

PAWEŁ KOPERSKI

*Zakład Hydrobiologii, Instytut Zoologii
Uniwersytet Warszawski
Banacha 2, 02-097 Warszawa
e-mail Koper@hydro.biol.uw.edu.pl*

STRATEGIE POKARMOWE SŁODKOWODNYCH DRAPIEŻNIKÓW

WSTĘP

Zachowania określane wspólnym terminem „drapieźnictwo” są bardzo różnorodne. W tym artykule przyjmijmy, że u ich podstawy stoi wykorzystywanie przez zwierzęta jako pokarmu ciał innych zwierząt, które w tym celu zostają uśmiercone. Sposoby, jakich używają słodkowodne drapieźniki do upolowania ofiary są bardzo różnorodne, nic dziwnego więc, że bardzo wiele jest także metod ich klasyfikacji. W tym artykule przyjęto założenie, że podstawową i najbardziej pierwotną różnicą w sposobach polowania jest poziom aktywności lokomotorycznej drapieźnika podczas polowania, a wszystkie pozostałe różnice są jej pochodnymi.

Poszukiwanie odpowiedzi na ekologiczne i ewolucyjne pytania związane z drapieźnictwem w wodach słodkich od lat przynosi badaczom największe sukcesy, gdy ci posługują się przykładami zaczerpniętymi z otwartej strefy wód jeziornych — pelagialu, a zwłaszcza spośród zwierząt planktonowych i ryb planktonożernych (o przyczynach tego stanu rzeczy przeczytać można w tym numerze KOSMOSU w artykule GŁIWICZA). Nieco mniej liczne są w literaturze fachowej prace opisujące behawioralne aspekty drapieźnictwa wśród organizmów potokowych lub zamieszkujących drobne zbiorniki wodne. Najmniej licznie reprezentowani są w tej

dzielinie mieszkańcy przybrzeżnej strefy jezior — litoralu, mimo tego (lub właśnie dlatego), że to środowisko jest najbardziej zróżnicowane i najbardziej obfitujące zarówno w organizmy, jak i gatunki. Różnorodność sposobów polowania drapieźników litoralnych jest większa niż w innych środowiskach, dlatego przy omawianiu strategii pokarmowych słodkowodnych drapieźników niezbędne będzie posłużenie się w znacznej mierze przykładami zaczerpniętymi z przybrzeżnej strefy wód.

Chciałbym przekonać Czytelnika, że aktualnie stosowana przez drapieźnika strategia pokarmowa, a więc wrodzony lub indukowany bodźcami ze środowiska poziom ich aktywności lokomotorycznej podczas polowania, to jeden z najważniejszych czynników odpowiedzialnych za siłę ich presji na poszczególne kategorie potencjalnych ofiar, a poprzez to na całość zależności eksploatacyjnych w słodkowodnych sieciach troficznych. Wydaje się, że analiza sposobów polowania zwłaszcza tych drapieźników, które zamieszkują przybrzeżną strefę wód i sposobów w jaki potencjalne ofiary unikają ich presji (więcej o tym w artykule RUTKOWSKIEGO w tym numerze KOSMOSU) może dostarczyć wielu dowodów na poparcie tej tezy.

ZDOBYWANIE POKARMU A AKTYWNOŚĆ LOKOMOTORYCZNA

Wśród różnorodnych sposobów, których używają drapieźniki do schwywania ofiar można, najbardziej ogólnie, wyróżnić sposoby wymagające wyższej i niższej aktywności lokomotorycznej. Drapieźniki bądź aktywnie poszukują ofiar, bądź czyhają na nie w zasadzce. Te

dwa podstawowe, genetycznie utrwalone sposoby zachowania się polujących drapieźników zwykło się określać w piśmiennictwie jako strategię. O tym, że strategię takie są w znacznym stopniu wrodzone, świadczy wiele ogólnie znanych faktów. Każdy wędkarz wie na przykład,

że w ogromnej większości obserwowanych przypadków okonie (*Perca fluviatilis*), na tyle duże, że odżywiające się przede wszystkim innymi rybami, aktywnie poszukują ofiar pływając stadami w strefie otwartej wody jeziora, podczas gdy na przykład szczupaki (*Esox lucius*) czyhają wśród przybrzeżnej roślinności na przepływające ofiary, atakując je z bliska. Ryby karpiowate zamieszkujące litoral jeziorny (karasie, liny, płocie, wzdręgi) z reguły aktywnie poszukują pokarmu. Wydaje się, że polowanie przez nie z zasadzki jest w praktyce niemożliwe, ze względu na trudności w pozostawianiu przez dłuższy czas w bezruchu, w związku z koniecznością ciągłego korygowania położenia ciała ruchami płetw. Szczególnym i godnym wzmianki przypadkiem jest drapieżnictwo ptaków i ssaków wodnych. Związane jest ono, ze względu na homoiotermię, ze znacznie wyższą niż u innych zwierząt racją pokarmową i aktywnością lokomotoryczną. Perkozów, rybitw czy nerek nie można jednak uważać za organizmy w pełni wodne, mimo ogromnego wpływu, jaki mogą one wywierać na niektóre biocenozy słodkowodne; kwestie związane z ekologią ich odżywiania się wykraczają jednak poza łamy tego artykułu.

U drapieżników słodkowodnych zachowania związane z zdobywaniem pokarmu (dalej zwane zachowaniami pokarmowymi) mają z reguły charakter strategii warunkowej (ang. conditional strategy) — co znaczy, że odpowiednie (wrodzone!) warianty postępowania mogą być wybierane lub modyfikowane w zależności od sytuacji w środowisku. Występowanie różnych typów zachowań pokarmowych u współwystępujących gatunków zwierząt, korzystających ze wspólnych zasobów pokarmowych jest klasycznym przykładem różnorodności sposobów rozwiązania podstawowego dla zwierząt przystosowawczego problemu. Ten najbardziej rozpowszechniony z dylematów, wobec którego nieustannie staje niemal każdy organizm, to konieczność znalezienia kompromisu pomiędzy wymuszoną przez dobór naturalny koniecznością maksymalizacji tempa rozmnażania i oczywistą koniecznością minimalizacji ryzyka śmierci w paszczy drapieżcy (więcej na ten temat przeczytać można w artykule GLIWICZA w tym numerze KOSMOSU). W środowiskach słodkowodnych bowiem, dla których charakterystyczne są długie łańcuchy pokarmowe i gdzie powszechnie spotykany jest kanibalizm a drapieżniki często zjadają się wzajemnie, prawie każdy drapieżnik unikać musi drapieżników większych. Według poglądów niektórych badaczy to właśnie różnica w rozmiarach ciała, a nie specjalizacja pokarmowa, odpowiedzialna jest jako pierwotny czynnik za ukształtowanie się zależności pokar-

