

ANDRZEJ KOŁODZIEJCZYK

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

DRYF BEZKRĘGOWCÓW A PRESJA DRAPIEŻNIKÓW

WSTĘP

Wody płynące, o różnej wielkości, od drobnych strumieni do potężnych rzek, są niezwykle zróżnicowane przestrzennie oraz zmienne w czasie i podlegają silnemu oddziaływaniu wielu czynników fizycznych, spośród których najważniejszą rolę odgrywa stały, jednokierunkowy ruch masy wodnej, przy czym warunki przepływu zmieniają się nieraz wielokrotnie w ciągu roku. Dodatkową cechą jest niezwykle „indywidualizm” poszczególnych cieków oraz to, że wody płynące są ekosystemami w wysokim stopniu „otwartymi”, heterotroficznymi (niekiedy nie uważanymi za samodzielne ekosystemy), gdyż zamieszkujące je organizmy czerpią, bezpośrednio lub pośrednio, przeważającą ilość potrzebnego im pokarmu z obszaru zlewni. To właśnie zróżnicowana ilość i rodzaj dopływającej do kolejnych odcinków cieku materii organicznej kształtuje charakter wielu zależności troficznych w ekosystemach wód płynących [por. koncepcja ciągłości rzeki (ang. river conti-

num concept) (VANNOTE i współaut. 1980) i grup funkcjonalnych konsumentów bezkręgowych (CUMMINGS 1973)].

W wodach płynących najliczniej występują przedstawiciele nektonu i bentosu (ściśle — zoobentosu); znaczenie tych ostatnich jest szczególnie istotne zwłaszcza w niewielkich ciekach. Natomiast, tak często przywoływany w kolejnych artykułach tego numeru KOSMOSU, plankton pojawia się dopiero w rzekach dostatecznie dużych i o małej prędkości przepływu, a jego skład i struktura dominacji zasadniczo odbiegają od obserwowanych w planktonie jeziornym. Nie oznacza to jednak, że toń wodna cieków, w tym nawet małych potoków, jest zupełnie pozbawiona zwierząt bezkręgowych, a wzajemne relacje pomiędzy organizmami dennymi, aktywnie pływającymi i biernie unoszonymi, czyli dryfującymi (syrton, fauna unoszona) są tyleż ekscytujące, co skomplikowane i trudno poddające się uogólnieniom.

DRYF ORGANIZMÓW W WODACH PŁYNĄCYCH

Pierwsze doniesienia o żywych i martwych organizmach bezkręgowych, zarówno wodnych (dennych), jak i lądowych, unoszonych w nurcie cieków pojawiły się stosunkowo niedawno, a okres intensywnych badań rozpoczęła dopiero praca BERNERA (1951). Wczesne badania nad fauną unoszoną dotyczyły głównie jej składu i ilości oraz wpływu na intensywność dryfu czynników chemicznych i fizycznych, głównie światła, a także znaczenia fauny unoszonej w kolonizacji nowych, oraz rekolonizacji zniszczonych odcinków cieków. Jednak już BERNER zwrócił uwagę, że fauna unoszona odgrywa ważną rolę

jako pokarm ryb — w piśmiennictwie często wymieniana jest jako istotny składnik pokarmu ryb łososiowatych. Stosunkowo niedawno zwrócono uwagę na rolę konkurencji i drapieżnictwa w powstawaniu i okresowych zmianach intensywności dryfu. Zjawisku dryfu poświęcone są rozdziały w podręcznikach ekologii wód płynących HYNESA (1970) i ALLANA (1998); warto też wymienić przeglądowe publikacje WATERSA (1972), MÜLLERA (1974) oraz BRITAINA i EIKELANDA (1988), a z polskich autorów — GRZYBKOWSKIEJ (1991).

Należy podkreślić, że angielski termin „drift”, często niestety używany w niektórych polskojęzycznych publikacjach w tej właśnie formie lub, czasami, w jeszcze gorszej — „dryft”, oznacza w oryginale zarówno samo zjawisko, jak i unoszone organizmy. W języku polskim natomiast należy odróżniać „dryf” jako zjawisko, od organizmów dryfujących (unoszonych), inaczej syrtonu lub fauny unoszonej. Do syrtonu zwyczajowo zaliczamy formy duże, widoczne gołym okiem, natomiast unoszone w wodzie formy bardzo drobne określane są jako bioseston.

Wyróżnianych jest kilka rodzajów dryfu (WATERS 1965): tzw. dryf „behawioralny” (ang. behavioral drift), z wyraźnym nocnym wzrostem liczebności; dryf „stały” (ang. constant drift) [inaczej dryf „podstawowy” (ang. background drift)], według BRITAINA i EIKELANDA (1988)], gdy ciągle unoszona jest niewielka ilość przypadkowo porwanych przez wodę osobników; dryf „katastroficzny” (ang. catastrophic drift), który zachodzi w efekcie wezbrań, a także suszy, wysokiej temperatury, wymarzenia, lub niekorzystnych zmian jakości wody. MÜLLER (1973) wyróżnił jeszcze tak zwany dryf „rozpraszający” (ang. distributional drift), czyli rozpraszanie się bardzo młodych, świeżo urodzonych osobników. W artykule tym skoncentruję się na najbardziej interesującym (i trudnym do jednoznacznej interpretacji) dryfie „behawioralnym”.

