

MARIA GRZYBKOWSKA

Katedra Ekologii i Zoologii

Uniwersytetu Łódzkiego

Banacha 12/16, 90-237 Łódź

e-mail: mariagrz@biol.uni.lodz.pl

DRYF(T) NIE TYLKO GENETYCZNY I KONTYNENTALNY

CO TO JEST DRYF RZECZNY

Dryf bezkręgowców w rzekach (także fauna unoszona, dryft czy syrton stosowany dawniej w polskich opracowaniach oraz drift lub waterborne transport w terminologii angielskiej) jest to fauna denna unoszona z prądem wody. Należy podkreślić, iż czasem terminem dryf określa się także inne organizmy transportowane w dół rzeki, takie jak glony (BARNESE, LOWE 1992) czy wioślarki i widłonogi (RUNDLE 1990, SCHRAM i współaut. 1998). Szczególnie wysoki jest udział właśnie fito — czy zooplanktonu w faunie znośzonej z jezior i zbiorników zaporowych, zwłaszcza w okresie znacznego uwalniania z nich wody (WARD 1975, ARMITAGE i CAPPER 1976). W praktyce jednak, mówiąc o dryfie, ma się zwykle na myśli migrujące bezkręgowce z osadów dennych (bentos) i, w zasadzie, niniejsze opracowanie dotyczy tych organizmów.

Pionierskie badania nad dryfem miały miejsce pod koniec lat 30. naszego wieku. Początkowe słabe zainteresowanie dryfem bezkręgowców wśród hydrobiologów należy przypisać identyfikacji tej frakcji z organizmami wodnymi

oderwanymi od dna lub roślin albo lądowymi, nadwodnymi, straconymi wiatrem lub splukanim do wody, wleczonymi biernie przez prąd wody, a więc mającym charakter przypadkowy, trudny do interpretacji. Przyspieszony dopływ informacji w latach sześćdziesiątych i siedemdziesiątych (MÜLLER 1954, 1973; WATERS 1965, 1972; ELLIOTT 1967, 1970) spowodował, że wyróżniono kilka przyczyn migracji, które wskazywały na określone reakcje bezkręgowców w stosunku do wybranych czynników abiotycznych. Eksperymenty z zakresu biotycznych oddziaływań znacznie rozszerzyły listę czynników determinujących zagęszczenie dryfu wskazując na ogromną złożoność tego zjawiska. O docenieniu wagi tego zjawiska świadczy fakt, iż we wcześniejszych wydanych podręcznikach z zakresu hydrobiologii były zaledwie krótkie wzmianki (lub w ogóle ich brakowało), podczas gdy w najnowszych dryfowi poświęcono odrębny rozdział (ALLAN 1998); pewne aspekty migracji bezkręgowców przedstawiono także w artykułach GRZYBKOWSKIEJ (1991) i KOŁODZIEJCZYKA (1999).

METODY BADAŃ

Dryf najczęściej szacowano w źródłowych odcinkach strumieni, chociażby ze względu na łatwość pobierania prób. Jednakże w ostatnich latach oceny skali migracji bezkręgowców dokonano także w dużych rzekach na przykład Woldze czy Mississipi, o czym można przekonać się z lektury materiałów źródłowych oraz prac przeglądowych: BRITAINA i EIKELANDA (1988), CELLOT (1989a) oraz ANDERWALDA i współaut. (1991).

Najprostsza i najczęściej stosowana metoda polega na częściowym lub całkowitym przegrodzeniu strumienia sieciami i chwytaniu w nie migrantów. Z reguły sieć obejmuje strumień od dna aż do jego powierzchni, czasami jednak zbiera się bezkręgowce oddzielnie z poszczególnych warstw wody, zwłaszcza jeśli rzeka jest głęboka. W dużych rzekach obok stratyfikacji pionowej uwzględnia się również dynamikę dryfu w poszczególnych strefach rzeki (FLEITUCH

1985, OBI i CONNER 1986, CELLOT 1989b, GRZYBKOWSKA i współaut. 1993).

Gęstość użytej siatki zależy od przyjętego zadania badawczego. Przez wiele lat hydrobiolodzy koncentrowali swoją uwagę na starszych (większych) stadiach rozwojowych przemieszczających się bezkręgowców; do ich połowu najczęściej używano siatki o wymiarach oczek od 250 do 500 μm . Jednakże w ostatnich latach, celem oszacowania całej skali zjawiska zastosowano sieci o gęstości 50 μm , a więc chwytające także te najmniejsze (najmłodsze) stadia rozwojowe.