mowych w obrębie słodkowodnych sieci troficznych (WARREN i LAWTON 1987). Dlatego aktywność lokomotoryczną niemal każdego słodkowodnego zwierzęcia należy rozpatrywać zawsze jako wypadkową równoczesnej dążności do jej zwiększania (aby się bardziej najeść) i zmniejszania (aby nie być dostrzeżonym). Podczas, gdy najważniejszym czynnikiem potrzebnym do propagacji własnego genotypu jest maksymalizacja konsumpcji pokarmu, o tyle minimalizacja na drodze behawioralnej, drugiej ze składowych owego kompromisu — ryzyka śmierci — opisana być może jako efekt działania całego kompleksu czynników. Jeden z elementów owego kompleksu, obok na przykład aktywnej obrony przed drapieżnikiem, można nazwać łącznie „zmniejszaniem szansy zostania dostrzeżonym przez drapieżnika” (KALINOWSKA i PIJANOWSKA 1987). Wśród zwierząt zamieszkujących strefę przybrzeżną wód stojących i cieków jednym z najpowszechniejszych jej przejawów jest ograniczanie aktywności lokomotorycznej podczas poszukiwania pokarmu. Zachowanie polegające na czasowym ograniczaniu takiej aktywności w warunkach zwiększonego ryzyka związanego z drapieżnictwem — klasyczny przykład tak zwanej obrony indukowanej, uważane jest często za zachowanie najbardziej zbliżone do optymalnego, a często za tak zwaną strategię stabilną ewolucyjnie (ESS). Nieco inne przejawy dążności do unikania dostrzeżenia przez drapieżcę spotykamy zwykle u zwierząt planktonowych, zwłaszcza tych zamieszkujących strefę otwartej wody. Jedne z tych przejawów mają charakter adaptacji anatomicznych, a inne behawioralnych. Otóż na przykład glonożerne wioślarki, a także liczne i pospolite drapieżniki: skorupiak *Leptodora kindtii*, larwa wodzienia z rodzaju *Chaoborus*, wrotek *Asplanchna* sp., narybek stynki (*Osmerus eperlanus*), są niemal zupełnie przezroczyste, a więc trudne do zauważenia przez drapieżcę niezależnie od ich aktywności lokomotorycznej. Kwestie związane z obroną o charakterze behawioralnym w postaci regularnych, dobowych migracji drapieżników planktonowych szerzej omawia w tym numerze KOSMOSU DAWIDOWICZ.

Postulowany bezpośredni związek pomiędzy wysoką aktywnością lokomotoryczną podczas poszukiwania pokarmu i zwiększonym ryzykiem śmierci spowodowanej drapieżnictwem wydaje się intuicyjnie oczywisty i wielokrotnie potwierdzono go eksperymentalnie (np. DIXON i BAKER 1988). Jednakże bywa i odwrotnie: niektóre przejawy zachowania się zwierząt drapieżnych, związane z bardzo wysoką aktywnością lokomotoryczną podczas zdobywania pokarmu, wydają się mieć oczywiste znaczenie antydra-

pieźnicze — wymienić tu warto nieustanną ruchliwość przemieszczających się bezustannie ławic drobnych ryb karpiowatych, bądź nieprawdopodobną wręcz aktywność chrząszczy krętaków (Gyrinidae) bez przerwy zataczających pospieszne kręgi na powierzchni wody. Można wysnuć tu wniosek, że wzmożona aktywność lokomotoryczna drapieżnika związana jest z jego większą racją pokarmową tylko wtedy, gdy polega na przeszukiwaniu otoczenia w poszukiwaniu ofiar (ang. scanning behaviour), a nie na próbach wprawienia w konfuzję prześladowcy.

Rozpowszechniony w wielu grupach zwierząt sposób zdobycia dużej liczby ofiar przy polowaniu z zasadzki polega na zwiększaniu przestrzeni, w obrębie której ofiara może być schwytana, przy stałej niskiej aktywności lokomotorycznej drapieżnika. Przyczyniają się do tego zarówno rozmaite adaptacje anatomiczne, jak na przykład maska u ważek — gwałtownie wyrzucana w kierunku ofiary chwytana część aparatu gębowego lub analogicznie funkcjonujące, składane, chwytne odnóża u pluskwiaków, a także rozmaite wytwarzane przez drapieżnika konstrukcje pełniące funkcje pułapek. Niektóre wirki rozsnuwają pomiędzy powierzchnią wody a dnem nici z lepkiego śluzu, do których przyklejają się przepływające ofiary, a niektóre larwy chrząszczy przędą skomplikowane, przymocowane do dna lub wodnych roślin sieci z nici przędnych do chwytania ofiar. Zbliżony funkcjonalnie sposób odżywiania się spotykany jest u niektórych dennych larw ochotkowatych (Chironomidae), które rozsnuwają na powierzchni dna płachtę z nici przędnych, a po pewnym czasie zjadają je wraz z przyczepionymi do niej mikroorganizmami (BERG 1995). Stałbicie, osiadłe drapieżniki odżywiają się zooplanktonem i drobnymi larwami owadów, polują przy pomocy chwytnych ramion, które, będąc dłuższe od reszty ciała nawet 80-krotnie, pozwalają na eksploatację znacznego fragmentu przestrzeni jako arealu łowieckiego.

Ponieważ wysokie koszty pierwszego z rozwiązań — aktywnego poszukiwania pokarmu, polegają, po pierwsze, na wyższych nakładach energetycznych zwierzęcia w przeliczeniu na jednostkę energii uzyskaną wraz z pokarmem, a po drugie na zwiększonym zagrożeniu ze strony drapieżników wyższego rzędu, oczywistym wydaje się istnienie jakichś zysków równoważących te koszty. Z kolei polowanie z zasadzki, choć znacznie bezpieczniejsze i umożliwiające oszczędniejsze gospodarowanie zasobami energetycznymi, związane bywa z okresowym wyczerpywaniem się zasobów pokarmowych, w następstwie ich zwykle nierównomiernego rozmieszczenia w środowisku. Obniżona, w porów-

