

JAROSŁAW SŁOŃ

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

NAJEŚĆ SIĘ I PRZEŻYĆ — JAK TO ROBIĄ MŁODE RYBY?

WSTĘP

Dla młodych ryb nieprzerwany dostęp do pokarmu jest sprawą życia i śmierci. Już nawet częściowe niedożywienie powoduje ogromną śmiertelność narybku (JACHNER 1988). Jednak podjęcie żerowania ekspozuje na niebezpieczeństwo ataku ze strony wielu wydajnie polujących drapieżców. Z drugiej strony unikanie ryzyka upośledza żerowanie. W tych warunkach życie młodej ryby wydaje się wyjątkowo trudne. Potwierdza to bardzo duża śmiertelność

młodocianych stadiów większości gatunków ryb. Jak zatem radzą sobie te, które ten trudny okres przeżywają?

Zdecydowana większość ryb w naszych jeziorach należy do kilku gatunków osiągających duże liczebności (m. in. stynka, płoć, leszcz, okoń) (BRYLIŃSKA 1991) i do nich ograniczę rozważania na temat podejmowanych strategii przetrwania.

ŻYCIE W LITORALU

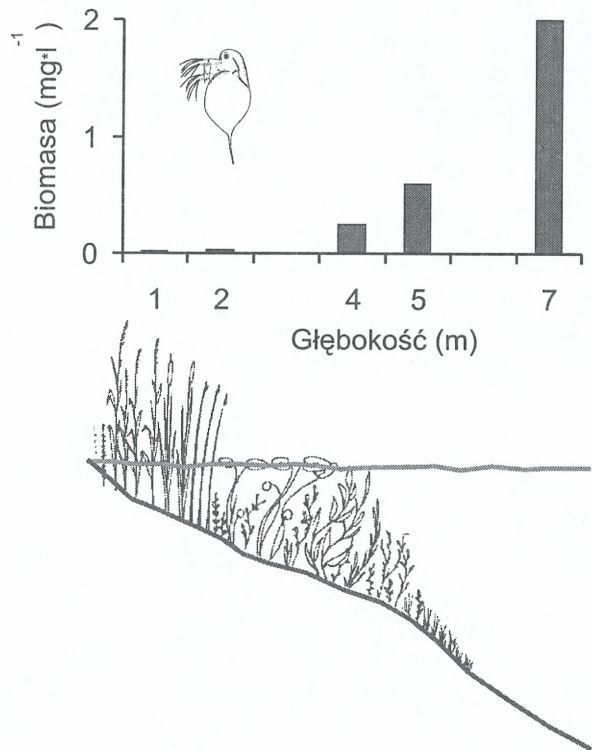
Niemal wszystkie gatunki ryb tarło odbywają w płytkiej wodzie w sąsiedztwie brzegów jeziora. Środowisko litoralu (czyli przybrzeżna, płytka, zwykle porośnięta roślinnością strefa jeziora) oferuje bowiem bardzo korzystne warunki dla rozwoju jaj i najmłodszego narybku – stosunkowo wysoka temperatura, duże ilości rozpuszczonego tlenu, obecność trwałego podłoża dającego możliwość przytwierdzenia jaj, a dzięki temu pozostawienia ich w wybranym, odpowiednim do rozwoju, miejscu. Ponadto niewiele większych zwierząt, mogących stanowić zagrożenie dla jaj i narybku, podejmuje ryzyko żerowania w płytkiej wodzie, w związku z czym dla młodych ryb gęstwina wodnych roślin jest doskonałą kryjówką przed drapieżnikami. Większość ryb charakteryzuje się wielką płodnością, jedna samica składa bowiem kilkanaście tysięcy, a nierzadko nawet ponad milion jaj. Zważywszy, że wiele gatunków odbywa tarło w podobnym czasie, całkowita liczba młodych ryb w litoralu bywa ogromna (BRYLIŃSKA 1991).

Kilkanaście dni po wykluciu się z jaj narybek zaczyna się samodzielnie odżywiać. Początkowo zawiesiną i najdrobniejszymi zwierzętami planktonowymi, potem wraz ze wzrostem rozmiarów ciała — coraz większymi organizmami. Środowisko litoralu może wydawać się niezmiernie bogate w pokarm. Żyje tu ogromna liczba gatunków zwierząt, z których część osiąga duże liczebności, jest też zwykle bardzo duża biomasa żywych roślin. Jednak pokarm roślinny jest bardzo trudno przyswajalny i wykorzystują go tylko ryby dorosłe i to niektórych gatunków (NIEDERHOLZER, HOFER 1980, PREJS 1984).

