie zooplanktonu ze szczególnym uwzględnieniem gatunków roślinożernych oraz strukturę wielkościową, biomase i skład gatunkowy fitoplanktonu.

W udanych eksperymentach, które doprowadziły do wzrostu przezroczystości wody towarzyszącego spadkowi biomasy glonów, końcowy efekt jest najczęściej przypisywany wzrostowi presji roślinożernego zooplanktonu, uwolnionego spod presji ryb (Carpenter i Kitchell 1993). Spadek biomasy glonów, o ile ma miejsce, jest zwykle wiązany ze wzrostem efektywności żerowania zooplanktonu, wynikającym ze zmian zagęszczenia, biomasy i składu gatunkowego. Demograficzne i behawioralne reakcje roślinożernych zwierząt planktonowych w odpowiedzi na zmianę presji ryb są najczęściej w tego typu studiach pomijane (tab. I). Tymczasem badania demografii i behawioru zwierząt planktonowych stwarzają szansę udowodnienia, czy i do jakiego stopnia zmiana biomasy fitoplanktonu jest wynikiem sekwencji wydarzeń, które kaskadowo przenoszą się przez cały pelagiczny łańcuch pokarmowy (wg schematu: wzrost presji ryb drapieżnych → redukcja presji ryb planktonożernych → wzrost presji roślinożerców planktonowych na fitoplankton → redukcja biomasy fitoplanktonu i wzrost przezroczystości wody), czy też spowodowane są przez inne czynniki, nie związane z presją zooplanktonu. W głośnym artykule „Biomaniipulacja: hit czy mit?” De Melo i in. (1992, lecz por. też replikę Carpentera i Kitchella 1992 na tych samych łamach „*Limnology and Oceanography*”) dokonują przeglądu sytuacji, w których wprawdzie w następstwie przebudowy ichtiofauny dochodzi do redukcji biomasy fitoplanktonu, lecz nie poprzez kaskadę troficzną, a w wyniku działania innych mechanizmów. Są to m. in. (1) zmniejszanie się puli pierwiastków biogennych dostępnych dla fitoplanktonu w następstwie spadku natężenia procesu przywracania do obiegu pierwiastków biogennych z osadów dennych przez ryby, (2) powstrzymanie dopływu pierwiastków biogennych uwalnianych przyżyciowo przez ryby i z ciał martwych ryb, (3) powstrzymanie procesu przywracania pierwiastków biogennych przez drobne zwierzęta planktonowe z chwilą gdy zooplankton zostaje zdominowany przez duże formy, (4) oddziaływania allelopatyczne i zacienianie przez makrofitę, często ponownie kolonizujące jezioro w następstwie przeprowadzonych zabiegów.

Z punktu widzenia osób zainteresowanych wyłącznie jakością wody w zbiorniku nie ma większego znaczenia, jaką drogą osiągnięto wzrost przezroczystości wody. Z naszego punktu widzenia, jako biologów próbujących zrozumieć mechanizmy funkcjonowania przyrody, pytanie o to, w jaki sposób ostateczny efekt został

Tab. I. Stopień szczegółowości analizy zooplanktonu w 15 pracach opisujących wyniki zabiegów biomanipulacyjnych prowadzonych w skali całego jeziora. Prace te zostały opublikowane w dwóch tomach sympozjalnych, po konferencjach: „Biomanipulacja – narzędzie w gospodarce wodnej” – Amsterdam, 1989 r. (Gulati i in. 1990) i „Dynamika pierwiastków biofilnych i struktura biotyczna płytkich jezior słodko- i słonawowodnych” – Silkeborg, 1992 r. (Mortensen i in. 1994)

Parameters included in zooplankton analysis, in 15 whole-lake studies, published in the post-conference proceedings: "Biomanipulation – tool for water management" – Amsterdam, 1989 (Gulati et al. 1990) and "Nutrient dynamics and biological structure in shallow, freshwater and brackish lakes" – Silkeborg, 1992 (Mortensen et al. 1994)

Zakres analizy* Parameters analyzed	1	2	3	4	5	6	7
Liczba prac Number of papers	11	14	8	4	6	4	1

*1 – Skład gatunkowy zooplanktonu

Zooplankton species composition

2 – Zagęszczenie i/lub biomasa filtratorów planktonowych

Density and/or biomass of planktonic herbivores

3 – Zagęszczenie i/lub biomasa dominujących wioślarek

Dominant cladocerans density and/or biomass

4 – Struktura wielkości i/lub średnie rozmiary ciała filtratorów planktonowych

Herbivores size structure and/or mean body size

5 – Średnie rozmiary ciała dominujących wioślarek

Mean body size of dominant cladocerans

6 – Inne aspekty demografii (np. sezonowe zmiany rozmiarów ciała, rozmiarów przy pierwszej reprodukcji i płodności)

Other demographic parameters (e. g. seasonality of body size, size at first reproduction and fecundity)

7 – Behavior (np. rozmieszczenie pionowe i jego dobowe zmiany)

Behavior (e. g. vertical distribution and its diurnal changes)

osiągnięty, jest nie mniej ważne niż sam efekt. Obok oczywistych walorów poznawczych, także w praktyce biomanipulacyjnej ma to oczywiste znaczenie, gdyż dopiero zrozumiawszy mechanizm ewentualnych sukcesów lub porażek będziemy w stanie zaproponować standardowy sposób postępowania w postaci „przepisu” na udany zabieg biomanipulacyjny. A w tym duchu formułowane są przecież społeczne oczekiwania pod adresem ekologów.

Chcemy w tym artykule wykorzystać wyniki wieloletnich badań jeziora Wirbel (Pojezierze Mazurskie) prowadzonych siłami Zakładu Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego i Katedry Rybactwa Akademii Rolniczo-Technicznej w Olsztynie. Posłużą nam one do wykazania, jak owocne może być poszerzenie zwyczajowego zakresu monitoringu sytuacji środowiskowej przed i po zabiegu o elementy demograficznych i behawioralnych badań wioślarek planktonowych.