naniu z aktywnym polowaniem, racja pokarmowa wydaje się podstawowym kosztem związanym z polowaniem mniej aktywnym. Zgodnie z oczekiwaniami, w przypadku braku zagrożenia ze strony większego drapieżcy, niektóre larwy owadów reagują plastycznie i zwiększają swoją aktywność lokomotoryczną podczas polowania co prowadzi do znacznego wzrostu ich racji pokarmowej, a zyski energetyczne znacznie przewyższają zwiększone nakłady energetyczne związane z taką aktywnością (KOPERSKI 1998 a). Zwiększenie aktywności lokomotorycznej należy tu raczej rozumieć nie jako zwiększoną prędkość poruszania się, a raczej jako wydłużenie czasu spędzanego na przeszukiwaniu otoczenia względem czasu spędzanego nieruchomo. Tak więc, aktywny bądź nieaktywny sposób zdobywania pokarmu można traktować również jako jeden z alternatywnych sposobów zachowania się wybierany w danych warunkach środowiskowych (a więc taktykę a nie strategię) — w tym przypadku w obecności lub przy braku bodźców informujących o zagrożeniu ze strony większego drapieżnika. W obecności takich sygnałów larwy ważek, chrząszczy i ochotek zmniejszają swoją aktywność lokomotoryczną. Efektem tego jest wzrost względnego udziału w ich bardzo zróżnicowanej diecie ofiar aktywnych lokomotorycznie. W środowiskach litoralnych potencjalne ofiary, które pływają w toni wodnej są z reguły mniejsze i mniej opłacalne *per capita* jako pokarm ze względów energetycznych, niż większość dostępnych zwierząt osiadłych lub mało aktywnych. Stąd znaczny udział w diecie drapieżnika ofiar aktywnych lokomotorycznie (np. planktonu lub nektonu) związany jest ze znacznym spadkiem masy spożywanego pokarmu (KOPERSKI 1997).

Obronny aspekt takich zachowań wymaga, obok zachowań zmniejszających intensywność wysyłania wizualnych i mechanicznych sygnałów o własnej obecności, także obecności sprawnych mechanizmów wykrywania zagrożenia ze strony drapieżców. W przypadku drapieżników zamieszkujących litoral jeziorny, o aktualnie stosowanej strategii polowania możemy wnioskować obserwując zarówno ich zachowanie (najczęściej postępuje się tak z rybami), jak i analizując ich dietę (często bada się tak pokarm wodnych owadów). Eksperymentalnie wykazano na przykład, że drapieżniki bezkręgowce reagują zmianą strategii polowania z aktywnego poszukiwania dużych, osiadłych ofiar, na chwytanie z zasadzki drobnych ofiar pływających, w odpowiedzi na odbierane ze środowiska chemiczne, wzrokowe i mechaniczne bodźce o obecności większego drapieżnika. Takie indukowane sygnałem o zagrożeniu zmiany aktywności,

a także sposoby lokalizacji ofiar, zależne są zwykle od natężenia światła czyli czynnika w znacznym stopniu odpowiedzialnego za skuteczność polowania dużych, kręgowych drapieżników (KOPERSKI 1997). Nieliczne, opisane w piśmiennictwie sytuacje, w których natężenie światła nie wpływa znacząco na mechanizmy obronne słodkowodnych ofiar występują wtedy, gdy drapieżnik równie sprawnie co wzrokiem, posługuje się mechanorecepcją (KOPERSKI 1998 b)

Tego typu zachowanie, polegające na adaptatywnej zmianie aktywności lokomotorycznej podczas polowania w odpowiedzi na aktualny poziom ryzyka, stwierdzono między innymi u litoralnych i potokowych owadów (DODSON i współaut. 1994). Budujące sieci jeziorne larwy chruścików — drapieżniki opisywane od lat jako typowo nieruchliwi łowcy zooplanktonu, przy niskim stopniu zagrożenia ze strony większego drapieżcy zaczynają się w znacznym stopniu odżywiać ofiarami osiadłymi. Wskazuje to na możliwość aktywnego przeszukiwania areału łowieckiego przez te drapieżniki. W sytuacji zwiększonego zagrożenia ze strony drapieżnika larwy ochotkowatych z rodzaju *Ablabesmyia*, opisywane wcześniej jako ruchliwe drapieżniki, skuteczne przy lokalizowaniu ofiar z odległości nie przekraczających 1,5 cm, zaczynają z kolei odżywiać się zooplanktonem i szybko pływającymi wodopójkami (Hydrachnellae). Wskazuje to na obecność u nich jakichś metod lokalizacji potencjalnych ofiar ze znacznie większej odległości (KOPERSKI 1998 a). Litoralne ryby odżywiające się bezkręgowcami (np. liny, karasie, ukleje, młode okonie) to przykład zwierząt o genetycznie zaprogramowanej aktywnej strategii zdobywania pokarmu, a więc także wysokiej aktywności lokomotorycznej i wysokiej konsumpcji. Tempo wzrostu ryb litoralnych, na podstawie którego można wnioskować o wydatkowanych przez nie nakładach energetycznych, nie różni się wyraźnie u osobników aktywnie żerujących przy nieobecności drapieżnika i tych, które wyczuwając obecność drapieżnika zmniejszają swoją aktywność (JACHNER i JANECKI 1998). Większość kosztów energetycznych związanych jest u nich bowiem, jak się

wydaje, z podstawowymi procesami metabolicznymi, respiracją, trawieniem i wchłanianiem pokarmu, zachowaniem równowagi i gęstości, a wydatek energetyczny związany z przemieszczaniem się w obrębie areału łowieckiego wydaje się, w porównaniu z tym, raczej niewielki. W takim przypadku koszty zmniejszonej aktywności lokomotorycznej wynikające ze znacznego zmniejszenia się sukcesu łowieckiego nie będą prawdopodobnie mogły zostać zrównoważone przez oszczędności energii związane ze zmniejszeniem aktywności. Tym można tłumaczyć obserwacje, że ryby karpiowate w sytuacji zwiększonego ryzyka zmieniają raczej siedlisko żerowania (z fragmentów otwartej wody w litoralu na wnętrze gęstwiny wodnych roślin), lecz nie zaprzestają aktywności lokomotorycznej i przeszukiwania otoczenia. Niektóre bezkręgowce drapieżniki, sprawnie i szybko pływające, na przykład niektóre pluskwiaki, wydatkują na pływanie i przeszukiwanie swego areału łowieckiego znacznie większą część swoich zasobów energetycznych niż ryby, ze względu na wyraźnie dodatnią pływalność, związaną z transportowaniem pod wodę powietrza atmosferycznego do oddychania w postaci gazowej. Dlatego w sytuacji zagrożenia raczej całkowicie zaprzestają aktywności lokomotorycznej i polują wyłącznie z zasadzki (SAVAGE 1989).

Specyficznym sposobem polowania na drobne, wielokrotnie mniejsze od drapieżnika ofiary jest aktywna filtracja. Dla klasycznych planktonożerców — siei i sielawy, a także dla młodych ryb karpiowatych, charakterystyczna jest filtracja na łukach skrzelowych, do której, co prawda, niezbędna jest nieustanna aktywność lokomotoryczna, ale prawdopodobnie i tak znacznie mniej intensywna niż przy chwytaniu pojedynczych ofiar. Co prawda ryby karpiowate opisywane są jako klasyczne holofagi (co oznacza, że pożerają ofiary w całości) polujące zwykle na pojedyncze ofiary i selekcjonujące je pod względem wielkości, ale odżywanie się młodych osobników na drodze filtracji stosowane jest w przypadku okresowych braków większych zwierząt planktonowych.