W przeciwieństwie do roślin, pokarm zwierzęcy jest łatwo przyswajalny, o odpowiednich proporcjach aminokwasów i zawartości mikroelementów oraz kaloryczny. HOFER i współaut. (1985) wykazali, że przyrost masy ciała ryb karmionych larwami owadów jest czternastokrotnie wyższy niż ryb karmionych pokarmem roślinnym. Jednak tego typu pokarm jest dla

młodych ryb w znacznej części niedostępny. Limituje je wielkość otworu gębowego — ofiary większe niż 60% jego średnicy są zbyt trudne do połknięcia (patrz artykuł KOPERSKIEGO w tym numerze KOSMOSU). Również siła potrzebna na przykład do skruszenia muszli małża czy szybkość potrzebna do dogonienia ofiary są funkcją wielkości ryby. Ponadto ogromna większość potencjalnych ofiar — zwierząt żyjących w litoralu — wykształciła skuteczne mechanizmy obronne, życie spędzając w miejscach dla młodych ryb trudno dostępnych (we wnętrzu roślin wodnych lub w osadach dennych), lub też ukrywając się w ciągu dnia i opuszczając kryjówki tylko pod osłoną nocy (pełniejszy przegląd mechanizmów obronnych zwierząt litoralnych znaleźć można w tym numerze KOSMOSU w artykule RUTKOWSKIEGO).

I choć starsze osobniki wielu gatunków mogą znaleźć w strefie przybrzeżnej obfitość pożywienia, dla wielu gatunków w pierwszym i częściowo w następnym roku życia, typowo litoralny pokarm jest prawie niedostępny. Natomiast nawet dla bardzo młodych ryb, łatwe do schwytania, połknięcia i strawienia są prawie wszystkie zwierzęta planktonowe. Z licznych prac (m.in. BOIKOVA 1986, GAUTHIER i BOISCLAIR 1996) wynika, że biomasa zooplanktonu wzrasta wraz z oddalaniem się od brzegów jeziora, a w strefie przybrzeżnej organizmy te są zwykle nieliczne (Ryc. 1). Część zwierząt planktonowych unika bowiem bliskości brzegów (SIEBECK 1969, RINGELBERG 1969), czy to na skutek konkurencji o pokarm z filtratorami litoralnymi (larwami owadów, małżami), czy też niebezpieczeństwa, między innymi właśnie ze strony ryb. GLIWICZ i RYKOWSKA (1992) wykazali, że niskie liczebności planktonu w pobliżu brzegów mogą stanowić bezpośredni efekt żerowania tych ryb.



Ryc. 1. Zmiany biomasy zooplanktonu skorupiakowego wraz z głębokością (i odległością od brzegu). Widoczne bardzo niskie wartości biomasy wśród roślinności i wyraźny wzrost na granicy litoralu i pelagialu (według BOIKOVEJ 1986, zmienione).

Wreszcie objętość wód litoralnych jest zwykle niewielka wobec objętości całego jeziora. W związku z tym ogromna liczba młodych ryb może w strefie litoralnej znaleźć stosunkowo mało potencjalnych ofiar.

ŻYCIE W PELAGIALU

Strefa otwartej wody zwana pelagialem to odmienne środowisko życia. Latem wody głębszych jezior na skutek stratyfikacji termicznej dzielą się na dwie nie mieszające się strefy, rozdzielone warstwą skoku termicznego. Wody w przypowierzchniowej strefie zwane epilimnionem — są ciepłe, prześwietlone, dobrze natlenione i zasobne w pokarm dla zwierząt planktonowych. Leżące głębiej zimne wody hypolimnionu są ciemne, ubogie i często zawierają mało tlenu (więcej o warunkach życia w strefie otwartej wody można dowiedzieć się z artykułu GLIWICZA w tym numerze KOSMOSU). Spośród nie drapieżnych zwierząt planktonowych nawet największe są łatwe do połknięcia dla ryb. Po-

nieważ zbyt małe ofiary trudno jest dostrzec, a ponadto im większa zdobycz tym większy zysk energetyczny — bardziej narażone na atak ryb są większe zwierzęta planktonowe (BROOKS i DODSON 1965, GERKING 1994). Przed posługującymi się wzrokiem rybami chronią się spędzając dzień w ciemnych głębiach hypolimnionu, na noc podpływając ku powierzchni, by zaspokoić potrzeby pokarmowe i przyspieszyć metabolizm w zasobnym i ciepłym epilimnionie (więcej o dobowych migracjach zooplanktonu w artykule DAWIDOWICZA w tym numerze KOSMOSU). Dzięki temu nocą przypowierzchniowe wody pelagialu obfitują w bardzo dobry dla młodych ryb pokarm. Natomiast w dzień, ryb nie ma tam

prawie wcale — w tym czasie jest to bowiem strefa nie tylko uboga w pokarm, ale też pozbawiona wszelkich kryjówek i bacznie patrolowana przez drapieżniki, zarówno przez duże ryby drapieżne (przeważnie okonia), jak i przez rybożerne ptaki — rybitwy, perkozy, kormorany. Zagrożenie ze strony ptaków, nawet nielicznych, jest bardzo duże, zważywszy ich wielkie zapotrzebowanie pokarmowe. Ich presja jest tym większa, że dzięki swej mobilności, patrolują ogromne obszary (WINFIELD 1990, GLIWICZ i JACHNER 1992).

Jedynie starsze osobniki uklei, drobnej ryby planktonożerne, spędzają część dnia w wodach przypowierzchniowych pelagialu. Nawet one trzymają się okolic niezbyt oddalonych od brzegu, często szukając schronienia w litoralu. Dietę złożoną z małych zwierząt planktonowych (obecnych w epilimnionie również za dnia) uzupełniają pokarmem opadłym na powierzchnię wody, głównie owadami.