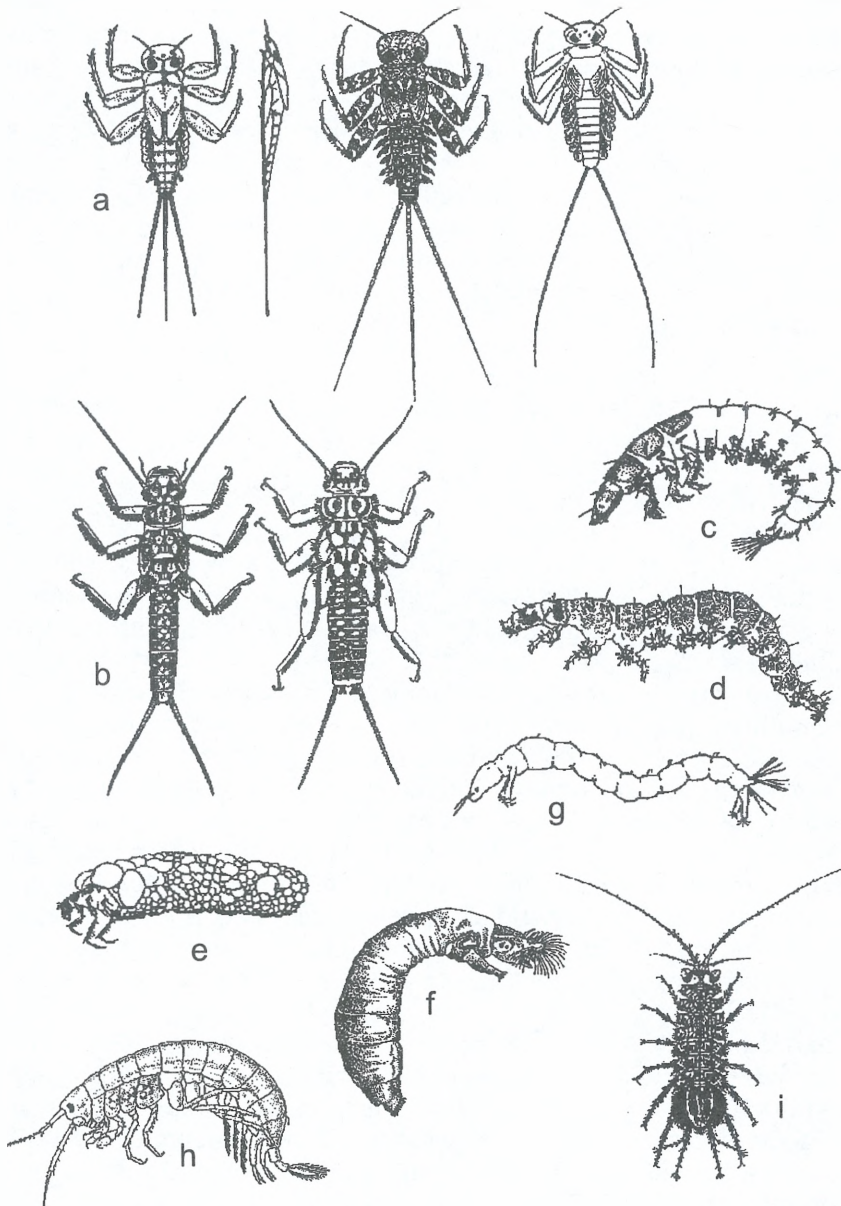
Dryf jest zjawiskiem występującym powszechnie; dotyczy on głównie bezkręgowców, ale także wielu innych organizmów, na przykład peryfitonowych okrzemek lub larw licznych gatunków ryb (ALLAN 1998). Udział bezkręgowców lądowych w syrtonie jest niewielki (wg różnych autorów od 0,4% do 11,3%); są to często chrząszcze, rzadziej mrówki, gąsienice motyli i różne owady latające. Główną część syrtonu stanowią larwy owadów wodnych, a na drugim miejscu znajdują się skorupiaki. Wśród fauny unoszonej mogą się znaleźć prawdopodobnie wszystkie gatunki dennych bezkręgowców, za wyjątkiem małży (BISHOP i HYNES 1969), ale szczególnie liczne są larwy jętek (Ephemeroptera), niektórych muchówek (Diptera), w tym zwłaszcza mustykowatych (Simuliidae) i ochotkowatych (Chironomidae), niektórych widelnic (Plecoptera) i chruścików (Trichoptera), a spośród skorupiaków głównie obunogi (Amphipoda) i równonogi (Isopoda). Grupą dominującą są zazwyczaj larwy jętek, zwłaszcza z rodziny Baetidae; one też są najczęstszym obiektem badań. Co ciekawe, wśród fauny unoszonej liczne są organizmy o różnorodnych morfologicznych przystosowaniach (Ryc. 1), mających zapobiegać porwaniu tych zwierząt przez wodę.

Ilość fauny unoszonej przedstawia się najczęściej jako zagęszczenie fauny unoszonej (gęstość dryfu), czyli liczbę osobników w przeliczeniu na objętość wody, przefiltrowanej przez umieszczoną w nurcie siatkę, przeważnie na 100 m^3 . Wynosi ono w rzekach strefy umiarkowanej, według danych różnych autorów, zwykle od 100 do 1000 osobników.

Liczebność dryfu, wyrażona jako % fauny dennej w słupie wody nad jednostką powierzchni dna w danym momencie, wynosi przeważnie tylko 0,01% (niekiedy zaledwie 0,0002% — BISHOP i HYNES 1969) i rzadko przekracza 0,5% (ALLAN 1998, za różnymi autorami), ale efekt kumulacyjny jest znaczny — liczebność fauny unoszonej w ciągu 24 godzin może od 10 do 100 razy przewyższyć zagęszczenie fauny bentosowej nad tą jednostką powierzchni (WATERS 1972). Autor ten oraz ALLAN (1987) wyliczyli, że całkowita liczba zwierząt dryfujących w ciągu doby jest równa całkowitej liczebności zwierząt na dnie powyżej stanowiska badawczego, na odcinku (zależnie od gatunku) od kilkudziesięciu do kilkuset metrów. Nie prowadzi to jednak do obniżenia liczebności bentosu w górnych odcinkach cieków. Być może sphywa tylko nadmiar (w stosunku do pojemności środowiska) zwierząt, lub wielkość dryfu jest zawyżana i/lub migracje zwierząt wodnych „pod prąd” i tak zwany lot kompensacyjny dorosłych owadów w górę cieku mogą wyrównać straty powstałe w rezultacie dryfu.