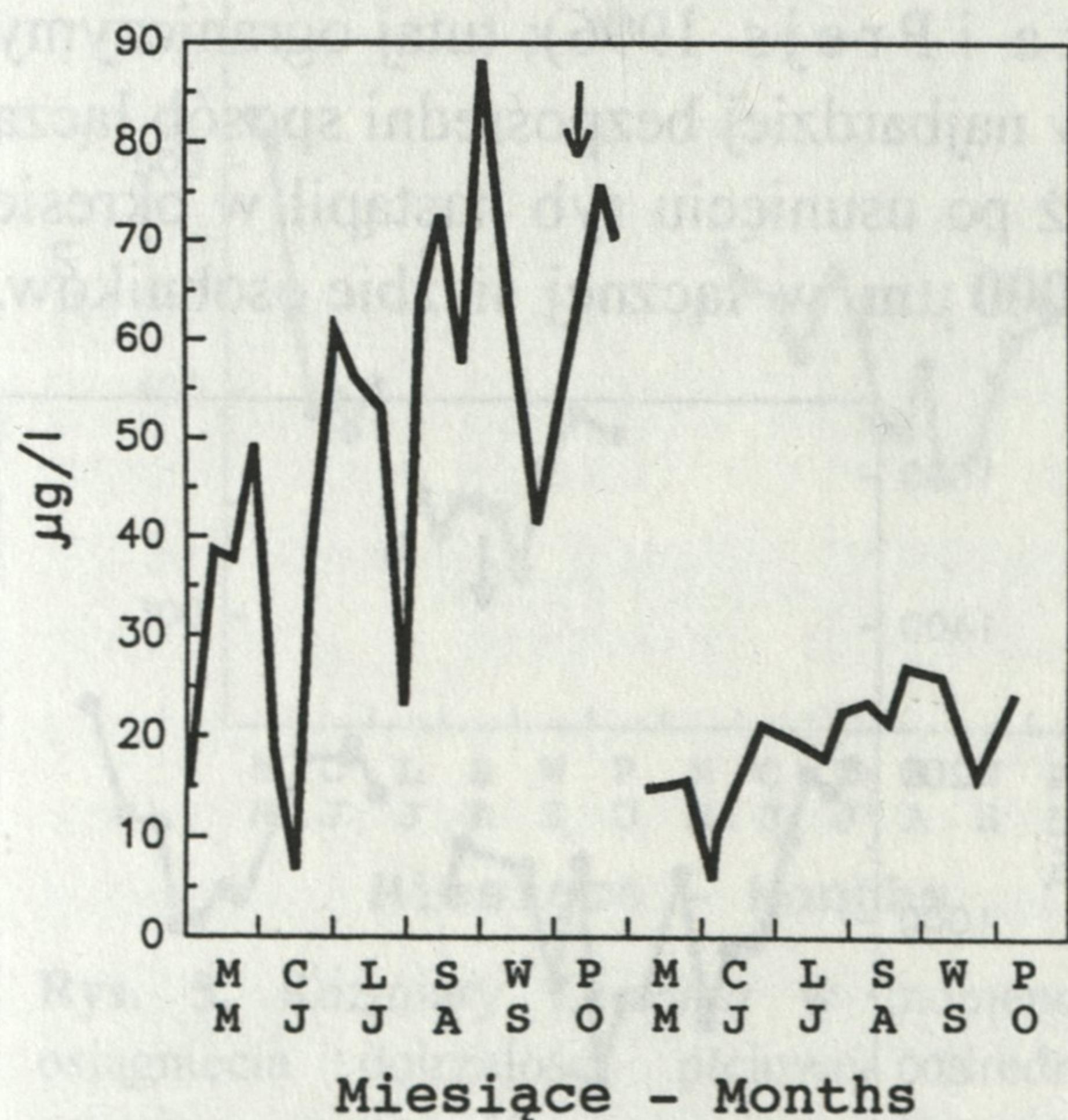
Eksperyment przeprowadzony w jeziorze Wirbel

Eksperyment w skali całego jeziora jest prowadzony w płytkim, eutroficznym jeziorze Wirbel od 1988 r. do chwili obecnej. Więcej szczegółów dotyczących sekwencji i zakresu przeprowadzonych badań znajdzie Czytelnik w pracach już opublikowanych (Prejs i in. 1994) i przyjętych do druku (Pijanowska i Prejs 1996, Prejs i in. 1996). W pierwszej fazie eksperymentu (1989–1991) kilkakrotnie introdukowano młodego szczupaka (*Esox lucius* L.) w celu utrzymywania pod kontrolą zagęszczenia młodocianych stadiów dominujących gatunków ryb planktonożernych (płoci *Rutilus rutilus* L., krapia *Blicca bjoerkna* L. i słonecznicy *Leucaspis delineatus* L.). Introdukcjom młodocianego szczupaka towarzyszyły odłowy dużych ryb planktono- i bentosożernych, w tym leszcza – *Abramis brama* L. Równolegle prowadzono monitoring podstawowych parametrów jakości wody. Kolejne introdukcje młodocianego szczupaka i odłowy ryb planktonożernych aż do września 1991 r. nie doprowadziły do widocznej poprawy jakości wody. W tej sytuacji konieczne było przekonanie się, czy wielokrotne introdukcje drapieżników doprowadziły przynajmniej do przebudowy składu i struktury wieku w populacjach potencjalnych ofiar. Tradycyjne metody odłowu ryb pozwalają wprawdzie oszacować zagęszczenie starszych roczników, lecz są mało wiarygodne w odniesieniu do najmłodszych stadiów. Dlatego też zdecydowano się na drastyczny zabieg i w październiku 1991 r. usunięto wszystkie ryby za pomocą rotenonu, co dało możliwość dokonania analizy struktury gatunkowej i struktury wieku ryb planktonożernych. Tym samym stała się możliwa ocena skuteczności introdukowanego szczupaka jako drapieżcy i weryfikacja zasadności naszych oczekiwań co do przebiegu wydarzeń na niższych poziomach troficznych (Prejs i in. 1994, 1996). Do końca sezonu wegetacyjnego 1991 r. introdukcje szczupaka i selektywne odłowy ryb planktonożernych nie doprowadziły do kierunkowej zmiany w biomase glonów. Chociaż w składzie i strukturze wieku ichtiofauny nastąpiły zasadnicze zmiany, to nie objęły one starszych roczników, których presja była wystarczająco silna, by utrzymać pod kontrolą biomasę zooplanktonu (Prejs i in. 1994, 1996). Dla potrzeb tego artykułu wykorzystamy jedynie materiały z sezonu wegetacyjnego 1991, poprzedzającego zastosowanie rotenonu i 1992, w którym jezioro z całą pewnością było wolne od ryb.