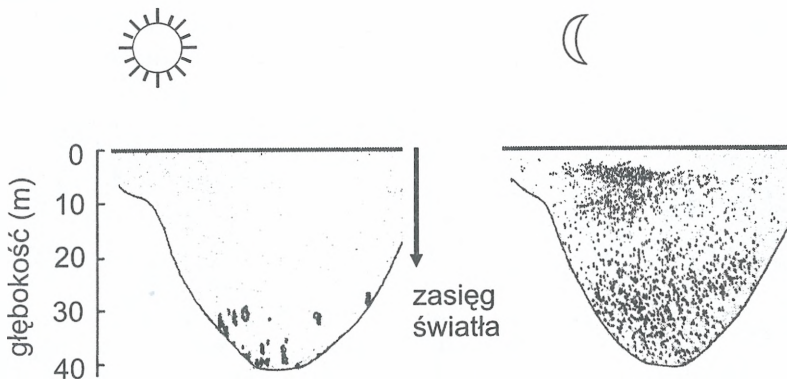
A zatem jakie jest rozwiązanie dylematu: pozostać w bezpiecznym gąszczu roślinności litoralnej gdzie zagraża głód, czy ryzykować śmierć żyjąc w powierzchniowych wodach pelagialu? Pierwsze rozwiązanie wybrał szczupak pozostając na stałe w wodach przybrzeżnych. Jest to możliwe dzięki bardzo wczesnemu (już po paru tygodniach) przestawianiu się na odżywianie innymi młodymi rybami, a takiego pokarmu w litoralu oczywiście nie brakuje. Wykazano (KELSO i WARD 1977, WERNER i HALL 1988), że niektóre gatunki planktonożerne (m. in. okoń) nie opuszczają litoralu do czasu osiągnięcia wielkości ciała czyniącej z nich ofiarę zbyt trudną do upolowania dla dominującego drapieżcy. Żerując wyłącznie w litoralu, rosną powoli. Gdy przekroczą krytyczną wielkość (różną w jeziorach o różnej presji drapieżników), przenoszą się na stałe do pelagialu, gdzie rosną znacznie szybciej, odżywiając się odpowiedniejszym pokarmem. Jak radzą sobie pozostałe gatunki ryb?

DOBOWE MIGRACJE RYB

Gdy jedno środowisko oferuje pokarm, a drugie bezpieczeństwo, rozwiązaniem mogą być okresowe zmiany środowiska życia. Część ryb określanych mianem pelagicznych (stynka, sielawa, sieja), bardzo wcześnie na stałe przenosi się do strefy otwartej wody, bezpieczne schronienie na czas dnia znajdując w głęboko w hypolimnionie. Panująca tam ciemność, niewielkie ilości tlenu i zimno stwarzają warunki dla zdobywania pokarmu jeszcze trudniejsze niż w litoralu. Ryby zbijają się w zwarte ławice

MARCHANT i współaut. 1994) oraz kilku innych gatunków (leszcz, wzdregę, okonia, ukleja) w dzień kryjące się w płytkich, ubogich w pokarm wodach przybrzeżnych, wieczorem — kiedy tylko zmrok uczyni je niedostrzegalnymi dla drapieżników — podążają w kierunku otwartej wody w poszukiwaniu pokarmu. Podejmowanie przez ryby wieczornych wypraw ku środkowi jeziora i powrót do litoralu nad ranem było sygnalizowane przez różnych autorów stosujących zarówno metodę bezpośredniej obserwacji

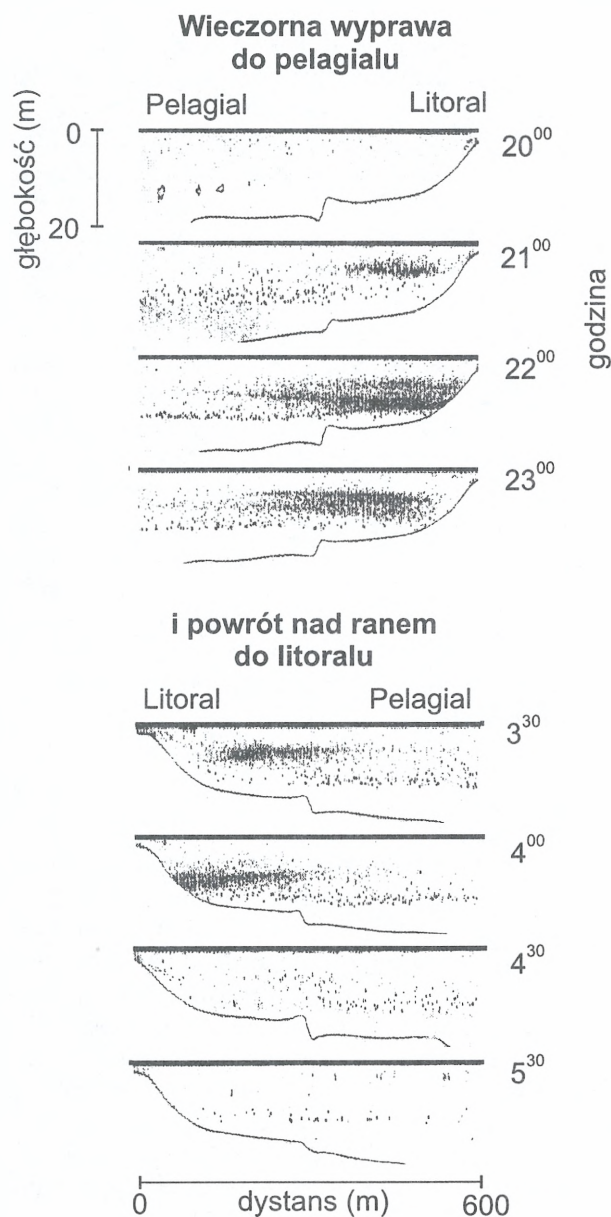
Ryc. 2. Migracje pionowe typowej ryby pelagicznej — stynki.