ONTOGENETYCZNE ZMIANY ZACHWAŃ POKARMOWYCH

Tak lubiane przez teoretyków próby kategoryzacji, w przypadku obyczajów pokarmowych drapieżników słodkowodnych napotykają na trudności związane z powszechną ich zmianą w trakcie życia zwierzęcia. Większość z nich odżywia się częściowo lub kompletnie różnymi kategoriami pokarmu na różnych etapach rozwoju.

Najczęściej spotykaną prawidłowością jest przechodzenia drapieżnika w trakcie ontogenezy przez fazy odżywiania się drobnymi organizmami planktonowymi, aż do coraz większych organizmów osiadłych, czemu towarzyszy zmiana strategii pokarmowych, a czasem i środowiska życia (ang. ontogenetic niche shift) — taką pra-

widłowość obserwujemy na przykład u większości gatunków ryb, ale także u wielu owadów. Tak zwane ryby drapieżne czyli rybożerne, po okresie odżywiania się zooplanktonem, przechodzą przez okres odżywiania się fauną denną i naroślinną aby, jako duże już osobniki, odżywiać się niemal wyłącznie rybami. Podobne zjawisko możemy obserwować między innymi u wzdreği i płoci, które dopiero w wieku dorosłym zaczynają się specjalizować w pokarmie roślin-

nym lub w zjadaniu dennych mięczaków, albo u larw chrzączek (np. przedstawiciele rodzin Phryganeidae i Molannidae), które w pierwszych stadiach są glonożercami, a drapieżnikami zostają w ostatnich stadiach larwalnych. Kompletna zmiana sposobu odżywiania się spotykana jest u większości wodopójek, które jako młodociane organizmy są pasożytami, a jako dorosłe drapieżnikami.

SIEDLISKOWA I TAKSONOMICZNA SPECYFIKA ZACHOWAŃ POKARMOWYCH

Strategia zdobywania pokarmu stosowana przez drapieżniki dostosowana jest oczywiście do fizycznych i chemicznych cech danego siedliska. Nic dziwnego więc, że na przykład większość gatunków chrzączek polujących z użyciem pułapek z nici przednych występuje w wodach płynących, a ich pokarm to głównie organizmy niesione przez silny prąd wody. Z kolei pułapki w postaci delikatnych, lepkich nici, konstruowane przez wirki, spotkać można przede wszystkim w wodach stojących. Drapieżniki czyhające na ofiary tuż pod powierzchnią wody na przykład grzbietopławki (*Notonecta* sp.), występują głównie w wodach stojących i polegają przy lokalizacji swoich ofiar głównie na czułych receptorach odbierających drgania wody, gdy dzień jest bezwietrzny, polegają natomiast na wzroku podczas falowania.

Ciekawym przykładem ewolucyjnego związku metod polowania z rodzajem środowiska jest północno-amerykańska pijawka *Erpobdella montezuma*, która, w odróżnieniu od wszystkich blisko spokrewnionych gatunków, stosuje przy polowaniu przede wszystkim mechanorecepcję. Związane jest to z faktem, że pijawka ta, co jest ewenementem w tej grupie zwierząt, pędzi pelagiczny tryb życia i odżywia się planktonowymi skorupiakami (BLINN i współpracownicy 1986). Drapieżniki zamieszkujące środowisko osadów dennych na znacznych głębokościach (np. larwy ochotkowatych z rodzaju *Procladius*) lub polujące w nocy (np. sum, *Silurus glanis* lub węgorz, *Anguilla anguilla*), to przede wszystkim organizmy polegające przy polowaniu na zmyśle dotyku lub smaku (chemorecepcji).

Drapieżniki neustonowe polują na pograniczu środowiska wodnego i powietrznego, a ich ofiarami są zwykle organizmy przemieszczające się pomiędzy tymi środowiskami — owady przepoczwarczające się, samice owadów latających składające jaja lub owady przypadkowo opadłe na powierzchnię wody, a czasami drobne sko-

rupiaki (Crustacea) przyczepione od spodu do błonki powierzchniowej. Taki pokarm zwykle rozmieszczony jest na powierzchni wody bardzo nierównomiernie i dostępny jest dla tych drapieżników zwykle przez bardzo krótki czas. Drapieżniki te wykorzystują zwykle świetnie rozwinięte zmysły „dalekiego zasięgu” — mechanorecepcję, i wzrok do lokalizacji ofiary. Ich sposób polowania jest w istocie czymś pośrednim między polowaniem z zasadzki a polowaniem aktywnym i polega na czatowaniu w bezruchu i błyskawicznym ataku, nieraz ze znacznej odległości (kilkadziesiąt cm), natychmiast po odebraniu sygnału (najczęściej w postaci drgań powierzchni wody) o obecności ofiary w zasięgu ataku. Ponieważ polowanie i konsumpcja u drapieżników neustonowych często odbywają się grupowo, równie ważny dla polującego osobnika jest odbiór sygnałów pochodzący od potencjalnej ofiary, jak i od sąsiedniego osobnika (JACKSON i WALLS 1998).

W środowiskach słodkowodnych normą jest współwystępowanie wielu osiągających podobne rozmiary drapieżników, często grupowanych przez ekologów w tak zwane gildie pokarmowe, których przedstawiciele korzystają wspólnie z tych samych kategorii ofiar. Specyfiką litoralu jeziornego jest powszechne, wzajemne zjadanie się drapieżników wchodzących w skład tej samej gildii pokarmowej, czyli tak zwane drapieżnictwo w obrębie gildii (ang. intraguild predation), zwykle przejawiające się jako żerowanie starszych drapieżników jednego gatunku na młodocianych formach innych. Taki rodzaj międzygatunkowej interakcji, mający równie wiele wspólnego z drapieżnictwem co i konkurencją, można obserwować jako powszechną eksploatację młodego narybku i kijanek przez drapieżne chrzączce, pluskwiaki i larwy ważek, które to owady są następnie chętnie zjadane przez dorosłe ryby i żaby. Duże znaczenie takich zachowań pokarmowych w odżywianiu się wielu słodkowodnych drapieżników wynika ze wspo-

mnianej już tendencji do generalizacji i praktycznym braku preferencji przy zdobywaniu przez nie pokarmu.