Istotnym problemem jest, czy fauna unoszona to samodzielny, odrębny od bentosu zespół. W dużych rzekach, w których zjawisko dryfu jest jednak słabo poznane, skład gatunkowy fauny unoszonej może się wyraźnie różnić od składu bentosu (BENKE i współaut. 1984), a zwierzęta docierające z dopływów mogą spędzić swój cały cykl życiowy w nurcie, tworząc w nim stosunkowo trwałe zespoły. Natomiast w małych ciekach, w których dryf był najczęściej badany, należą do niego krótko przebywające w toni wodnej organizmy denne.

Dystans przebywany przez unoszone zwierzęta zależy zarówno od gatunku (ściśle — ich budowy morfologicznej i sposobu poruszania się), jak i od prędkości przepływu, a także od natężenia światła, rodzaju podłoża, stopnia jego porośnięcia przez roślinność wodną, oraz, prawdopodobnie, od turbulencji. Cytowane przez ALLANA (1998) wyniki różnych autorów wskazują, że łatwo osiadają na dnie larwy jętek, zwłaszcza z rodziny Baetidae (np. średnia odległość unoszenia larw *Baetis rhodani* wynosiła tylko 3–6 m; ELLIOTT 1971), a także widelnic i ważek (Odonata) oraz kielże, a trudno — larwy ochot-



Ryc. 1. Przedstawiciele dennej makrofauny bezkręgowej cieków, najczęściej spotykani wśród fauny unoszonej.

(a) Larwy jętek (Ephemeroptera) i (b) widelnic o spłaszczonym, silnie przylegającym do podłoża ciele i odnóżach zaopatrzonych w pazurki czepne; (c) i (d) larwy chruścików (Trichoptera) bezdomkowych z mocnymi pazurkami czepnymi na końcu odwłoka; (e) larwa chruścika domkowego z ciężkim domkiem z kamyków; (f) larwa meszki (*Simulium* sp.) z przyssawką na końcu odwłoka; (g) larwa z rodziny ochotkowatych (Chironomidae); (h) kielż (*Gammarus* sp.: Amphipoda); (i) ośliczka (*Asellus aquaticus*: Isopoda)

kwatych. Oznaczać to może, że dobrzy pływacy przenoszą się do toni wodnej oraz osiadają na dnie aktywnie, podczas gdy organizmy gorzej pływające poddają się, mniej lub bardziej biernie, unoszeniu przez wodę. Średnia odległość, przebyta przy prędkości przepływu do $25 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ wynosi przeważnie do 2 m (TOWNSEND i HILDREW 1976), a przy prędkościach $30\text{--}60 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ już od 10 do 20 m (ELLIOTT 1971), przy bardzo dużych różnicach pomiędzy orga-

nizmami łatwo i trudno osiadającymi na dnie.

Mimo że poszczególne dryfujące osobniki, na zmianę unosząc się w wodzie lub przebywając na dnie spędzają więcej czasu na dnie niż w toni wodnej (LARKIN i MCKONE 1985), to pokonane przez nie ostatecznie odległości mogą być znaczne; NEVES (1979) stwierdził na przykład, że larwy chruścika *Pycnopsyche guttifer* przebyły w ciągu 20–25 dni aż 1,5 km.

ZALEŻNOŚĆ DRYFU OD NIEKTÓRYCH CZYNNIKÓW ABIOTYCZNYCH

Ilość unoszonej fauny jest zmienna w poszczególnych sezonach, zależnie od zmian poziomu wody w ciągu roku i od zlodzenia, a także od charakteru dna, otoczenia rzeki oraz prę-

kości przepływu. Nieliczne dane wskazują na zatrzymywanie się fauny unoszonej w płaszczyznach (głębszych odcinkach cieku o małej prędkości przepływu), ale według większości autorów nie

są one pułapką dla dryfujących organizmów. Natomiast zaobserwowano osadzanie się fauny unoszonej przed tamami i zmniejszenie jej ilości w wodzie poniżej.

Natężenie dryfu, według większości badaczy, jest dodatnio skorelowane z prędkością przepływu, w rezultacie intensywnego wypłukiwania zwierząt z ich kryjówek oraz dalekiego unoszenia (BRITAIN i EIKELAND 1988). Jednak ALLAN (1998) słusznie zwraca uwagę, że skoro wraz z prędkością przepływu rośnie też odle-

głość unoszenia zwierząt, to liczba osobników chwytanych przez badacza może wzrastać, chociaż w rzeczywistości nie musi rosnać liczba porwanych przez wodę zwierząt. Liczbę dryfujących zwierząt zwiększają niesprzyjające warunki tlenowe (MINSHALL i WINGER 1968), co może być bezpośrednią przyczyną często obserwowanego wzrostu liczby unoszonych organizmów przy niskim stanie wody, a więc jednocześnie przy małej prędkości przepływu.