a) Dzień ryby spędzają na dużej głębokości w silnie zwartych ławicach. Nocą rozproszone żerują blisko powierzchni, lub pozostają w hypolimnionie. W epilimnionie za dnia ich nie ma. W ten sposób migrują stynki we wszystkich stadiach wiekowych. Pionowa strzałka pokazuje głębokość do której dociera światło o natężeniu 1 lux. Nocą w całym słupie wody natężenie światła jest niższe od tej wartości (według GLIWICZA i JACHNER 1992, zmienione).

w zasadzie nie podejmując prób żerowania. Nocą wraz z zapadaniem ciemności podpływają wyżej, rozpraszają się w różnych kierunkach, by polować na zwierzęta planktonowe. Nad ranem powracają do hypolimnionu (GLIWICZ, JACHNER 1992) (Ryc. 2). Podobnie, młode osobniki gatunków litoralnych, głównie płoci (REYES-

przez nurków (EMERY 1973), połowy sieciami w różnych strefach jeziora (WURTSBAUGH i LI 1985) jak i echosondowanie (BOHL 1980, GLIWICZ, JACHNER 1992, COMEAU i BOISCLAIR 1998, GAUDREAU, BOISCLAIR 1998) (Ryc. 3 i 4). JAMET i współaut. (1990) zaobserwowali również zmieniające się w podobnym cyklu wypełnienie prze-



Ryc. 3. Dobowe zmiany rozmieszczenia ryb w jeziorze Roś.

Za dnia młode ryby litoralne (płoc okoi i ukleja) chronią się w strefie przybrzeżnej. W górnych warstwach pelagialu niemal ich nie ma. Nocą opuszczają kryjówki, oddalają się od litoralu i rozpraszają w epilimnionie, by żerować. Widoczna również stynka — wieczorem w zwartych ławicach na głębokości powyżej 10 m, nocą rozprasza się i przemieszcza do epilimnionu. Nad ranem sekwencja zmian jest odwrotna (według GLIWICZA i JACHNER 1992, zmienione).

wodów pokarmowych młodych ryb, niemal zerowe w ciągu dnia, rosnące w nocy, z maksymalną wczesną nocą i nad ranem.

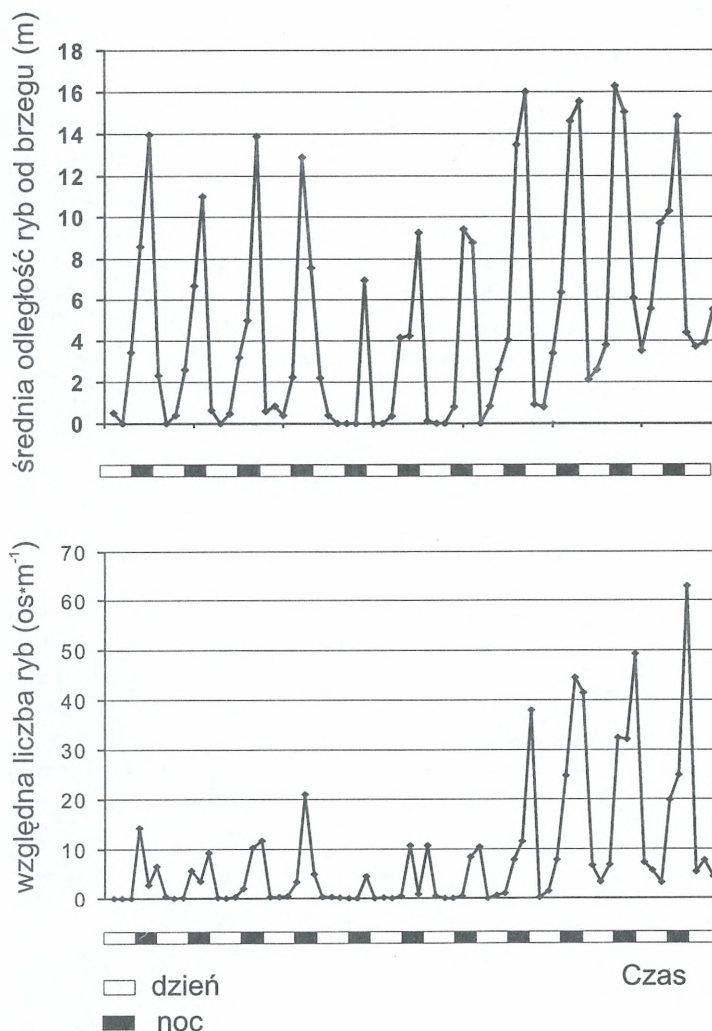
Ryba, która podejmuje wędrówkę zbyt późno, napotyka pokarm nie tylko już przerzedzony przez inne osobniki, ale ma też utrudnione polowanie na skutek zapadających ciemności. Natomiast zbyt wczesne opuszczenie kryjówki grozi śmiercią ze strony drapieżników,