Specyficzną formą polowania drapieżników jest polowanie grupowe. Stosują je zarówno organizmy o stosunkowo wysoko rozwiniętym układzie nerwowym — na przykład aktywnie polujące ryby, jak i polujące z użyciem pułapek wirki lub larwy chruścików. W naszej strefie klimatycznej znane są z tego zwłaszcza okonie, polujące na żyjące w ławicach ryby pelagiczne — ukleję i słonecznicę, przy czym swego rodzaju protokooperacja okoni z polującymi mewami wydaje się zwiększać sukces łowiecki zarówno ryb, jak i ptaków. U wypławków sukces łowiecki w przeliczeniu na osobnika rośnie wraz z liczbą osobników uczestniczących w polowaniu na zooplankton z użyciem lepkich nici śluzowych rozciągniętych w wodzie (CASH i in. 1995). U larw chruścików — strugomiłków (Philopotamidae), sieć z nici przednich rozciągnięta w poprzek dna potoku budowana jest, naprawiana i opróżniana z ofiar przez wiele osobników. Dobrze opisane są w literaturze obyczaje pokarmowe nartników (Gerridae), grupowo lokalizujących i zjadających dużą zdobycz — taki tryb życia wydaje się związany ze złożonymi przejawami zależności międzyosobniczych w populacjach tych zwierząt.

Charakterystycznym i stosunkowo słabo poznanym sposobem zdobywania pokarmu, z różnych przyczyn stosowanym przez niektóre wodne drapieżniki, jest polowanie na organizmy lądowe. Pijawki *Trocheta bykowskii*, zamieszkujące źródła i górne strefy górskich potoków odżywiają się niemal wyłącznie dżdżownicami, które chwytane są w ściółce leśnej na brzegu cieków (KOSTECKA 1991), podczas gdy pospolite litoralne pijawki z rodzaju *Erpobdella* chętnie zjadają mszyce (Aphidae) chodzące po powierzchni pływających po wodzie roślin. O ile w drugim przypadku za przyczynę takiego zachowania uznaje się łatwą dostępność takich ofiar, traktowanych jako dodatkowa zdobycz, o tyle w pierwszym przypadku dżdżownice to, po prostu, jedyne duże ofiary dostępne w skrajnie ubogim środowisku. Tylko ryby, spośród wodnych drapieżników, zdolne są do żerowania na

latających nad powierzchnią wody owadach, bo tylko one potrafią wyskakiwać ponad powierzchnię nawet na wysokość kilkadziesiąt centymetrów. Dieta niektórych jeziornych i rzecznych ryb: pstrągów (*Salmo trutta*), uklei (*Alburnus alburnus*), płoci (*Rutilus rutilus*) i przedstawicieli rodzaju *Leuciscus* (jazi, kleni i jelców), może być okresowo zdominowana przez dorosłe owady, których chmary chwytane są czasem przez całe ławice ryb, zwykle o świcie i zmierzchu. Z takim sposobem odżywiania się ryb, związana jest także specyficzna metoda polowania ich drapieżników — boleni (*Aspius aspius*). Te posiadające świetny wzrok ryby, odżywiające się w przypowierzchniowych warstwach wody drobnymi, żyjącymi stadnie rybami (zwłaszcza uklejami), mają zwyczaj ogłuszać je silnymi uderzeniami płetwy ogonowej i zjadać osobniki, które chwilowo straciły orientację.

Zgodnie z definicją podaną we wstępie za drapieżniki należy uznać również organizmy, których obyczaje pokarmowe odbiegają nieco od popularnego stereotypu mięsożercy. Oto na przykład glonożerne, płucodyszne ślimaki — błotniarki (*Lymnaea* sp.) i żywiące się martwymi roślinami skorupiaki — ośliczki (*Asellus aquaticus*), chętnie żerują na jajach rozmaitych wodnych organizmów lub na koloniach osiadłych mszywiolów czy wewnątrz kolonii gąbek. Nie jest do tego niezbędny nawet średni poziom aktywności lokomotorycznej, a korzystanie z tak łatwo dostępnego źródła wysoko odżywczego pokarmu wydaje się bardzo dobrym sposobem na życie. Niektóre owady wodne — larwy niektórych chruścików i muchówek, wręcz specjalizują się w takich rodzajach pokarmu, bardziej przypominając tym półpaszyty niż drapieżców. Warto tu wspomnieć o larwach muchówek z rodziny Sciomyzidae, które poszukują w litoralu lub na pobrzeżu ślimaków i małży, penetrują ich muszle i zjadają ciało, przez dość długi czas korzystając z obfitego źródła pokarmu (KOPERSKI 1998 c). Obserwacja różnego stopnia przystosowania się przedstawicieli tej stosunkowo młodej ewolucyjnie grupy do takiego trybu życia, to rzadka okazja obserwacji zachodzących „na naszych oczach” procesów ewolucyjnych.

KRYTERIA WYBORU OFIAR

Badacze ekologii i behawioru słodkowodnych drapieżników najczęściej powołują się przy ich klasyfikowaniu na koncepcję stworzoną przez ZARETA (1980). Według tej propozycji, każdy z wodnych drapieżników może zostać zaklasyfikowany do jednej z dwóch kategorii:

jako drapieżnik limitowany wielkością otworu gębowego (ang. gape limited predator) lub jako drapieżnik uzależniony od wielkości ciała ofiary (ang. size-structured predator). Teoretyczne podstawy tej koncepcji oparte są na kształcie krzywej opisującej zależność wybiórczości po-

karmowej od średniej wielkości ciała ofiar. I tak, dla drapieżników należących do pierwszej z tych kategorii, a w założeniu są to holofagi, wartości tak zwanego wskaźnika wybiórczości rosną gwałtownie wraz z wielkością ofiary. Innymi słowy, im ofiary są większe tym chętniej są przez drapieżnika poszukiwane w środowisku i zjadane. Taki kształt krzywej charakterystyczny jest, według Zareta, szczególnie dla ryb zooplanktonożernych. Drapieżniki zaliczane do drugiej kategorii rozrywają, fragmentują lub wysysają swoje ofiary, a wartości wskaźnika ich wybiórczości względem ofiar o różnej wielkości osiągają maksima dla wartości pośrednich. Podział ten, będący podstawą większości rozważań na temat behawioralnych aspektów oddziaływań drapieżnik–ofiara w pelagialu jeziornym, wydaje się często, zwłaszcza w większości rzeczywistych układów nie-pelagicznych, zbyt daleko idącym uproszczeniem.