DOBOWA PERIODYCZNOŚĆ DRYFU, WPŁYW ŚWIATŁA NA DRYF I NA AKTYWNOŚĆ FAUNY DENNEJ

Dobowa periodyczność dryfu jest przeważnie bardzo wyraźna — w nocy liczebność unoszonych zwierząt bywa większa nawet o rząd wielkości, aniżeli w dzień. Według MÜLLERA (1966, 1974) liczebność fauny unoszonej zwiększa się gwałtownie po tuż zapadnięciu zmroku i, przeważnie, tuż przed świtem. Wyróżnił on tak zwany dryf „parzysty” (ang. „bigeminus” pattern), gdy większy ze szczytów liczebności występuje krótko po zachodzie Słońca oraz tak zwany „naprzemienny” (ang. „alternans” pattern), gdy ranne maksimum jest większe, niż wieczorne. Jednak ELLIOTT (1969), prowadząc badania z bardzo dużą częstotliwością wykazał, że wzrost liczebności fauny unoszonej po zmierzchu nie jest tak wyraźny, a liczba obserwowanych szczytów liczebności zależy od częstości pobierania próbek. Stwierdzono też, że periodyczność ta nie dotyczy bynajmniej wszystkich organizmów potokowych, ani wszystkich środowisk wód płynących. W każdym jednak razie różni autorzy wykazali, że dryf ulega wyraźnemu ograniczeniu zarówno przy eksperymentalnie zastosowanym stałym oświetleniu, jak i podczas polarnego lata, a nawet w efekcie oddziaływania światła Księżyca.

Co do progowego natężenia światła, zapoczątkowującego dryf, to spadek natężenia do poziomu 1 luksa wyraźnie zwiększa liczbę unoszonych zwierząt, a różnice, niekiedy znaczne, w wartościach uzyskanych przez poszczególnych badaczy mogą wynikać z istnienia mikrosiedlisk o odmiennych warunkach oświetlenia; istotne może być osłonięcie cieku przez drzewa, różna głębokość i mętność wody, a przede wszystkim obecność obiektów podwodnych (kamie-

nie, zwalone pnie, itp.), zacinających fragmenty dna.

Szereg badaczy zaobserwował istnienie rytmiczności dryfu i wewnętrznego rytmu zmian aktywności dobowej u niektórych wodnych bezkręgowców, niezależnego od dobowych zmian oświetlenia. Jednak dane różnych autorów, cytowane przez ALLANA (1998) wskazują, że wewnętrzny rytm dobowy, jeśli istnieje, ma dużo mniejszy wpływ na kontrolowanie periodyczności dryfu, aniżeli zewnętrzny sygnał świetlny.

Zjawisko dryfu powiązane jest z rozmieszczeniem zwierząt na dnie. Ich liczebność i aktywność podlega także zmianom dobowym, co wpływać może na zmiany intensywności przechodzenia do toni wodnej. Na powierzchni kamieni, gdzie mogą się odżywiać, bywają one niekiedy liczne w dzień (KOVALAK 1976, 1978, ALLAN i współaut. 1986); nie można wykluczyć, że obserwowane przeważnie niskie w dzień liczebności zwierząt na odsłoniętych częściach podłoża wynikają z niezwyklej płochliwości larw wielu owadów i jakkolwiek aktywność obserwatora, nie mówiąc o próbach złowienia, powoduje ich natychmiastową ucieczkę pod kamienie. Zazwyczaj jednak większe liczebności zwierząt notowane są na odsłoniętych częściach podłoża w ciemności, niż na świetle. Za przyczynę nocnego wzrostu liczebności zwierząt na górnych częściach kamieni uważana bywa między innymi ujemna fototaksja, notowana u wielu owadów wodnych. Otwarty pozostaje jednak problem, co spowodowało powstanie tego zjawiska, inaczej mówiąc, jaką korzyść odnoszą zwierzęta unikając światła.

DLACZEGO ZWIERZĘTA DENNE PRZENOSZĄ SIĘ DO TONI WODNEJ?

Jest to problem zasadniczy — czy zwierzęta są przypadkowo porywane przez wodę, gdy znajdują się (przeważnie nocą) na odsłonię-

tych fragmentach podłoża, czy też z jakichś powodów przenoszą się aktywnie do toni wodnej.

Jeśli odrzucimy hipotezę o całkowitej przypadkowości i biernym wchodzeniu w dryf (a co za tym idzie, o szkodliwości tego zjawiska dla dryfującego osobnika, który traci dogodnie podłoże i ryzykuje dostaniem się w całkowicie nieodpowiednie dlań środowisko lub pożarciem przez rybę żywiącą się fauną unoszoną), to wymienić można kilka przyczyn.

Przechodzenie do toni wodnej może być związane z określoną fazą cyklu życiowego i poszukiwaniem odpowiedniego w tym okresie środowiska, co na przykład dla larw jętki *Ephemera subvaria* wykazał CIBOROWSKI (1979). Inną przyczyną może być brak pokarmu i poszukiwanie nowych żerowisk, obserwowane na przykład u larw jętek z rodzaju *Baetis* w warunkach terenowych i laboratoryjnych lub próba uniknięcia konkurencji wewnątrzgatunkowej, co zaobserwowano na przykład u larw chruścików (przegląd piśmiennictwa — ALLAN 1998). Niekiedy brak było istotnej statystycznie korelacji pomiędzy zagęszczeniem zwierząt na dnie i w toni wodnej; czasami szczyt ich liczebności obserwowano w bentosie w dzień, a w syronie — w nocy (ALLAN i współaut. 1986), co potwierdza tezę o aktywnym przechodzeniu do toni wodnej.