zarówno tych żerujących w pelagialu, jak też i tych czyhających na granicy roślinności przybrzeżnej — na przykład szczupaka czy czapli, wyspecjalizowanych w polowaniu na ryby podejmujące wyprawy z litoralu. Nad ranem sytuacja jest podobna: kto zostaje dłużej, więcej zjada, ale i więcej ryzykuje. Najmniejsze ryzyko, ale i mniejszą konsumpcję, co za tym idzie, przyrost wielkości ciała niesie za sobą pozostawanie na stałe w litoralu (GAUTHIER i BOISCLAIR 1996).

Swobodne żerowanie ryby planktonożernej możliwe jest między dwoma granicznymi wartościami natężenia światła — z jednej strony minimalnym, niezbędnym by coś widzieć, z drugiej maksymalnym, dającym poczucie bezpieczeństwa, przy którym dostrzeżenie przez drapieżnika jest jeszcze mało prawdopodobne (JACHNER 1995a). Na pierwszą wartość ma wpływ widzialność ofiar i wzrok ryby (O'BRIEN 1987). Na drugą maksymalną wartość natężenia światła, przy którym ryba nie boi się poszukiwać pokarmu, bardzo istotny wpływ ma stopień zagrożenia ze strony drapieżcy. Bezpieczne w nieobecności drapieżnika, ryby podejmują żerowanie nawet w pełnym dziennym oświetleniu. Jednak po odebraniu sygnału o zagrożeniu podejmują próby żerowania dopiero po zapadnięciu ciemności. Obecność drapieżcy rozpoznawana może być wzrokowo lub przez percepcję sygnałów chemicznych (artykuł JACHNER w tym numerze KOSMOSU).

Również mętność wody ma istotne znaczenie, wpływając na miąższość warstwy w której możliwe jest żerowanie (BOHL 1980) (Ryc. 5). Wraz ze spadkiem natężenia światła warstwa ta przesuwa się ku powierzchni, zaś jej grubość zmniejsza się. Ponieważ drapieżne ryby i ptaki lokalizują swe ofiary z dystansu około kilku metrów, w wodzie bardzo mętnej mają z tym trudności, nawet przy pełnym oświetleniu. Ryby planktonożerne mogą czuć się wtedy względnie bezpiecznie. Natomiast lokalizowanie zwierząt planktonowych, wielkości około milimetra, odbywa się z niewielkich odległości (rzędu centymetrów); wówczas nawet znaczna mętność nie zmniejsza przy dobrym oświetleniu efektywności żerowania (MINER i STEIN 1993). W mętnych jeziorach ryby mogą odżywiać się w pelagialu w ciągu dnia.

Podstawowym zyskiem z wypraw do pelagialu jest prawdopodobnie możliwość zdobycia większej ilości pokarmu o zmierzchu i świcie. Migracje mogą przynosić jeszcze inne korzyści. Dla ryb pelagicznych w dzień przebywających w zimnych wodach, często o niskiej zawartości tlenu, nocne przemieszczenie do warstw ciepłych i dobrze natlenionych może być okazją do



Ryc. 4 Poziome migracje dobowe ryb litoralnych w Jeziorze Croche (pow. 4 ha, Quebec, Kanada). Nocą wzrasta liczba ryb poza roślinnością, oraz dystans dzielący je od litoralu (według COMEAU i BOISCLAIR 1998, zmienione).

podniesienia tempa metabolizmu, a zatem i szybszego wzrostu, o ile ryba jest najedzona. Odwrotnie w przypadku ryb litoralnych, dzień spędzających w ciepłe płytkich, przybrzeżnych wód powierzchniowych: migracja do pelagialu daje im możliwość obniżenia tempa metabolizmu w chłodniejszej wodzie na większej głębokości. Mogłaby to być cenna oszczędność energii dla ryby głodującej (CAULTON 1978). Jednak ryby karpowate, do których należą prawie wszystkie gatunki litoralne, to gatunki ciepłolubne, unikające niskiej temperatury, stąd tego typu zachowanie jest mało prawdopodobne. Ponieważ nocą w litoralu gęsto porośniętym roślinnością, na skutek intensywnej respiracji mogą powstawać krótkotrwałe deficyty tlenowe, migracje mogą być również ucieczką do lepiej natlenionych wód pelagicznych. W takiej sytuacji wystarczająca byłaby migracja o bardzo niedużym zasięgu.