Co się zdarzyło w jeziorze Wirbel po usunięciu ryb?

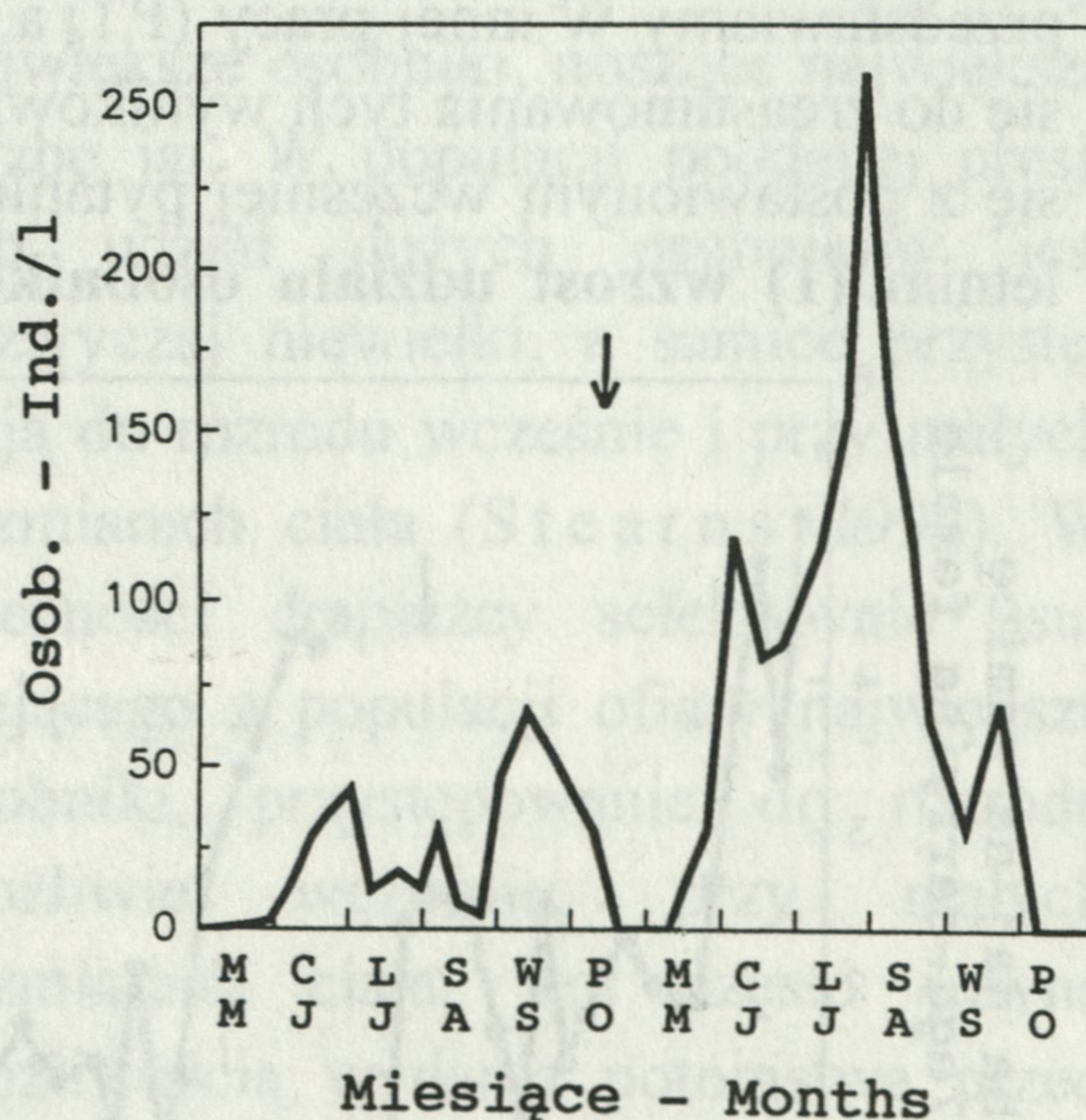
Po usunięciu ryb nastąpił w okresie letnim (VI–VIII) znaczny, średnio ponad 30% wzrost przezroczystości wody i ponad 2,5-krotny spadek biomasy glonów we frakcji cząstek mniejszych od 30 μm , a więc dostępnych jako pokarm dla roślinożernego zooplanktonu (rys. 1).

W roku po zastosowaniu rotenonu nie nastąpił wzrost zagęszczenia wioślarek (roślinożerny zooplankton w jeziorze Wirbel reprezentowany był wyłącznie przez wioślarki), lecz przebudowa ich składu gatunkowego. Wcześniejszy dominant *Bosmina longirostris* O. F. Müller został zastąpiony po usunięciu ryb przez znacznie większą *Daphnia cucullata* Sars, której udział w biomacie wzrósł od ok. 10% przed – do ponad 80% po usunięciu ryb. Nastąpił przy tym znaczny wzrost zagęszczenia tej wioślarki (rys. 2), który, gdybyśmy poprzestali na tym fakcie, mógłby w przekonujący sposób wyjaśnić obserwowany spadek biomasy glonów. W wielu studiach biomanipulacyjnych istotnie poprzestaje się na stwierdzeniu takiej zależności. Tymczasem jednak stwierdzenie koincydencji między wzrostem zagęszczenia dużych wioślarek a spadkiem biomasy glonów nie jest równoznaczne ze stwierdzeniem prawdziwej zależności biologicznej, a więc nie oznacza ujawnienia przyczyny obserwowanej redukcji biomasy glonów. Po to, by móc w sposób wiarygodny traktować redukcję biomasy glonów jako wynik zmian dokonanych na szczycie piramidy troficznej, należałoby przesądzić, że zmiana ta kaskadowo przenosi się wzdłuż pelagicznego łańcucha pokarmowego aż do poziomu producentów pierwotnych. Rozstrzygnięcie leży, naszym zdaniem, w odpowiedzi na dwa podstawowe pytania: (1) czy zmiany zagęszczenia i składu zooplanktonu (w naszym przypadku wzrost zagęszczenia i udziału *Daphnia cucullata*) są wynikiem usunięcia ryb? i (2) czy wzrost presji roślinożerców planktonowych jest na tyle