Możliwości prezentacji zebranych danych jest kilka. Liczbę złowionych w sieci osobników można przedstawić jako:

- gęstość dryfu czyli liczbę osobników zatrzymanych w określonej jednostce objętości (najczęściej w 100 m^3);
- szybkość dryfu (intensywność spływu) — liczbę wszystkich bezkręgowców dryfujących w badanej płaszczyźnie przekroju rzeki, w określonej jednostce czasu, najczęściej w ciągu doby.

Można również oceniać nie tylko liczbę, ale i masę unoszonych zwierząt w określonej objętości wody przeliczając na jednostkę czasu (dobę).

Niekiedy w literaturze przedmiotu w celu określenia „skłonności” (predyspozycji) poszczególnych taksonów zwierząt bentosowych do dryfowania podaje się wskaźnik udziału bentosu w dryfie (U , %).

$$U = \frac{x D}{X - x D} \cdot 100$$

gdzie:

x — liczba osobników dryfujących w 1 m^3 , X — liczba osobników w bentosie przypadających na 1 m^2 , D — głębokość rzeki w m (ELLIOTT 1967).

Celem oszacowania aktywności dobowej bezkręgowców (fototaksja dodatnia lub ujemna) obliczany jest także indeks dobowy, który określa stosunek liczbowy ze średniej osobników dryfujących w określonej jednostce objętości wody nocą do średniej w ciągu dnia (przy aktywności nocnej), lub odwrotnie, jeśli osobniki wykazują aktywność w ciągu dnia (FERRINGTON 1984).

ILUŚĆ I SKŁAD FAUNY UNOSZONEJ

Generalnie bezkręgowce z osadów dennych stanowią nikły procent ogólnej masy unoszonej zawiesiny (cząstek materii organicznej, POM). Oczywiście udział ten podlega wahaniom wzdłuż biegu cieków; zmienia się w zależności od stopnia zalesienia doliny rzecznej i rozwoju strefy ekotonowej. Ta ekotonowa strefa determinuje nie tylko ilość dopływającej do rzeki allochtonicznej materii organicznej, ale także stanowi siedliska dla wielu lądowych bezkręgowców. W zasadzie migrujące bezkręgowce stanowią około 1%, rzadko przekraczając kilka procent masy POM (GRZYBKOWSKA i współaut. 1990). W wartościach liczbowych zagęszczenia dryfujących zwierząt mieszczą się między kilkadziesiąt a kilkaset osobników w 100 m^3 wody (ANDERWALD i współaut. 1991). Prędkość dryfu może być bardzo wysoka, zwłaszcza w dużych rzekach; BERNER (1951) policzył 24 mln organizmów, o masie 200 kg, płynących w dolnym biegu Missouri w ciągu 24 godzin.

Najliczniejszymi organizmami w toni wodnej są zwinni pływacy, o dużych zdolnościach przemieszczania się z dna rzeki w nurt, jak i ponownego osiagania dna, a więc opatrzone odnóżami larwy owadów takie jak: jętki, chrusciaki, ważki oraz skorupiaki, głównie kielże (ELLIOTT 1967, 1981; FLEITUCH 1985; SKINNER 1985; BENKE i współaut. 1986; OBI i CONNOR 1986, GRZYBKOWSKA i współaut. 1987).

Generalnie nie należy się spodziewać proporcjonalnego udziału poszczególnych taksonów bentosu w dryfie. Obserwowane rozbieżności w strukturze dominacji bentosu i dryfu można częściowo wyjaśnić, po pierwsze wyższą skłonnością do aktywnego przemieszczania się niektórych bezkręgowców nazywanych „dobrymi dryferami” czy „zwinnymi pływakami”, o czym już wyżej wspomniano. Kolejną z przyczyn takich rozbieżności mogą być cykle rozwojowe owadów, w szczególności tak drobnych form jak muchówki Chironomidae czy Simuliidae. Duża liczba generacji tych owadów w sezonie powoduje, iż w dryfie, z wysoką częstotliwością pojawiają się młode stadia rozwojowe, tuż po opuszczeniu osłon jajowych; stanowią one element dryfu rozpraszającego (FERRINGTON 1984, STOREY i PINDER 1985, GRZYBKOWSKA i współaut. 1987, TILLEY 1989). Następną z przyczyn rozbieżności może być zmiana skłonności do unoszenia w wodzie w rozwoju ontogenetycznym poszczególnych taksonów.