Koszty migracji to między innymi wydatek energii potrzebnej do przepłynięcia całego dystansu wędrówki. Wydaje się, że jest to nakład stosunkowo niewielki. Niewątpliwie ważniejszym czynnikiem jest wspomniane wcześniej

ryzyko ze strony drapieżników (m.in. szczupaka i czapli) oczekujących na granicy litoralu na ryby podejmujące migracje. Gdy presja takich drapieżników (np. w jeziorach o dużej obsadzie szczupaka) jest duża, zaś nie ma polujących w pelagialu ptaków (perkozy, kormorany, rybitwy), to całkiem możliwe, że pozostawanie przez całą dobę w pelagialu stanowi dla młodych ryb mniejsze ryzyko. Zapewne również w warunkach bardzo silnej presji różnych drapieżników młode ryby całą dobę spędzać mogą w litoralu. Na takie wstrzymywanie migracji na pewien okres, gdy ryby dostrzegają lub chemicznie wyczuwają niebezpieczeństwo ze strony drapieżnika, wskazują wyniki eksperymentów laboratoryjnych (JACHNER 1995b). Wydaje się jednak, że dopóki rosnąca ryba nie uzyska możliwości odżywiania się pokarmem innym niż zooplankton, będzie na ogół ryzyko migracji podejmować. Tym bardziej, że młode osobniki, przeznaczając wszystkie pozyskiwane zasoby na wzrost, nie mają zgromadzonych zapasów energetycznych pozwalających na długie okresy głodu (artykuł JACHNER w tym numerze KOSMOSU). Behavior dobowych migracji powinien być zatem dość

powszechny, a konsekwencją opisanych wędrówek może być silna presja ryb na zooplankton

pelagiczny, nawet gdy za dnia ryb w pelagialu nie ma.

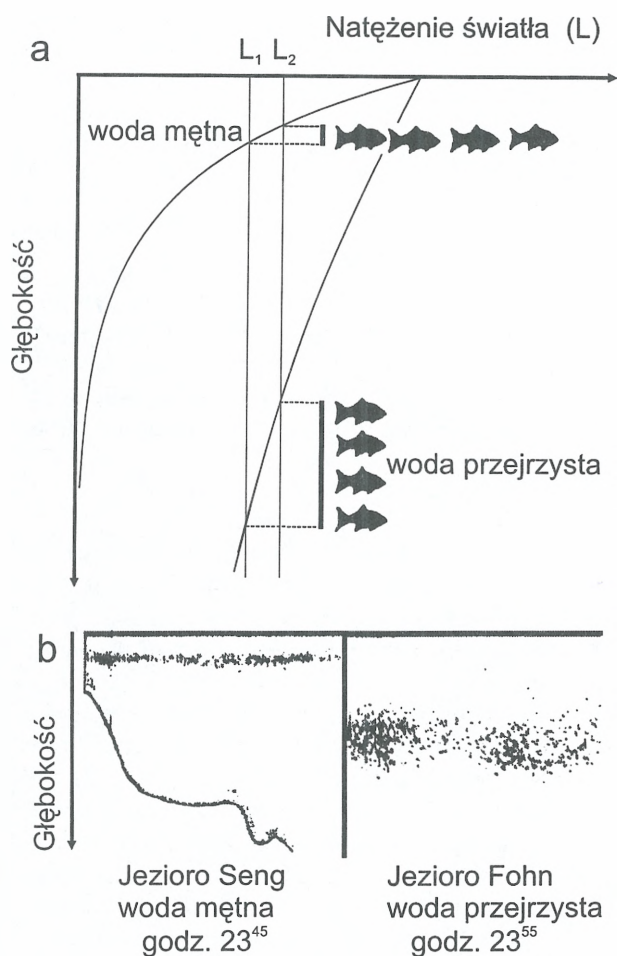
NIE MIGROWAĆ?

W pewnych sytuacjach wspomniany dylemat między bezpieczeństwem a pokarmem traci na ostrości. Nie warto wtedy zapewne podejmować obarczonych ryzykiem migracji. Jest tak niewątpliwie w jeziorach płytkich, gdzie strefa litoralu obejmuje większość zbiornika i właściwego pelagialu prawie nie ma lub nie oferuje większej obfitości pokarmu. Również w odwrotnej sytuacji, gdy bardzo stromy stok jeziora prawie nie pozostawia miejsca na wykształcenie

roślinności i niemal nie ma strefy litoralnej, ryby zmuszone są do spędzania dnia w otwartej wodzie. Tworzą wówczas bardzo zagęszczone agregacje w dolnej strefie epilimnionu, nocą rozpraszając się dla podjęcia żerowania (GLIWICZ, materiały niepublikowane). Podobnie zachowywać mogą się ryby, gdy presja drapieżników polujących na granicy litoral — pelagial jest silniejsza niż w samym pelagialu. Również w jeziorach bardzo mętnych, gdzie planktonożerne ryby mogą czuć się względnie bezpiecznie w pelagialu w ciągu dnia, nie zachodzi konieczność podejmowania migracji.