Rys. 1. Biomasa fitoplanktonu w dostępnej dla zooplanktonu frakcji $< 30 \mu\text{m}$ przed i po usunięciu ryb. Strzałka oznacza moment usunięcia ryb

”Edible” algal biomass in the fraction $< 30 \mu\text{m}$, before and after fish removal. Arrow indicates the timing of rotenone treatment



Rys. 2. Zagęszczenie populacji *Daphnia cucullata* przed i po usunięciu ryb

Density of *Daphnia cucullata* before and after all fish have been removed

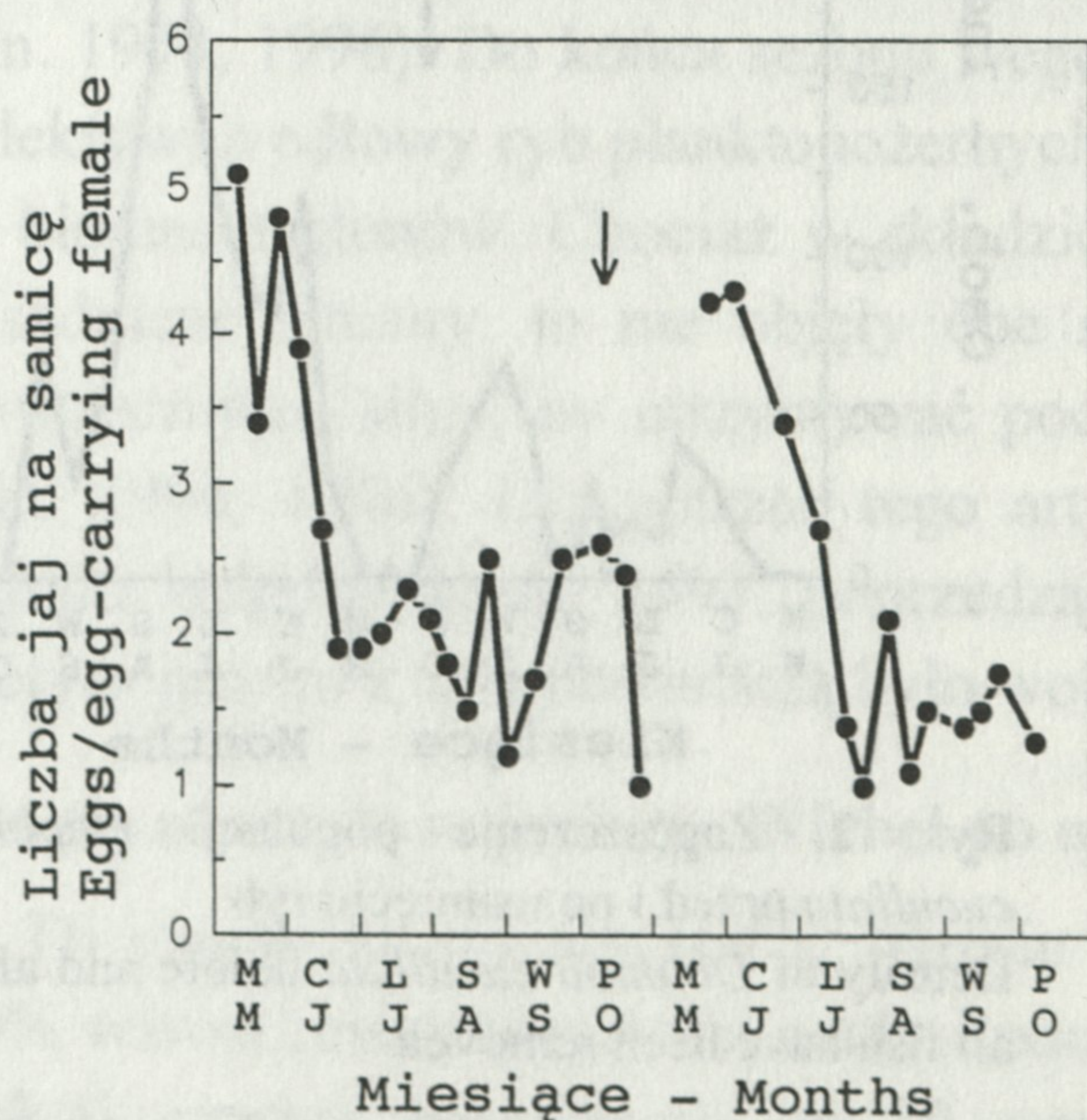
znaczący, by spowodować obserwowany spadek biomasy glonów?

Studia pozbawione takiej analizy mogą stać się obiektem łatwej krytyki, takiej choćby, jaka została mocno wyartykułowana przez De Melo i in. (1992) we wspomnianym już artykule.