Wymienione wyżej czynniki powodują, że wartości współczynnika udziału bentonicznych form makrofauny w dryfie oscylują wokół 0,01% dla niskorzędowych odcinków (WATERS 1965) do 0,1–1,9% dla sześciorzędowego strumienia (BENKE i współaut. 1986).

Obok bezkręgowców unoszone są także ich jaja oraz wylinki, szczególnie licznie poczwarko-

we; dokładniejsze informacje o ich przydatności do oceny różnorodności gatunkowej oraz monitoringu wód zamieszczono w rozdziale „Rola dryfu w kolonizacji siedlisk”.

W dryfie obecna jest także fauna lądowa. Jej skład i obfitość zależą od wielkości strumienia, charakteru jego zlewni (stopnia rozwoju ekotonomowej strefy), a także sezonu oraz warunków pogodowych, zwłaszcza siły wiatru; w ciepłe, słoneczne dni w dryfie liczniejsze są uskrzydłone formy owadów (ELLIOTT 1967). Generalnie jednak fauna lądowa stanowi niewielką frakcję

dryfu. Jedną z najwyższych wartości odnotowano w andyjskim strumieniu, w którym udział organizmów lądowych dochodził aż do 16% biomasy unoszonych bezkręgowców; były to głównie pająki, skoczogonki i pluskwiaki (TURCOTTE i HARPER 1982). W Polsce środkowej, w odcinkach rzek płynących przez zlewnie o rolniczym charakterze, fauna lądowa w cyklu rocznym stanowiła niewiele ponad 1% dryfującego zoobentosu; w tej frakcji dominowały owady (GRZYBKOWSKA i współaut. 1987, 1990).

DRYF ROZPRASZAJĄCY

Wśród najwcześniej wyróżnionych czterech rodzajów dryfu znalazł się dryf rozpraszający (MÜLLER 1973), który dotyczy dyspersji bardzo młodych osobników wkrótce po opuszczeniu osłon jajowych. Na przykładzie owadów ochotkowatych (Chironomidae, dla przypomnienia są to dominujące muchówki bentosu ekosystemów rzecznych) warto zapoznać się z wczesnym okresem ich cyklu życiowego. W warunkach laboratoryjnych młode larwy Chironomidae pozostają zaledwie kilka godzin w żelowej substancji otaczającej jaja, odżywiając się zarówno samą masą, jak i cząstkami detrytusów oraz okrzemkami do niej przyklejonymi (PINDER 1995). Bardzo silna fototaksja sprawia, że wkrótce młodociane stadia larwalne znajdują się w toni wodnej. Są one szczególnie predestynowane morfofizjologicznymi cechami do unoszenia w wodzie; cechy te to znaczna powierzchnia ciała (determinowana obecnością długich szczecin odwłokowych), duża zawartość ciał tłuszczowych, wysoka ruchliwość oraz, co jest bardzo ważne, umiejętność odżywiania się materią unoszoną w toni wodnej (KALUGINA 1959). Z czasem jednak młode larwy zmniejszają swoją aktywność w toni wodnej i powoli opadają na dno. Jeśli natrafiają na odpowiednie podłoże zmieniają behavior — stopniowo ich dodatnia reakcja na światło zmniejsza się, zagrzebują się w osadach dennych lub/i niektóre z nich zaczynają budowę domków.

Niewątpliwie do elementów dryfu rozpraszającego należy także zaliczyć unoszone jaja. WILLIAMS (1982) prześledził liczebność i drogę dryfowania złożów jajowych muchówek *Polypedilum convictum* z rodziny ochotkowatych (Chironomidae). W ciągu pięciu godzin w małym strumieniu (o powierzchni przekroju 2,25 m²) zanotował około 50000 takich złożów. Złoża te mogą dryfować wiele kilometrów w dół rzeki. Przebycie takiej drogi możliwe jest ze względu na specyfikę budowy złożów jajowych. W środku każdego, spiralnie zwiniętego, galaretowatego sznura z jajami (przypominającego wyglądem zminiaturyzowany skrzek płazów), tkwi uwięziony pęcherzyk gazu. Po około 2–3 godzinach znoszenia pęcherzyk zmniejsza się do tego stopnia, że złoża opadają na dno. Jest to jeszcze jeden z całej serii różnorodnych mechanizmów ułatwiających rozprzestrzenianie się, a więc i intensywną penetrację ekosystemu przez zasiedlające go gatunki.