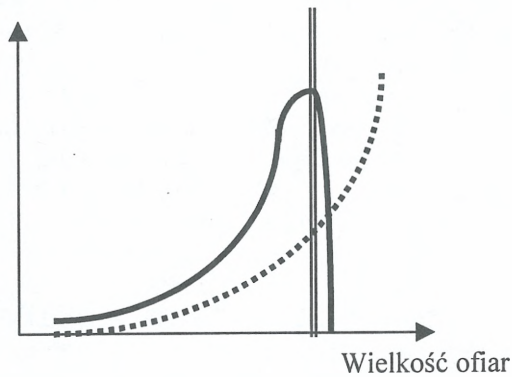
W środowiskach litoralnych, oprócz stosunkowo nielicznych drapieżników holofagicznych (nielicznych choć bardzo żarłocznych, które jak na przykład ryby karpowate i okoniowate wywierają niezwykle intensywną presję na swoje, zwłaszcza duże, ofiary) równie wiele jest bowiem rozdrabniaczy, jak i wysysaczy. Oba te sposoby zdobywania pokarmu wydają się związane z odmiennymi rodzajami ograniczeń wynikających z wielkości i ruchliwości ofiary, częściowo wykraczającymi poza koncepcję Zareta. Drapieżniki formalnie zaliczane do rozdrabniaczy swoich ofiar, takie jak na przykład larwy ochotkowatych, ważek i widelnic czy raki, są w stanie zjadać ofiary o bardzo rozmaitej wielkości — od ofiar zaliczanych do tak zwanej mejofauny (dziesiąte części milimetra długości) aż po ofiary niewiele ustępujące drapieżnikowi wielkością. W stosunku do tych pierwszych drapieżniki takie są typowymi holofagami, a minimalne koszty ponoszone przy polowaniu na takie ofiary, związane są z możliwością szybkiego i łatwego ich pożerania (mówi się o niskich wartościach tzw. ang. handling time, co można przetłumaczyć jako „czas manipulacji ofiarą”). Takie niskie koszty odpowiedzialne są prawdopodobnie za fakt, że bardzo drobne, dość aktywne ofiary (np. małżoraczki Ostracoda lub widłonogi z grupy Harpacticoida) bywają podstawą diety nawet stosunkowo dużych drapieżników polujących z zasadzki (KOPERSKI 1998 c). Wiele z tych zwierząt odżywia się oprócz tego także organizmami wytwarzającymi grube okrywy ciała, na przykład wapienne muszle (mięczaki) lub chitynowe pancerze (skorupiaki), wtedy więc skuteczność ich polowania i wybiórczość pokarmowa zależne są raczej bardziej od wielkości i wytrzymałości własnych żuwaczek lub

szczypców i grubości pancerzy ofiar niż od względnej wielkości ciała drapieżników i ofiar. Z kolei wysysacze ofiar, kategoria drapieżników szczególnie licznie reprezentowana w litoralu jeziornym i w drobnych zbiornikach wodnych, a obejmująca między innymi niemal wszystkie pluskwiaki różnoskrzydłe (Heteroptera), chrząszcze pływakowate (Dytiscidae), wodopójki i pająki, selekcionują ofiary według innych kryteriów niż rozdrabniacze. Ofiary bardzo małe względem rozmiarów ciała drapieżcy nie mogą być przez wysysaczy, w odróżnieniu od rozdrabniaczy, zjadane. Minimalna wielkość ciała potencjalnej ofiary uzależniona jest, po pierwsze, od średnicy kłujki takiego drapieżnika — a dokładniej od łącznej średnicy sztyletów służących do przebiccia ciała ofiary i kanału służącego do wyssania płynów ciała, a w niektórych przypadkach także do wstrzyknięcia enzymów trawiennych (pająki i chrząszcze) lub jadu (pluskwiaki). Po drugie, czas jaki upływa od chwili pochwycenia ofiary aż do jej całkowitego wyssania musi być z reguły znacznie dłuższy niż czas potrzebny na konsumpcję ofiary przez drapieżnika — rozdrabniacza, w związku z tym odżywanie się ofiarami bardzo małymi, a więc trudnymi w manipulacji i przynoszącymi niewielki zysk energetyczny, staje się dla tych pierwszych jeszcze mniej opłacalne. Zwierzęta należące do kategorii wysysaczy to jedyne drapieżniki słodkowodne predestynowane do pożerania ofiar równych im wielkością, a nawet znacznie większych od siebie, na przykład ryb czy płazów (KOPERSKI 1998 c).

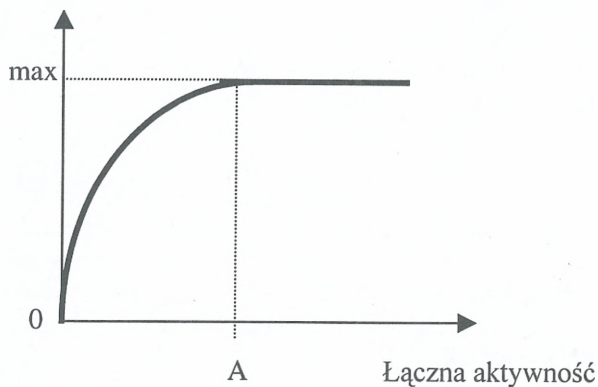
Krzywa opisująca monotoniczny wzrost wybiórczości pokarmowej wraz z wielkością ciała ofiar, charakterystyczna według Zareta dla ryb planktonożernych, ma w rzeczywistości inny kształt w przypadku młodych osobników (Ryc. 1). Młode ryby karpowate na przykład przez pierwszy rok, a czasem dwa pierwsze lata życia (a warto dodać, że liczebność ryb w tym wieku zwykle kilkudziesięciokrotnie przewyższa liczebność ryb starszych) nie są w stanie zjadać największych w środowisku ofiar planktonowych, gdyż są one zbyt duże w porównaniu z otworem gębowym ryb. Empirycznie wykazano, że najkorzystniejszą energetycznie z punktu widzenia ryby karpowatej i najczęściej preferowaną kategorią wielkości ofiar są z reguły ofiary o największej średnicy wynoszącej około 60% średnicy otworu gębowego ryby (PREJS i współaut. 1990).

Oczywiście aktywność pokarmowa drapieżników nie jest niezależna od aktywności lokomotorycznej ich ofiar — w niektórych przypadkach ta druga wydaje się ważniejsza niż względna wielkość ofiary. Rozumowanie, według któ-

Wybiórczość



regu zależność pomiędzy sposobem pożerania ofiary przez drapieżnika a ich względną wielkością odpowiedzialna jest za różnice w wybiórczości drapieżników względem rozmaitych ofiar, odnosi się przede wszystkim do ryb i to przede wszystkim do ryb planktonożernych, a więc



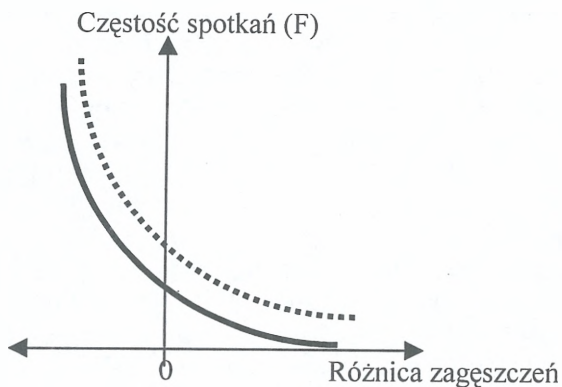
drapieżników niezwykle sprawnie pływających, w porównaniu do ich ofiar. Różnice w sprawności i sile pomiędzy innymi drapieżnikami, na przykład litoralnymi i potokowymi larwami owadów a ich ofiarami nie wydają się tak wielkie, jak w pelagialu. Względna aktywność lokomotoryczna drapieżników i ich ofiar jest czynnikiem odpowiedzialnym za selekcjonowanie

Ryc. 1. Zmiany wybiórczości pokarmowej ryb planktonożernych względem ofiar o różnej wielkości ciała w modelu ZARETA (1980, linia przerywana) i stwierdzone w naturze u ryb przez PREJSA i współaut. (1990, linia ciągła). Podwójną linią zaznaczono graniczną wielkość ofiar, równą około 60% średnicy otworu gębowego ryby.

ofiar, zwłaszcza przez drapieżniki mogące odżywiać się skutecznie zarówno w bierny, jak i aktywny sposób. Poza tym, nawet wśród ryb odżywiających się małymi cząstkami pokarmu występują gatunki nie limitowane wielkością otworu gębowego (SHMITT i HOLBROOK 1984).