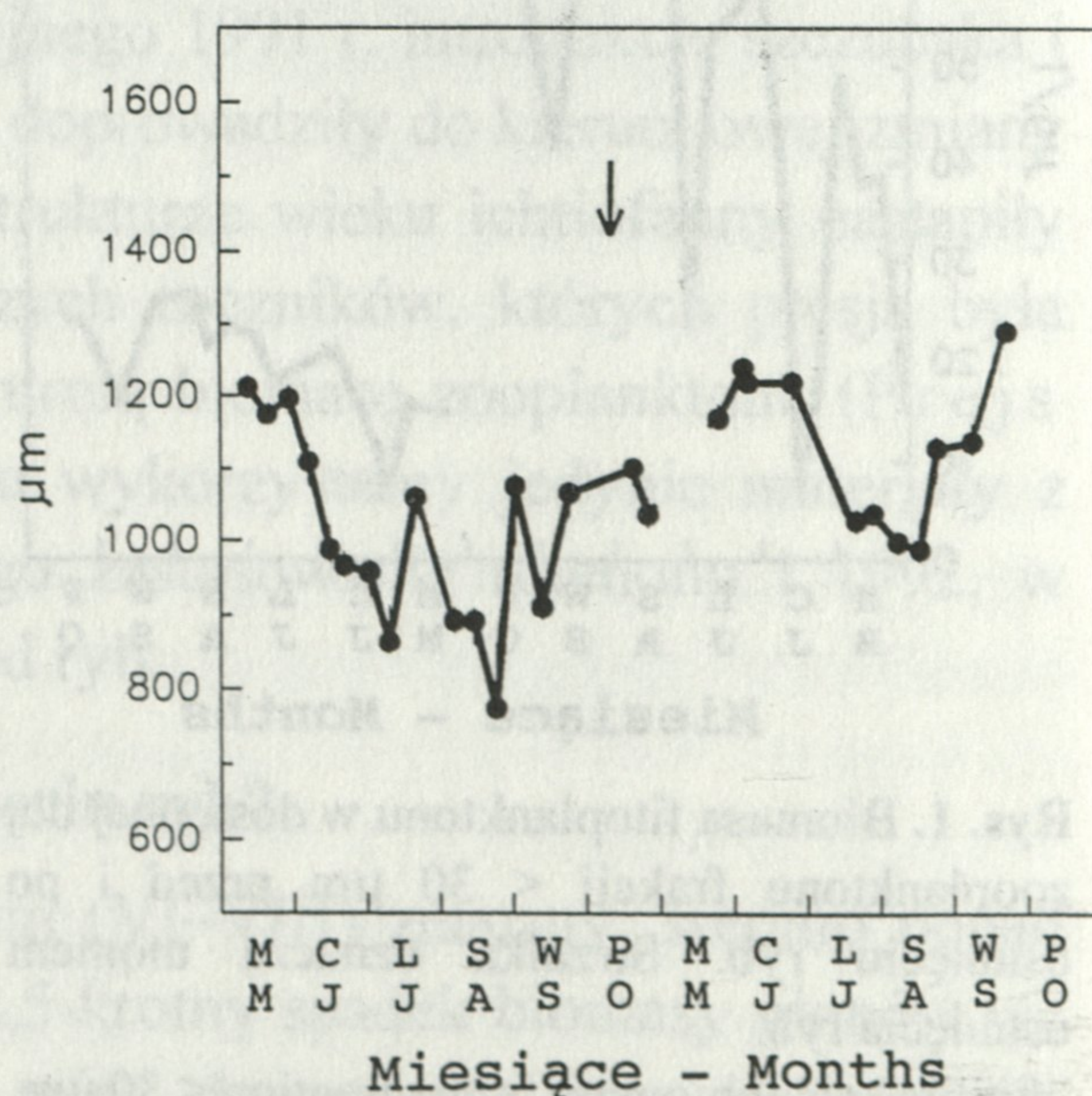
Spróbujmy więc, wracając do sytuacji w Wirblu, odpowiedzieć na te dwa pytania. Po pierwsze:

Czy wzrost zagęszczenia *Daphnia cucullata* jest wynikiem usunięcia ryb?

Wzrost zagęszczenia *Daphnia* może być wynikiem zmniejszonej śmiertelności w następstwie usunięcia ryb, bądź też wzmożonego tempa rekrutacji w następstwie zmiany obfitości i jakości zasobów pokarmowych (Gliwicz i in. 1981). Wzrost zagęszczenia *Daphnia* nie był jednak wynikiem wzmożonej reprodukcji, gdyż po usunięciu ryb nastąpił znaczący spadek płodności (rys. 3). Jednocześnie nastąpił znaczny, statystycznie istotny wzrost średniej wielkości ciała *Daphnia* (rys. 4). U wioślarek planktonowych ze wzrostem wielkości ciała następuje zazwyczaj wzrost liczby noszonych przez samice jaj (Green 1956). W jeziorze Wirbel natomiast, wzrostowi średnich rozmiarów ciała po usunięciu ryb towarzyszył spadek liczby noszonych przez samice jaj. Ten fakt skłonił nas do podjęcia wnikliwej analizy struktury wielkości i płodności w klasach wielkości. Szczegółowo materiały te przedstawiamy w innej pracy (Pijanowska i Prejs 1996); tutaj ograniczymy się do zreasumowania tych wyników, które w najbardziej bezpośredni sposób łączą się z postawionym wcześniej pytaniem. Otóż po usunięciu ryb nastąpił w okresie letnim: (1) wzrost udziału osobników $> 1000 \mu\text{m}$ w łącznej liczbie osobników,



Rys. 3. Płodność *Daphnia cucullata*
Mean number of eggs carried by individual *Daphnia cucullata*