Nie warto podejmować ryzyka nocnej wyprawy po pokarm w odwrotnej sytuacji — gdy ryzyko ze strony drapieżników w pelagialu jest bardzo duże. BRABRAND i FAAFENG (1994) opisali taką sytuację — w jeziorze gdzie płoć odbywała bardzo wyraźne migracje osiągając bardzo dużą liczebność nocą w epilimnionie. Zaprzaściła migracji po introdukcji sandacza, który potrafi polować nawet przy bardzo słabym oświetleniu. Zagęszczenie płoci nocą w pelagialu spadło z 15000 do 250 os/ha i były to niemal wyłącznie osobniki dorosłe, powyżej 15 cm długości, a zatem znacznie mniej narażone na atak sandacza. Po wprowadzeniu sandacza wzrosła też liczebność okonia polującego w płytkiej wodzie. Prawdopodobnie młoda płoć (wobec niedostatku pokarmu w bezpiecznej strefie roślinności i bardzo dużego ryzyka w pelagialu), podejmowała próby żerowania w bliskim sąsiedztwie kryjówek, gdzie stawała się łatwym łupem dla okonia.

Obok czynników „zewnętrznych”, takich jak morfometria jeziora czy ryzyko ze strony drapieżców, o podejmowaniu migracji dobowych decydują również pewne parametry osobnicze, w tym wiek ryb. O ile pionowe migracje dobowe są charakterystyczne dla wszystkich stadiów wiekowych ryb pelagicznych, odżywiających się planktonem przez całe życie, to horyzontalne wędrówki podejmują zapewne niemal wyłącznie ryby we wczesnych stadiach ontogenezy. Gdy rosące ryby uzyskują możliwość pobierania innych rodzajów pokarmu, rezygnują z ugania się za małymi zwierzętami planktonowymi, gdyż staje się to dla nich nieopłacalne. Dlatego starsze osobniki zwykle już nie migrują. Z licznych prac, między innymi PREJSA (1976), wiadomo że płoć począwszy od wieku 3–4 lat, zazwyczaj pozostaje na stałe w litoralu lub jego



Ryc. 5. Wpływ przejrzystości wody na rozmieszczenie ryb w trakcie żerowania.

a) Gdy przejrzystość wody jest znaczna, ryby żerują głębiej i w grubszej warstwie wody, przy tym samym natężeniu światła. L1 — minimalne natężenie światła niezbędne rybnom planktonożernym do dostrzeżenia zwierząt planktonowych, stanowiących ich pokarm; L2 — maksymalne natężenie światła, przy jakim ryby nie boją się żerować.

b) Przykładowe rozmieszczenie ryb w dwóch jeziorach różniących się przejrzystością wody, tego samego dnia i o tej samej godzinie (według BOHLA 1980, zmienione).

okolicy żywiąc się pokarmem dennym, głównie mięczakami których muszle potrafi już zganiać, larwami owadów oraz w pewnym stopniu również roślinami. Wzdrega odżywia się podobnie, choć udział pokarmu roślinnego w jej diecie jest większy. Leszcz, krap, lin i karaś oraz kilka innych gatunków żywią się głównie zwierzętami żyjącymi na roślinach i w osadach dennych. Okoń i sandacz polują w różnych rejonach jeziora na młode ryby, w tym również własnego gatunku. Jako duże drapieżniki mogą czuć się bezpiecznie za dnia w pelagialu. Ukleja pozostaje za dnia przy powierzchni w sąsiedztwie brzegów, uzupełniając dietę planktonową pokarmem z powierzchni wody.

Migracje dobowe młodych, odżywiających się zooplanktonem ryb są elastycznym, łatwym

do zmodyfikowania systemem obrony przed drapieżnikiem, dającym im jednocześnie możliwość zdobycia pokarmu. Dzięki swej skuteczności są prawdopodobnie bardzo rozpowszechnione, wśród wielu gatunków ryb i w wielu jeziorach, zwłaszcza w warunkach silnej presji drapieżców.

Za wiele wnikliwych uwag i pomoc w pracy nad tekstem bardzo dziękuję prof. Joannie Pijanowskiej, dr Pawłowi Koperskiemu, dr Annie Jachner i prof. Andrzejowi Prejsowi. Za ogromną i różnorodną pomoc w badaniach nad migracjami ryb dziękuję prof. Maciejowi Gliwiczowi.

TO EAT AND TO SURVIVE — HOW A YOUNG FISH DOES IT?

Summary

Most of freshwater fishes stay inshore at their early life stages. This zone creates a relatively safe refuge against visual predators but does not offer much food. Similarly, deep and dark hypolimnetic waters are safe but offer only scarce food resources. Surface waters of the pelagic zone are rich in food for young fish but offer no refuge against visual predators. Searching a refuge for the daytime in the relatively safe inshore or hypolimnetic waters and exploiting the abundant resources of the surface waters of the open zone in the night, when visually feeding predatory fish cease feeding because of deteriorating light conditions, seems to

be the ideal solution satisfying these two conflicting needs. Vertical diel migrations between epi- and hypolimnion are performed by obligate planktivores such as smelt (*Osmerus eperlanus*) and white fish (*Coregonus albula*). Horizontal migrations between littoral and pelagial zones are common in young cyprinid fishes, e. g. roach (*Rutilus rutilus*), bleak (*Alburnus alburnus*), rudd (*Scardinius erythrophthalmus*), bream (*Abramis brama*) and perch (*Perca fluviatilis*). Diel migrations of young fish, either horizontal or vertical, constitute an effective mechanism to avoid predators and to maximize feeding on abundant pelagic zooplankton.