Ryc. 2. Zależność częstości spotkań (F) pomiędzy drapieżnikiem i ofiarą od ich łącznej aktywności lokomotorycznej (suma aktywności drapieżnika i ofiary, wyrażonej np. w $m \cdot h^{-1}$). Nie jest ważne czy ruchliwy jest drapieżnik czy ofiara czy też zarówno drapieżnik jak i ofiara. Wzrost łącznej aktywności powyżej A nie spowoduje już dalszego wzrostu częstości spotkań i racji pokarmowej. Niska racja pokarmowa drapieżnika, wynikająca z niskiej częstości spotkań jest efektem niskiej aktywności lokomotorycznej równocześnie ofiar i drapieżnika.

Wielkość racji pokarmowej drapieżnika polującego na wiele różnorodnych rodzajów ofiar, wydaje się dobrze przybliżona przez tak zwaną częstość spotkań (ang. encounter rate) ofiar przez drapieżnika, a ta zależna jest od względnego zagęszczenia (Ryc. 2) i względnego tempa przemieszczania się ofiar i drapieżników (Ryc. 3). Uwzględnić tu należy jednak także dodatkowe efe-



Ryc. 3. Zależność częstości, z jaką mało aktywny drapieżnik napotyka ofiary (F) od ich względnego zagęszczenia w środowisku (różnica pomiędzy zagęszczeniem drapieżników i ofiar). Wielkość sukcesu łowieckiego drapieżnika jest oczywiście, przy niskich zagęszczeniach ofiar, silnie uzależniona od wielkości jego arealu łowieckiego (—mały, ---duży). Jeśli jest on mały to częściej dochodzić może do lokalnego wyczerpywania zasobów pokarmowych.

nty (np. tzw. efekt konfuzji), polegające na zmniejszonej skuteczności drapieżnika podczas polowania, gdy ofiar wokół niego jest bardzo

dużo, są one bardzo ruchliwe lub bardzo różnorodne (poszczególne ofiary wymagają stosowania różnych metod łowieckich).

OPTYMALIZACJA ZACHOWAŃ POKARMOWYCH

Teoria optymalnego odżywiania się (ang. optimal foraging theory, OFT) to koncepcja będąca podstawą do większości współczesnych rozważań na temat ekologii odżywiania się zwierząt (STEPHENS i KREBS 1986). Postuluje ona, że drapieżniki optymalizują jakość i sposób zdobywania pokarmu, aby osiągnąć z niego maksimum korzyści energetycznych przy minimum kosztów związanych z jego zdobyciem. Oczywiście teoria ta, tak jak wszystkie modele procesów optymalizacyjnych obejmujących tylko poszczególne fragmenty niszy ekologicznej organizmu, jest uproszczeniem i nie powinna być traktowana jako ogólne prawo funkcjonowania organizmów. Proces optymalizacji zdobywania pokarmu to tylko jeden z elementów procesu optymalizacji gospodarowania energią przez organizm, który z kolei stanowi tylko jeden z elementów składających się na „dostosowanie” (ang. fitness). Zwierzę traktować można jak materialny efekt działania genów, które to działanie jest w istocie wynikiem optymalizacji procesu propagacji kopii tych genów w czasie. Tak więc, jeśli zbliżanie się do optimum jakiegokolwiek przejawu funkcjonowania zwierzęcia, także odżywiania się, stoi w sprzeczności z procesem maksymalizacji propagowania genów osobnika, to osobnik, będący nosicielem takich „skłonności”, stał będzie, w porównaniu z innymi, na straconej pozycji. Przyroda zna wiele przykładów zachowań zwierząt wodnych stojących w jaskrawej sprzeczności z OFT, choć nie z procesem maksymalizacji dostosowania. Wiele gatunków ryb łososiowatych i karpiovatych niemal całkowicie zaprzestaje odżywiania się w okresie tarła, mimo ogromnych i długotrwałych kosztów energetycznych. Samice pluskwiaków z rodzaju *Sigara* w pewnym wieku zaczynają odżywiać się glonami — pokarmem słabo przyswajalnym i znacznie mniej odżywczym niż liczne w środowisku skorupiaki, stanowiące pokarm samców. Rozwój jaj w organizmie pluskwiaka wymaga jednak obecności pewnych substancji (witamin), które obecne są w glonach; przy ich braku samice zjadają roślinożerne larwy jętek czerpiąc witaminy z ich przewodów pokarmowych. Analiza przewodów pokarmowych drapieżników polujących z zasadzki, na przykład larw ważek i innych owadów, wskazuje na ogromną różnorodność pokarmu. Jest to pokarm niezwykle zróżnicowany zarówno pod

względem przynależności taksonomicznej i trybu życia ofiar, ale także, co szczególnie ważne z punktu widzenia OFT, ze względu na ich wielkość, a więc i zyski energetyczne drapieżnika czerpane z pojedynczej ofiary. Obecność w żołądku takiego skrajnie generalistycznego drapieżnika obok siebie ofiar skrajnie różniących się wielkością, wartością odżywczą (np. ze względu na udział chityny w ciele) i aktywnością lokomotoryczną, świadczy o praktycznym braku wybiórczości w zdobywaniu pokarmu (KOPERSKI 1998 c).