Najbardziej obiecujące wydaje się wyjaśnienie zjawiska dryfu i jego cykliczności dobowej jako rezultatu zależności drapieżca-ofiara, przy czym jest to o tyle skomplikowane, że dotyczy z jednej strony wpływu dwóch grup drapieżników, dennych bezkręgowców oraz ryb bentosożernych (które oddziałują także i na te pierwsze drapieżniki), a z drugiej, ponieważ relacje te zachodzą zarówno na dnie, przed przejściem zwierząt dennych do toni wodnej (wpływ obu grup drapieżników), jak i już w trakcie unoszenia (wpływ ryb, żywiących się fauną unoszoną).

Liczni autorzy wykazali, że obecność na dnie drapieżnych larw Perlidae (Plecoptera) i *Ryacophila* sp. (Trichoptera) może wyraźnie ograniczać rozmieszczenie larw jętek, ich typowych ofiar; obecność drapieżnych larw widelnic powoduje też wzrost wielkości dryfu swych potencjalnych ofiar (PECKARSKY 1980, PECKARSKY i DODSON 1980, WALTON 1980, MALMQUIST i SJÖSTRÖM 1987, LANCASTER 1990, LANCASTER i współaut. 1990). Większość drapieżników bezkręgowych wykrywa swe ofiary przy pomocy mechanorecepcji — poprzez dotyk i drgania wody. Skoro dryf zachodzi też przy znacznej mętności wody, wskazuje to, że zwierzęta przechodzą do toni wodnej aby uniknąć drapieżnictwa bezkręgowców kierujących się mechanorecepcją. Potencjalne ofiary mogą zacząć dryfować nie tylko w efekcie mechanicznego kontaktu z drapieżcami bezkręgowymi, ale prawdopodobnie też na sku-

tek bodźców chemicznych, generowanych na przykład przez larwy widelnic (PECKARSKY 1980, 1985, PECKARSKY i DODSON 1980). Również ryby bentosożerne lokalizują ofiary głównie przy pomocy dotyku, a także węchu (chemorecepcja), rzadziej wzroku, a niektórych gatunków nawet przy pomocy elektroreceptorów. CULP i współaut. (1991) wykazali, że nocna aktywność ryb bentosożernych, odbierana w postaci zmian ciśnienia hydrodynamicznego, powoduje przejście do toni wodnej larw jętki *Paraleptophlebia hateronea*; tak więc w tym przypadku ryba wpływa na zagęszczenie fauny unoszonej tak, jak drapieżne bezkręgowce.

Ryby odżywiające się fauną unoszoną (głównie łososiowate — Salmonidae) lokalizują ją przy pomocy wzroku, przy czym istotna jest ruchliwość ofiar, ich wielkość, oraz poziom oświetlenia — natężenie światła 0,1 luxa stanowi często wartość progową. YOUNG i współaut. (1997) wykazali na przykład, że w nocy ulega ograniczeniu eksploatacja fauny unoszonej przez łososa Clarka (*Oncorhynchus clarki*) w rzece Kolorado. Wpływ drapieżników posługujących się wzrokiem na dobową periodyczność dryfu bezkręgowców, może mieć istotne znaczenie tylko w małych ciekach o przezroczystej wodzie. Natomiast w mętnych wodach dużych rzek, jak to zaobserwowali KOETSIER i BRYAN (1992) w dolnej Missisipi, wpływ takich drapieżników jest nieistotny.

Duża liczebność zwierząt na górnej powierzchni kamieni nocą może być reakcją na drapieżnictwo tych ryb, które posługują się przy polowaniu wzrokiem, co pozwala na wyłącznie nocne żerowanie bezkręgowców na glonach peryfitonowych i drobnych cząstkach detrytusu, skupionych na górnej powierzchni podłoża. Obserwowane również nocą znaczne zagęszczenie form o większych rozmiarach wynikać może z faktu, że są one, jako lepiej widoczne, w dzień bardziej narażone na presję ryb (KEELEY i GRANT 1997). ALLAN (1984) sugeruje, że wraz ze wzrostem larw owadów czas ich żerowania ulega ograniczeniu do pory nocnej, gdy są mniej narażone na presję posługujących się wzrokiem ryb.

Jak bezkręgowce potokowe rozpoznają zagrożenie ze strony ryb? Stwierdzono, że na przykład ruchliwość kielża jest ograniczana, i to bardzo szybko, w obecności pstrąga tęczowego (*Oncorhynchus mykiss*) (WILLIAMS i MORE 1985); podobnie obecność głowacza białopłetwego (*Cottus gobio*) ogranicza aktywność i unoszenie kielża zdrojowego (*Gammarus pulex*) (ANDERSSON i współaut. 1986). Może to być spowodowane przez bodźce zapachowe, których oddziaływanie wykazali eksperymentalnie MCINTOSH i

współaut. (1999) na przykładzie pstrąga źródlanego (*Salvelinus fontinalis*) i larw jętki *Baetis bicaudatus*.

A więc można przyjąć, że bezkręgowce dennne, zagrożone przez inne, drapieżne bezkręgowce oraz ryby bentosożerne, w ucieczce przed nimi przemieszczają się do toni wodnej. Zachodzi to głównie nocą, gdyż wówczas:

— wzrasta aktywność pokarmowa bezkręgowców, które w dzień zagrożone są przez drapieżnictwo ryb, posługujących się przy polowaniu wzrokiem,

— nasila się presja drapieżnych bezkręgowców, dużych, również zagrożonych w dzień przez ryby, na przykład larw Perlidae (Plecoptera),

— przechodzenie z dna do toni wodnej, zarówno w poszukiwaniu nowych żerowisk, jaki i dla uniknięcia presji drapieżnych bezkręgowców, pozwolić może na uniknięcie/zmniejszenie zagrożenia ze strony ryb żywiących się fauną unoszoną.