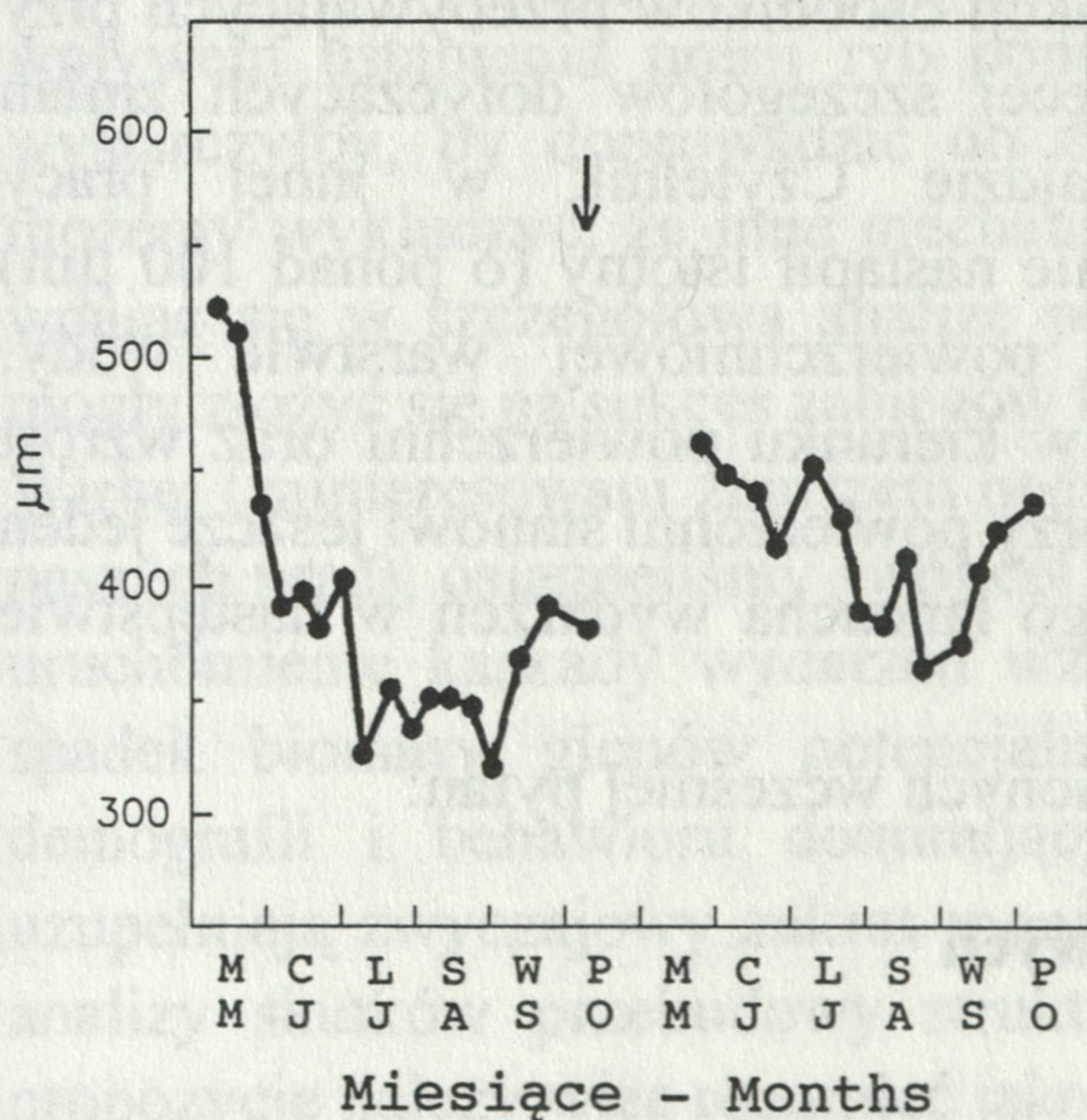


Rys. 4. Średnia wielkość ciała *Daphnia cucullata*
Mean body size of *Daphnia cucullata*

(2) wzrost udziału samic noszących jaja wśród największych osobników: w dwóch „górnym” klasach wielkości udział samic noszących jaja wzrósł od 0 do 100%; przed usunięciem ryb udział samic noszących jaja wśród najmniejszych osobników w trzech „dolnych” klasach wielkości był większy niż po usunięciu ryb i wynosił odpowiednio 1, 24 i 74% wobec 0, 3 i 46%, (3) wzrost udziału największych samic $> 1350 \mu\text{m}$ w całkowitej liczbie samic noszących jaja (łącznie do 42%, wobec 9% przed usunięciem ryb); udział samic z trzech najmłodszych klas wieku w całkowitej liczbie samic noszących jaja był większy przed usunięciem ryb i wynosił odpowiednio 1, 27 i 63% wobec 0, 3 i 56%, (4) wzrost średniej liczby jaj noszonych przez samicę w trzech „górnym” klasach wielkości.

Równoległe z tymi zmianami, po usunięciu ryb wioślarki osiągały dojrzałość płciową średnio przy większych rozmiarach ciała niż w okresie, kiedy ryby były jeszcze w jeziorze (rys. 5).

Reasumując, po usunięciu ryb wzrósł w populacji *Daphnia* udział największych osobników przy jednoczesnym wzroście rozmiarów ciała dojrzałych samic, wzrost – w najstarszych klasach wieku – liczby samic reprodukcyjnie aktywnych przy jednoczesnym spadku udziału najmniejszych samic w reprodukcji. Zmiany te



Rys. 5. Rozmiary *Daphnia* w momencie osiągnięcia dojrzałości płciowej (średnie rozmiary ciała 10 najmniejszych samic dojrzałych płciowo, wyróżnionych na podstawie kryteriów Edmondsona i Litt 1982 i Stibora i Lamperta 1993)

Daphnia size at maturity (mean size of 10 smallest adult females, identified according to Edmondson and Litt 1982 and Stibor and Lampert 1993 criteria)

świadczą o tym, że populacja *Daphnia* została uwolniona spod presji ryb, które selektywnie usuwają z populacji największe osobniki, noszące największą liczbę jaj. W populacji poddanej presji ryb udział dużych osobników jest zazwyczaj niewielki, a samice przystępują do rozrodu wcześniej i przy małych rozmiarach ciała (Stearns 1992). W obecności drapieżcy selektywnie usuwającego z populacji ofiary największe osobniki, przystępowanie do rozrodu możliwie wcześniej, przy małych rozmiarach ciała, jest często jedyną możliwością wydania potomstwa przed wkroczeniem w zakres wielkości atrakcyjny dla drapieżcy. Z chwilą ustąpienia tej presji, odłożenie reprodukcji do późniejszego wieku i osiągnięcia większych rozmiarów ciała (zapewne jako efekt fenotypowej zmiany alokacji

energii po ustąpieniu presji ryb lub na skutek monopolizowania ograniczonych zasobów przez największe osobniki) przynosi oczywistą korzyść w postaci wzrostu dostosowania (Stearns 1992).