LITERATURA

- BOHL E., 1980. *Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish*. Oecologia 44, 368–375.
- BOIKOVA O. S., 1986. *Horizontal distribution of crustaceans in Lake Glubokoe*. Hydrobiologia 141, 113–123.
- BRABRAND A., FAAFENG B., 1994. *Habitat shift in roach (Rutilus rutilus) induced by the introduction of pikeperch (Stizostedion lucioperca)*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, 2123.
- BROOKS J. L., DODSON S. I., 1965. *Predation, body size and composition of plankton*. Science 150, 28–35.
- BRYLIŃSKA M., (red.) 1991. *Ryby słodkowodne Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- CAULTON M. S., 1978. *The importance of habitat temperatures for growth in the tropical cichlid Tilapia rendalli Boulenger*. J. Fish Biol. 13, 99–112.
- COMEAU S., BOISCLAIR D., 1998. *Day-to-day variation in fish horizontal migration and its potential consequence on estimates of trophic interactions in lakes*. Fish Res. 35, 75–81.
- EMERY A. R., 1973. *Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario Lakes*. J. Fish. Res. Board Can. 30, 761–774.
- GAUDREAU N., BOISCLAIR D., 1998. *The influence of spatial heterogeneity on the study of fish horizontal daily migration*. Fish Res. 35, 65–73.
- GAUTHIER S., BOISCLAIR D., 1996. *The energetic implications of diel onshore-offshore migration by dace (Phoxinus phoxinus) in a small oligotrophic lake*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 54, 1996–2006.
- GERKING S. D., 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, San Diego.
- GLIWICZ Z. M., JACHNER A., 1992. *Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present?* Arch. Hydrobiol. 124, 385–410.
- GLIWICZ Z. M., RYKOWSKA A., 1992. *„Shore avoidance” in zooplankton: a predation induced behaviour or predation induced mortality?* J. Plankton Res. 14, 1331–1342.
- HOFER R., KREWEDL G., KOCH F., 1985. *An energy budget for an omnivorous cyprinid: Rutilus rutilus (L.)*. Hydrobiologia, 122, 53–59.
- JACHNER A., 1988. *Biomaniipulacja IV. Zagęszczenie i aktywność pokarmowa ryb planktonożernych*. Wiad. Ekol. 34, 143–163.
- JACHNER A., 1995a. *Chemically-induced habitat shifts in bleak (Alburnus alburnus L.)*. Arch. Hydrobiol. 133, 71–79.
- JACHNER A., 1995b. *Changes in feeding behavior of bleak (Alburnus alburnus L.) in response to visual and chemical stimuli from predators*. Arch. Hydrobiol. 133, 305–314.
- JAMET J. J., GRES P., LAIR N., LASSERRE G., 1990. *Diel feeding cycle of roach (Rutilus rutilus, L.) in eutrophic Lake Aydat (Massif Central, France)*. Arch. Hydrobiol. 118, 371–382.
- KELSO J. R., WARD F. J., 1977. *Unexploited percid population of West Blue Lake, Manitoba, and their interactions*. J. Fish. Res. Bd. Can. 34, 1655–1669.

- MINER J. G., STEIN A. R., 1993. *Interactive influence of turbidity and light on larval bluegill (*Lepomis macrochirus*) foraging*. Can J. Fish. Aquat. 50, 781–788.
- NIEDERHOZLER R., HOER R., 1980. *The feeding of roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.)* Ekol. Pol. 28, 45–49.
- O'BRIEN W. J., 1987. *Planktivory by freshwater fish: Trust and parry in the pelagia*. [W:] *Predation. Direct and indirect impacts on aquatic communities*, KERFOOT, W. C., SIH A. (Red.), University Press of New England, Hanover and London, 3–17.
- PREJS A., 1976. *Fishes and their feeding habits* [W:] *Selected problems of lake littoral ecology*, Pieczyńska E., (Red.), Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa, 155–171.
- PREJS A., 1984. *Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences*. Env. Biol. of Fishes 10, 281–296.
- REYES-MARCHANT P., TALEB H., LAIR N., 1994. *Relationship between predation and growth rates of fish fry (*Rutilus rutilus*) in the littoral zone of Lake Aydat (France)*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 25, 2153–2157.
- RINGELBERG J., 1969. *Spatial orientation of planktonic crustaceans. (2.) The swimming behaviour in a vertical plane*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 17, 841–847.
- SIEBECK O. 1969. *Spatial orientation of planktonic crustaceans. (1.) The swimming behaviour in a horizontal plane*. Verh. Internat. Verein. Limnol. 17, 831–840;
- WERNER E. E., HALL D. J., 1988. *Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off*. Ecology 69, 1352–1366.
- WINFIELD I. J., 1990. *Predation pressure from above: observations on the activities of piscivorous birds at a shallow eutrophic lake*. Hydrobiologia 191, 223–231.
- WURTSBAUGH W., LI H., 1985. *Diel migrations of zooplanktivorous fish (*Menidia beryllina*) in relation to the distribution of its prey in a large eutrophic lake*. Limnol. Oceanogr. 30, 565–576.