Wśród unoszących się w nurcie owadów przeważają starsze stadia larwalne, o większych rozmiarach ciała. Możliwe, że większe organizmy są po prostu bardziej narażone na działanie sił płynącej wody; decydować też może przyczyna natury metodycznej — badacze przeważnie używają siatek o stosunkowo dużych rozmiarach oczek. Przypuszcza się też, że najintensywniejszy pod koniec okresu larwalnego wzrost zwierząt prowadzi do wzrostu zapotrzebowania pokarmowego, co z kolei zwiększa aktywność w poszukiwaniu pokarmu, lub że przygotowujące się zwierząt do przeobrażenia albo rozrodu prowadzi do wzrostu ruchliwości ostatnich stadiów larwalnych. Ta wzmożona ruchliwość zwiększałaby z kolei prawdopodobieństwo porwania zwierząt przez wodę (WATERS 1972).

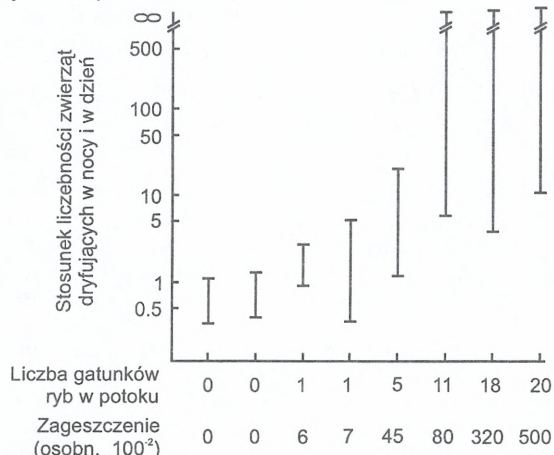
Jednak ostatnio coraz częściej wskazuje się, że przewaga wśród fauny unoszonej osobników o większych rozmiarach jest efektem drapieżnictwa ryb. Pstrąg potokowy, odżywiający się (w dzień) głównie fauną unoszoną preferuje większe osobniki jętki z rodzaju *Baetis* (ALLAN 1978), co może być przyczyną tego, że duże larwy dryfują głównie nocą. Podobne rezultaty dotyczące preferencji wielkościowej uzyskali inni autorzy dla różnych organizmów potokowych. ALLAN (1984) w swej pracy o składzie wielkościowym fauny unoszonej w potoku Gór Skalistych wykazał, że u dwóch najpospolitszych gatunków jętek największe larwy dryfowały prawie wyłącznie nocą, podczas gdy u mniej licznie występujących gatunków to zróżnicowanie wielkości nie było takie oczywiste. Duże osobniki były nieobecne w toni wodnej w dzień także w tych odcinkach strumienia, w

których brak było ryb, co wskazuje, że zjawisko to nie jest bezpośrednim rezultatem wyżerania larw jętek przez ryby, ale że dobowa periodyczność dryfu u larw owadów powstała jako sposób na ograniczenie ryzyka pożarcia przez te drapieżniki. McINTOSH i współaut. (1999) w eksperymencie terenowym wykazali, że „zapach” pstrąga źródlanego nie spowodował zmian w dzień, natomiast wyraźnie ograniczył nocny dryf dużych larw jętki *Baetis bicaudatus*, przy jednoczesnym wzroście liczby unoszonych larw o mniejszych rozmiarach. Szybkość tej reakcji może wskazywać, że bezkręgowce są w stanie odróżniać zmiany stężenia substancji zapachowej, uwalnianej z ciała ryb w naturalnych ciekach, i reagować zmianami wielkości dryfu, odpowiednimi do stopnia zagrożenia.

Hipotezę, że zwierzęta dryfują w nocy, aby uniknąć presji ryb żywiących się fauną unoszoną (może też, że z tego samego powodu są aktywniejsze w nocy i wychodzą wtedy na górną powierzchnię kamieni) trudno jest jednak zwerifikować doświadczalnie poprzez usunięcie ryb, gdyż nie musi to spowodować natychmiastowych zmian w cykliczności dryfu, co zresztą wykazały doświadczenia laboratoryjne (np. ELLIOTT 1968). Prawdopodobnie cykliczność ta jest zakodowana genetycznie. Poza tym, jak zauważył ALLAN (1998), bezkręgowce cieków „od zawsze” współwystępują z rybami i są zaadaptowane do ich obecności, stąd obecność lub brak ryb nie muszą wywoływać wyraźnej reakcji.

Istnieje jednak „eleganckie” potwierdzenie wpływu ryb na powstawanie dobowej periodyczności dryfu — niezwykle interesujące prace MALMGVISTA (1988) i, zwłaszcza, FLECKERA (1992), paralelne z badaniami GLIWICZA (1986) nad powstawaniem behawioru migracyjnego u zooplanktonu w zarybionych w różnym czasie jeziorach tatrzańskich. MALMGVIST stwierdził, że w naturalnie pozbawionych ryb ciekach Madery natężenie dryfu jętki *Baetis rhodani* nie różniło się w dzień i w nocy, podczas gdy w ciekach, do których wprowadzono dwa gatunki pstrąga, dryf odbywał się głównie nocą, i wtedy też dryfowały larwy o dużych rozmiarach. Niestety, klarowność tego obrazu psują larwy *Dixa tetrica* (Diptera), które w potokach bezrybnych dryfowały w nocy, a w zarybionych brak było różnic pomiędzy nocą a dniem. FLECKER z kolei, porównując w szeregu rzek andyjskich stosunek liczebności larw jętek dryfujących w nocy do dryfujących w dzień zaobserwował, że rósł on gwałtownie wraz ze wzrostem presji ryb, żywiących się tymi larwami (Ryc. 2). Założenie w strumieniach dużych sady, wolnych od ryb nie zmieniło tego stosunku, co dowodzi, że przyczyną zmniejszenia ilości larw unoszonych w dzień

nie było bezpośrednio ich wyżeranie przez ryby. Pojawienie się w niektórych andyjskich rzekach, do niedawna bezrybnych, trwałych populacji pstrąga tęczowego, uciekiniera z hodowli, spowodowało szybką reakcję larw z rodzaju *Baetis*, które zaczęły dryfować nocą. Tak więc, przynajmniej w tym środowisku, za powstanie dobowej zmienności dryfu u jętek z rodzaju *Baetis* odpowiada drapieżnictwo ryb, żywiących się fauną unoszoną.