Bez tej analizy materiału, gdybyśmy poprzestali jedynie na zmianach, jakim po usunięciu ryb uległy średnia wielkość ciała i średnia liczba jaj noszonych przez samice (już i to stanowi rozszerzoną w stosunku do znakomitej większości znanych nam prac wersję monitoringu, por. tab. I), moglibyśmy popełnić poważny błąd w interpretowaniu zachodzących wydarzeń. Wzrost wielkości ciała przy jednoczesnym spadku płodności nie powinien być, bez dokonania podobnej analizy, automatycznie przypisywany spadkowi presji ryb, gdyż może on wynikać z malejącego (wobec złej sytuacji pokarmowej) udziału w populacji osobników o małych rozmiarach ciała. Dopiero te bardziej „subtelne” parametry demograficzne pozwalają przypisać końcowy efekt w postaci wzrostu zagęszczenia *Daphnia* spadkowi śmiertelności w najstarszych klasach wieku.

Obok zmian demograficznych wywołanych usunięciem ryb, w populacji *Daphnia* nastąpiły również zmiany behawioralne. Cała populacja przemieściła się o kilkadziesiąt cm w kierunku powierzchni: o ile przed usunięciem ryb ponad 40% osobników przebywało latem w ciągu dnia w pobliżu dna, o tyle po usunięciu ryb – o połowę mniej; towarzyszył temu wzrost frakcji osobników przebywających przy powierzchni (średnio od 24 do 38%). Więcej szczegółów dotyczących zmian pionowego rozmieszczenia populacji znajdzie Czytelnik w innej pracy (Pijanowska i Prejs 1996). Jednocześnie nastąpił istotny (o ponad 100 μm) wzrost średnich rozmiarów osobnika w powierzchniowej warstwie wody. Przesunięcie strefy występowania populacji w kierunku powierzchni oraz wzrost rozmiarów ciała osobników przebywających przy powierzchni stanowi jeszcze jeden argument na rzecz uruchomienia kaskadowego łańcucha wydarzeń w następstwie usunięcia ryb.

Kolej więc teraz na drugie spośród postawionych wcześniej pytań:

Czy wzrost presji roślinożerców planktonowych wystarcza, by spowodować obserwowany spadek biomasy glonów?

Wiele spośród parametrów, które wykorzystaliśmy dowodząc, że zmiany w populacji dominującej wioślarki planktonowej istotnie dokonały się w wyniku ustąpienia presji ryb, posłuży nam teraz do przekonania się, czy presja roślinożerców wzrosła w wystarczający sposób, by spowodować obserwowaną redukcję biomasy glonów. Posłużenie się jedynie wzrostem zagęszczenia dużych roślinożerców dla wyjaśnienia równoczesnego spadku biomasy glonów może prowadzić do błędnych wniosków, jeśli wzrostowi zagęszczenia towarzyszy np. przebudowa struktury wielkości populacji w kierunku dominacji małych osobników.

Wzrost zagęszczenia populacji *Daphnia* (rys. 2) w połączeniu ze wzrostem średnich rozmiarów ciała, szczególnie wyraźnym w powierzchniowych warstwach wody, gdzie zagęszczenie fitoplanktonu jest największe, oraz przemieszczenie się znacznej frakcji populacji w kierunku powierzchni mogły oczywiście przyczynić się do redukcji biomasy glonów. Pytanie tylko, w jakim stopniu. Z naszych kalkulacji (szczegółowo przedstawionych w pracy Pijanowskiej i Prejsa 1996), opartych na zależności pomiędzy wielkością ciała *Daphnia* a tempem filtracji, przyjętej wg Burns (1969) wynika, że w samej tylko powierzchniowej warstwie wody (do głębokości 1 m) mógł nastąpić po usunięciu ryb ok. 12-krotny wzrost ogólnego tempa filtracji *Daphnia* w okresie letnim (średnio od 0,8 do 9,6 ml · h⁻¹). Tak obliczony wzrost tempa filtracji nie musi oznaczać, że w rzeczywistości o tyle wzrosło tempo eliminacji biomasy glonów. To ostatnie w realistyczny sposób można ocenić eksperymentalnie.

Zakończenie

Nie przesądzając o tym, czy obserwowaną redukcję biomasy glonów można w całości przypisać wzrostowi presji dużych filtratorów planktonowych, dokonując tej kalkulacji ujawniliśmy oczywisty potencjał tkwiący w liczniejszej i zmienionej pod wpływem ustąpienia presji ryb populacji dominującego filtratora. Potencjał ten wystarczyłby, by doprowadzić do znaczącego spadku biomasy glonów, ale nie możemy wykluczyć, że inne mechanizmy także mogły odegrać tu swoją rolę. Nie wdając się w szczegółową analizę pozostałych mechanizmów, które potencjalnie mogły złożyć się na sukces zabiegów biomanipulacyjnych prowadzonych w jeziorze Wirbel (zainteresowani zmuszeni będą poczekać na ukazanie się drukiem kolejnych naszych prac), osiągnęliśmy swój cel demonstrując, że usunięcie ryb spowodowało uruchomienie kaskady wydarzeń wzdłuż pelagicznego łańcucha troficznego i że spadek biomasy glonów potencjalnie mógł dokonać się tą drogą. Elementy demografii i behawioru dominujących filtratorów planktonowych znakomicie uzupełniają zwyczajowy zakres monitoringu i powinny stać się częścią rutynowej analizy skutków przebudowy struktury troficznej ekosystemu wodnego. Naszą propozycję należy więc rozumieć jako apel o wykorzystanie potencjału tkwiącego w materiałach zooplanktonowych, zwyczajowo i tak zbieranych w trakcie prowadzenia zabiegów biomanipulacyjnych.

Podziękowania. Dziękujemy naszym magistrantom – Joli Wierzgale, Ołowi Danielewiczowi i Tomkowi Janeckiemu za ofiarną pomoc w trakcie realizacji projektu. Koncepcja artykułu zrodziła się w trakcie prac prowadzonych w ramach projektów nr 60540 91101 i 6PO4F 011 09, kierowanych przez Andrzeja Prejsa i finansowanych przez KBN.