W takich sytuacjach trudno więc mówić o optymalizacji odżywiania się w znaczeniu używanym w teoretycznych podstawach OFT. Można stwierdzić, że liczne drapieżniki (obok larw ważek także na przykład niektóre larwy chrząszczy i ochotkowatych, grzbietopławki, pijawki, średniej wielkości ryby karpiowate) optymalizują swoje zachowania pokarmowe poprzez brak preferencji w wyborze ofiar — polują na niemal każdą dostępną ofiarę, co należy rozumieć również tak, że nie rezygnują one ze schwytania żadnej ofiary, także tej bardzo mało opłacalnej. Na podstawie empirycznych modeli, stworzonych do opisu zależności racji pokarmowej lądowych pajaków sieciowych od wielkości sieci łownych, powstał częściowo alternatywny do OFT model znany jako „teoria wystarczającej diety” (WARD 1993). Według niej ważniejsza dla niektórych zwierząt wydaje się, w uproszczeniu, wartość netto zysków energetycznych z polowania, niż stosunek zysków do nakładów, co przynosi efekt w postaci obserwowanego braku maksymalizowania wielkości zdobyczy powyżej pewnego poziomu. Model ten wydaje się przynajmniej częściowo możliwy do zastosowania jako opis intensywności odżywiania się wodnych drapieżników polujących z zasadzki w bardzo nieaktywny sposób, zwłaszcza przy użyciu pułapek. Nowe próby definiowania optymalizacji w odżywianiu się konsumentów postulują traktowanie wyboru dokonywanego przez zwierzę przy zdobywaniu pokarmu, jako przejawu maksymalizacji dostosowania (ALCOCK 1993), a nie optymalizacji zysków energetycznych, ale to, z formalnego punktu widzenia, wydaje się podejściem tautologicznym.

Wydaje się, że każda, stosowana przez jakiegokolwiek drapieżne zwierzę wodne metoda polowania jest pierwotnie wynikiem optymalizacji

stopnia aktywności lokomotorycznej. U niektórych zwierząt wybór takiej optymalnej strategii został utrwalony ewolucyjnie (np. u szczupaków i okoni), inne zwierzęta (np. litoralne owady) nieustannie „podejmują decyzje” o wyborze aktywnego lub biernego sposobu polowania kierując się sygnałami odbieranymi ze środowiska. Powszechność tego typu zachowań w środowisku wodnym skłania do dalszych poszuki-

wań ich przejawów, zwłaszcza w środowiskach przybrzeżnych, których mieszkańcy znani są ze szczególnie różnorodnych sposobów zdobywania pokarmu.

Serdecznie dziękuję Joannie Pijanowskiej, Andrzejowi Kołodziejczykowi, Profesorowi Andrzejowi Prejsowi i Jarkowi Słoniowi za pomoc w stworzeniu tego artykułu.

FORAGING STRATEGIES OF FRESHWATER PREDATORS

Summary

In catching prey, the aquatic predators can either rely on high or on low motion activity. They search for their prey actively or wait for it passively (the so called „sit-and-wait” strategy). These two basic types of foraging behaviour are referred to as strategies. Foraging behaviour of freshwater predators can be modified depending on environmental conditions. Ontogenetic changes in prey selectivity — from small plankton animals to large sedentary ones — are typical for freshwater carnivores. This process is commonly correlated with changes in foraging behaviour and in preferred habitats and is often described as ontogenetic

niche shift. Zarets historical classification of freshwater predators either to gape-limited or size-structured ones, though it formed the foundations of many important ideas and assumptions on predator-prey interactions in open water ecosystems, seems to be too simplified to explain the functioning of non-pelagic communities. Namely, many inshore predators (e.g. larval dragonflies, caddis and midges, bugs, leeches, triclads and medium-sized cypriids) optimize their diet in a different way, *via* the lack of feeding preferences.

LITERATURA

- ALCOCK J., 1993. *Animal Behavior. An evolutionary approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- BERG M., 1995. *Larval food and feeding behaviour* [W:] *Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.), CHAPMAN & Hall, London.
- BLINN D. W., PINNEY C., WAGNER V., 1986. *Intraspecific discrimination of amphipod prey by a freshwater leech through mechanoreception*. *Can. J. Zool.* 66, 427–430.
- CASH K. J., WRONA F. J., SCRIMGEOUR G. J., 1995. *The effects of group size on per capita ingestion in flatworms*. *Freshwat. Biol.* 34, 477–483.
- DIXON S. M., BAKER R. L., 1988. *Effects of size on predation risk, behavioural response to fish, and cost of reduced feeding in larval Ischnura verticalis (Coenagrionidae: Odonata)*. *Oecologia* 76, 200–205.
- DODSON S. I., CROWLEY T. A., PECKARSKY B. L., KATS L. B., COVICH A. P., CULP J. M., 1994. *Non-visual communication in freshwater benthos: an overview*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13, 268–282.
- JACHNER A., JANECKI T., 1998. *Feeding and growth response of roach, Rutilus rutilus, to alarm substance*. *Env. Biol. Fishes*, 54, 433–437.
- JACKSON R. R., WALLS E. I., 1998. *Predatory and scavenging behaviour of Microvelia macgregori (Hemiptera: Veliidae), a water-surface bug from New Zealand*. *New Zealand J. Zool.*, 25, 23–28.
- KALINOWSKA A., PIJANOWSKA J., 1987. *Jak się nie dać zjeść? Żywy pokarm w kontrataku*. *Wiad. Ekol.* 33, 3–20.
- KOPERSKI P., 1997. *Changes in feeding behaviour of the larvae of the damselfly Enallagma cyathigerum in response to stimuli from predators*. *Ecol. Entomol.* 22, 167–175.
- KOPERSKI P., 1998 a. *Feeding in epiphytic, carnivorous insects: resource partitioning and the avoidance of intra-guild predation*. *Arch. Hydrobiol.* 142, 467–483.
- KOPERSKI P., 1998 b. *Predator-prey interactions between larval damselflies and mining larvae of Glyptotendipes gripekoveni (Chironomidae): reduction in feeding activity as an induced defence*. *Freshwat. Biol.* 39, 317–324.
- KOPERSKI P., 1998 c. *Co jedzą drapieżne owady litoralne?* *Wiad. Ekol.* 44, 95–139.
- KOSTECKA J., 1991. *Uwagi o odżywianiu się pijawki Trocheta bykowskii (Gedr.)*. *Przegl. Zool.* 35, 271–272.
- PREJS A., LEWANDOWSKI K., STAŃCZYKOWSKA-PIOTROWSKA A., 1990. *Size-selective predation by roach (Rutilus rutilus) on zebra mussel (Dreissena polymorpha): field studies*. *Oecologia* 83, 378–384.
- SAVAGE A. A., 1989. *Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera*. Freshwater Biological Association, The Ferry House.
- SHMITT R. J., HOLBROOK S. J., 1984. *Gape-limitation, foraging tactics and prey size selectivity of two microcarnivorous species of fish*. *Oecologia*, 63, 6–12.
- STEPHENS D. W., KREBS J. R., 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- WARREN P. H., LAWTON J. H., 1987. *Invertebrate predator-prey body size relationships: an explanation for upper triangular food webs and patterns in food web structure?* *Oecologia*, 74, 231–235.
- WARD D., 1993. *Foraging theory, like all other fields of science needs multiple working hypotheses*. *Oikos* 67, 376–378.
- ZARET J., 1980. *Predation and freshwater communities*. Yale University Press, New Haven.