Ryc. 2. Wpływ obecności ryb żywiących się fauną unoszoną na liczebność larw jętek dryfujących w dzień i w nocy w różnych potokach Andów (Wenezuela). Duży zakres zmienności (uwaga — skala logarymiczna) wynika z odmiennych wartości dla poszczególnych gatunków jętek (według FLECKERA 1992)

Trzeba tu jednak zaznaczyć, że badania wielu autorów prowadzone w cyklu dobowym wykazały, że stopień wypełnienia przewodów pokarmowych ryb i wielkość dryfu niektórych bezkręgowców są skorelowane dodatnio. Tymczasem nocny dryf miał właśnie uwolnić bezkręgowce od presji ryb. Ale nie należy zapominać, że, wobec występowania tych samych gatunków bezkręgowców na dnie i w toni wodnej, sama analiza treści przewodów pokarmowych

nie może dać absolutnie pewnej odpowiedzi na pytanie, gdzie został pochwycony dany organizm — u wielu gatunków ryb obserwuje się dosyć różnorodny sposób zdobywania pożywienia; mogą się one także zmieniać z wiekiem, na przykład fauna unoszona może być zjadana przez młode osobniki, a denna przez starsze (TIPPETS i MOYLE 1978). Poza tym liczba pochwyconych może stanowić nikły ułamek całkowitej liczby unoszonych zwierząt. W dodatku, okresowe zmętnienie wody, bardzo częste w małych rzekach (np. bezpośrednio po opadach), może zdecydowanie utrudnić odżywianie się fauną unoszoną (TIPPETS i MOYLE 1978), powodując przejście typowo „syrtonożernych” ryb na odżywianie się makrobentosem.

Dryf dennych bezkręgowców jest zjawiskiem powszechnym, i chociaż niewątpliwie wpływa nań szereg czynników abiotycznych, to jednak za jego periodyczność dobową i dobowe zróżnicowanie wielkości unoszonych organizmów odpowiada, bezpośrednio i pośrednio, poprzez oddziaływanie na drapieżne bezkręgowce, drapieżnictwo ryb posługujących się przy polowaniu wzrokiem.

Patrząc na całe to zagadnienie od strony fauny pozostającej na dnie warto na zakończenie przytoczyć interesującą tezę WOODSTERA i SIHA (1995), według których spośród dwóch głównych grup drapieżników, drapieżne bezkręgowce znacznie silniej oddziałują na liczebność dennej makrofauny, gdyż prowokują ją do przechodzenia do toni wodnej, podczas gdy ryby ograniczają to zjawisko.

Dziękuję Pawłowi Koperskiemu i Dariuszowi Rutkowskiemu za wnikliwe uwagi do pierwszej wersji tego artykułu. Nigdy by on jednak nie powstał bez delikatnego nacisku Joanny Pijanowskiej, której zawdzięczam również stałe, acz nieagresywne nakłanianie mnie do kontynuowania rozpoczętej pracy. Dziękuję!

INVERTEBRATE DRIFT AND PRESSURE OF PREDATORS

Summary

Numerous benthic animals, especially insects' larvae and crustaceans, drift in the water column of running waters. Densities of drifting animals dependent on environmental factors, such as current velocity, discharge, water temperature and light intensity. Typically, drift density is much greater at night than during the day. This phenomenon is ultimately explained as a response to predation by invertebrates and fishes. Benthic invertebrates find a daily

refuge under stones and other objects on a streambed, as a response to the presence of visually hunting fishes. At night, invertebrates are feeding on the bottom surface, and actively move to water as a response to the activity of carnivorous invertebrates. Thus, invertebrate predators are important in determining the drift density, and fishes — in determining the timing of drift.