Piśmiennictwo

- Burns C. 1969 – Relation between filtering rate, temperature and body size in four species of *Daphnia* – *Limnol. Oceanogr.* 14: 693–700.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F. 1992 – Trophic cascade and biomanipulation: interface of research and management – a reply to the comment by DeMelo et al. – *Limnol. Oceanogr.* 37: 208–213.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F. 1993 – The trophic cascades in lakes – Cambridge University Press.
- Dawidowicz P. 1986 – „Biomanipulacja”. II. Oddziaływanie na fitoplankton poprzez przekształcanie struktury troficznej biocenoz wodnych – *Wiad. Ekol.* 32: 381–401.
- Dawidowicz P., Gliwicz Z. M. 1987 – „Biomanipulacja”. III. Rola bezpośrednich i pośrednich zależności pomiędzy fitoplanktonem i zooplanktonem – *Wiad. Ekol.* 33: 259–277.
- DeMelo R., France R., McQueen D. J. 1992 – Biomanipulation: hit or myth? – *Limnol. Oceanogr.* 37: 192–207.
- Edmondson W. T., Litt A. H. 1982 – *Daphnia* in Lake Washington – *Limnol. Oceanogr.* 27: 272–293.
- Gliwicz Z. M. 1986 – „Biomanipulacja”. I. Czym teoria ekologii służyć może praktyce ochrony środowiska wodnego? – *Wiad. Ekol.* 32: 155–170.
- Gliwicz Z. M., Gilarov A. M., Pijanowska J. 1981 – Food and predation as major factors limiting two natural populations of *Daphnia cucullata* Sars – *Hydrobiologia*, 80: 205–218.
- Green J. 1956 – Growth, size and reproduction in *Daphnia* (Crustacea, Cladocera) – *Proc. Zool. Soc. Lond.* 126: 173–204.
- Gulati R. D., Lammens E. H. R. R., Meijer M. L., van Donk E. (red.) 1990 – Biomanipulation. Tool for water management – *Hydrobiologia*, 200/201.
- Jachner A. 1988 – „Biomanipulacja”. IV. Zagęszczenie i aktywność pokarmowa ryb planktonożernych – *Wiad. Ekol.* 34: 144–163.
- Mortensen E., Jeppesen E., Søndergaard M., Nielsen L. K. (red.) 1994 – Nutrient dynamics and biological structure in shallow freshwater and brackish lakes – *Hydrobiologia*, 275/276.
- Pijanowska J., Prejs A. 1996 – Food web manipulation in shallow, eutrophic lakes: bridging the gap between whole-lake approach and behavioural and demographic studies – *Hydrobiologia* (w druku).
- Prejs A. 1988 – „Biomanipulacja”. V. Ryby drapieżne jako czynnik ograniczający zagęszczenie ryb planktonożernych – *Wiad. Ekol.* 34: 295–306.
- Prejs A., Martyniak A., Boroń S., Hliwa P., Koperski P. 1994 – Food web manipulation in a small eutrophic Lake Wirbel, Poland: effect of stocking with juvenile pike on planktivorous fish – *Hydrobiologia*, 275/276: 65–70.
- Prejs, A., Pijanowska J., Koperski P., Martyniak A., Boroń S., Hliwa P. 1996 – Food web manipulation in a small eutrophic Lake Wirbel (Poland): long-term changes in fish biomass and basic measures of water quality. A case study – *Hydrobiologia* (w druku).
- Shapiro J., Lamarra V., Lynch M. 1975 – Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration (W: Proc. symp. on water quality management through biological control. Red. P. L. Brezonik, J. L. Fox) – Univ. Florida, USEPA, Gainesville, 85–96.
- Stearns S. C. 1992 – The evolution of life histories – Oxford University Press.
- Stibor H., Lampert W. 1993 – Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia* – *Freshwat. Biol.* 30: 433–438.

Summary

Even in the most thorough biomanipulation studies, which cover the response of all trophic levels to the manipulation at the top of the food chain, the mechanisms underlying the success or failure of the experiment remain often obscure.

The case of a small eutrophic Lake Wirbel in Poland is an example of how useful could be applying demographic and behavioural analysis of dominant planktonic herbivores to explain the sequence of events following biomanipulation measures. At a certain stage of a long-term biomanipulation experiment, rotenone was applied to remove all fish. Following the rotenone treatment, a considerable improvement in water quality was achieved, i. e. on average 30% increased water transparency and 2.5-fold decrease in algal biomass (Fig. 1). We focused on planktonic herbivores, which are the first to respond to the changes in fish biomass (Fig. 2) and to exert the relevant pressure over phytoplankton. More specifically, we analyzed the demographic events (i. e. age/size structure, fecundity – Fig. 3, mean body size – Fig. 4 and size at maturity – Fig. 5) in the population of a dominant herbivore *Daphnia cucullata* and behavioural reactions of individuals (i. e. vertical distribution and migration patterns) to check whether the effects of fish removal were cascading through the entire food web.

Besides the significant increase in the density of herbivorous zooplankton (including the largest cladoceran *Daphnia cucullata*) we identified other, more subtle mechanisms underlying the observed reduction in algal biomass which can as well contribute to the overall zooplankton grazing efficiency: (1) the significant increase in the mean body size of a dominant cladoceran *Daphnia cucullata*, (2) clear shift in the vertical distribution of *Daphnia* towards the surface, (3) the increase in the mean *Daphnia* size in the surface waters. Ignoring these parameters would make impossible the deeper insight into the mechanisms underlying the improvement of water quality.

We postulate to perform this type of analysis along with the measures conventionally used in biomanipulation studies, first, as a tool to fully understand the sequence of events generated by the manipulations at the top of the food chain, second, as a perfect opportunity to study population and individual responses (e. g. morphological, life-history and behavioural) to varying predatory pressure.

(wpłynęło: 20 XI 1995 r.)