LITERATURA

- ALLAN J. D., 1978. Trout predation and their size composition of stream drift. *Limnol. Oceanogr.* 23, 1231-1237.
- ALLAN J. D., 1984. The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Oikos* 43, 68-76.
- ALLAN J. D., 1987. Macroinvertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Hydrobiologia* 144, 261-268.
- ALLAN J. D., 1998. *Ekologia wód płynących*. Przekład pod red. A. Prejsa. Wyd. Nauk. PWN, Warszawa.
- ALLAN J. D., FLECKER A. S., MCCLINTOCK N. L., 1986. Diel epibenthic activity of mayfly nymphs, and its nonconcordance with behavioral drift. *Limnol. Oceanogr.* 31, 1057-1065.
- ANDERSSON K. G., BRÖNMARK C., HERMANN J., i in. 1986. Presence of sculpins (*Cottus gobio*) reduces drift and activity of *Gammarus pulex* (Amphipoda). *Hydrobiologia* 133, 209-215.
- BENKE A. C., VAN ARSDALL T. C., GILLESPIE D. M., PARRISH F. K., 1984. Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history. *Ecol. Monogr.* 54, 25-63.
- BERNER L. M., 1951. *Linnology of the lower Missouri River*. *Ecology* 32, 1-12.
- BISHOP J. E., HYNES H. B. N., 1969. Downstream drift of the invertebrate fauna in a stream ecosystem. *Arch. Hydrobiol.* 66, 56-90.
- BRITTAIN J. E., EIKELAND T. J., 1988. Invertebrate drift - a review. *Hydrobiologia* 166, 77-93.
- CIBOROWSKI J. J. H., 1979. The effects of extended photoperiods on the drift of the mayfly *Ephemerella subvaria* McDunnough (Ephemeroptera: Ephemerellidae). *Hydrobiologia* 62, 209-214.
- CULP J. M., GLOZIER N. E., SCRIMGEOUR G. J., 1991. Reduction of predation risk under the cover of darkness: Avoidance responses of mayfly larvae to a benthic fish. *Oecologia* 86, 163-169.
- CUMMINGS K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.* 18, 183-206.
- ELLIOTT J. M., 1968. The daily activity patterns of mayfly nymphs (Ephemeroptera). *Can. J. Zool.* 155, 201-221.
- ELLIOTT J. M., 1969. Diel periodicity in invertebrate drift and the effect of different sampling periods. *Oikos* 20, 524-528.
- ELLIOTT J. M., 1971. The distance traveled by drifting invertebrates in a Lake District stream. *Oecologia* 6, 350-379.
- FLECKER A. S., 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* 73, 438-448.
- GLIWICZ Z. M., 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. *Nature* 320, 746-748.
- GRZYBKOWSKA M., 1991. *Dryf makrobezkręgowców w rzekach*. Acta Univ. Lodz., Folia limnol. 5, 167-183.
- HYNES H. B. N., 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, England; University of Toronto, Canada.
- KEELEY E. R., GRANT J. W. A., 1997. Allometry of diet selectivity in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 1894-1902.
- KOETSIER P., BRYAN C. F., 1992. Diel, size-differential drift patterns of three macroinvertebrate species in the lower Mississippi River, Louisiana (USA). *Hydrobiologia* 228, 225-230.
- KOVALAK W. P., 1976. Seasonal and diel changes in the positioning of *Glossosoma nigrrior* Banks (Trichoptera: Glossosomatidae) on artificial substrates. *Can. J. Zool.* 54, 1585-1594.
- KOVALAK W. P., 1978. Diel changes in stream benthos density on stones and artificial substrates. *Hydrobiologia* 58, 7-16.
- LANCASTER J., 1990. Predation and drift of lotic macroinvertebrates during colonization. *Oecologia* 85, 48-56.
- LANCASTER J., HILDREW A. G., TOWNSEND C. R., 1990. Stream flow and predation effects in the spatial dynamics of benthic invertebrates. *Hydrobiologia* 203, 177-190.
- LARKIN P. A., MCKONE D. W., 1985. An evaluation by field experiments of the McLay model of stream drift. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42, 909-918.
- MALMQVIST B., 1988. Downstream drift in Madeiran levadas: tests of hypothesis relating to the influence of predators on the drift of insects. *Aquatic Insects* 10, 141-152.
- MALMQVIST B., SJÖSTRÖM P., 1987. Stream drift as a consequence of disturbance by invertebrate predators: field and laboratory experiments. *Oecologia* 74, 396-403.
- MCINTOSH A. R., PECKARSKY B. L., TAYLOR B. W., 1999. Rapid size-specific changes in the drift of *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera) caused by alterations in fish odour concentration. *Oecologia* 118, 256-264.
- MINSHALL G. W., WINGER P. V., 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology* 49, 580-582.
- MÜLLER K., 1966. Die Tagesperiodik von Fließwasserorganismen. *Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere* 56, 93-142.
- MÜLLER K., 1973. Life cycles of stream insects. *Aquillo Ser. Zool.*, 14: 105-112.
- MÜLLER K., 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 309-323.
- NEVES R. J., 1979. Movements of larval and adult *Pycnopsyche gutifer* (Walker) (Trichoptera: Limnephilidae) along Factory Brook, Massachusetts. *Am. Mid. Nat.* 102, 51-58.
- PECKARSKY B. L., 1980. Predator-prey interactions between stoneflies and mayflies: behavioral observations. *Ecology* 61, 932-943.
- PECKARSKY B. L., 1985. Do predaceous stoneflies and siltation affect the structure of stream insect communities colonizing enclosures? *Can. J. Zool.* 63, 1519-1530.
- PECKARSKY B. L., DODSON S. I., 1980. Do stonefly predators influence benthic distribution in streams? *Ecology* 61, 1275-1282.
- TIPPETS W. E., MOYLE P. B., 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairneri*) in the McCloud River, California. *J. Anim. Ecol.* 47, 549-559.
- TOWNSEND C. R., HILDREW A. G., 1976. Field experiments on the drifting, colonization and continuous redistribution of stream benthos. *J. Anim. Ecol.* 45, 759-772.
- VANNOTE R. L., MINSHALL G. W., CUMMINS K. W., SEDELL J. R., CUSHING C., 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 130-137.
- WALTON O. E., 1980. Invertebrate drift from predatory-prey associations. *Ecology* 61, 1486-1497.
- WATERS T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46, 327-334.
- WATERS T. F., 1972. The drift of stream insects. *Annu. Rev. Entomol.* 17, 253-272.
- WILLIAMS D. D., MOORE K. A., 1985. The role of semiochemicals in benthic community relationships of the lotic amphipod *Gammarus pseudolimnaeus*: a laboratory analysis. *Oikos* 44, 280-286.
- WOODSTER D., SIH A., 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* 73, 3-8.
- YOUNG M. K., RADER R. B., BELISH T. A., 1997. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 126, 428-437.