Okres szybkiego wzrostu osobników często zbiega się ze zwiększonym udziałem w dryfie, co prawdopodobnie należy łączyć ze wzrostem ich zapotrzebowania na pokarm (ELLIOTT 1967, WILEY 1981). Ale nie tylko. Taki wzrost aktywności (ruchliwości), obserwowany jest u wielu nimf i larw owadów przed przepoczwarceniem i wyłosem imago (ELLIOTT 1981). U samców skorupiaków, kielża i ośliczki, wzrost zagęszczenia dryfu może być także wynikiem poszukiwania partnera (MÜLLER 1974).

DRYF KATASTROFICZNY I JEGO PRZYCZYNY

Niskie zagęszczenie migrujących zwierząt może być interpretowane jako aktywne, „celowe” wchodzenie w toni wodną, natomiast wysokie — to już wynik zwiększenia przepływu (STATZNER 1997). Właśnie przepływ jest wymieniany jako jeden z ważniejszych parametrów kształtujących gęstość dryfu. Z reguły znaczne podnie-

sienie przepływu powoduje szybką reakcję bezkręgowców — opuszczanie zagrożonej strefy i w konsekwencji wysokie zagęszczenie unoszonych organizmów w toni wodnej (SCULLION i SINTON 1983). Reakcja ta jest tym gwałtowniejsza, im dłuższy jest okres stabilizacji poprzedzający powódzie (PERRY i PERRY 1986).

Jeżeli wzrost przepływu w wyniku naturalnych wezbrań czy regulacji poziomu wody w różnego rodzaju przepływowych zbiornikach, powoduje masowe znoszenie organizmów, jako efekt ich wymywania z podłoża, to mówimy o dryfie katastroficznym (ANDERSON i LEKHMUL 1968). Ale dryf katastroficzny może być również przejawem reakcji zwierząt na niesprzyjające zmiany jakości wody, takie jak, na przykład, odprowadzane do rzek ścieki bytowe czy przemysłowe lub zanieczyszczenia pestycydami. Oczywiście bardzo wysokie stężenia różnego rodzaju szkodliwych substancji może spowodować całkowite zniszczenie fauny dennej i w rezultacie masowe znoszenie martwych organizmów w dół rzeki.

DLUGOŚĆ DROGI DRYFOWANIA

Od przepływu i szybkości prądu oraz budowy migrującego organizmu zależy, w dużej mierze, odległość jaką jednorazowo pokonują zwierzęta. Przy małej szybkości prądu ($0-25 \text{ cm s}^{-1}$) 85% bezkręgowców przemieszcza się na odległość do 2 m, a przy 200 cm s^{-1} nawet do 20 m (TOWNSEND i HILDREW 1976). Oczywiście wielokrotne włączanie się w dryf pozwala im pokonywać znacznie większe odległości. Dystans ten wydłużają, nawet do kilkuset metrów, silne ulewę czy powodzie, które powodują poruszenie podłoża, i w konsekwencji powodują wymywanie fauny, a więc mają charakter katastroficzny (WATERS 1965, 1981).

Bardzo istotnym czynnikiem determinującym częstotliwość i długość drogi migracji bezkręgowców jest „wielkość” siedliska. W większym eksperymentalnym zbiorniku cyrkulacyjnym (WILLIAMS i MORE 1989), którego długość wynosiła 250 cm, a szerokość 14,5 cm, kielż *Gammarus pseudolimnaeus* dryfował 38 razy przebywając w tym czasie sumarycznie drogę 22,4 m, natomiast w mniejszym (jego parametry to 55 cm długości i 7,3 cm szerokości) dryfował tylko 7 razy przemieszczając się na odległość 3,04 m. Przytoczone wyżej „średnie” wartości osiągał kielż w ciągu nocy; w dzień były one znacznie niższe. Także w przypadku tego eksperymentu stwierdzono modyfikujący wpływ szybkości prądu na migrację; aktywność obunogów wykazywała dwuszczytowy rozkład — była wyższa zarówno przy minimalnych, jak i maksymalnych szybkościach prądu (TOWNSEND i HILDREW 1976).

Niewątpliwie dłuższe dryfowanie „wymuszone” jest w dużych rzekach przez znaczne odległości oddzielające preferowane przez poszczególne organizmy siedliska. Z reguły w takich

Należy podkreślić, że nie tylko podwyższenie, ale i redukcja przepływu może być przyczyną masowej migracji bezkręgowców. W tym przypadku czynnikiem determinującym ich ucieczkę jest spadek ilości tlenu rozpuszczonego w wodzie. W takich ekstremalnych warunkach ujawnia się też gradacja w szybkości opuszczania zagrożonej odwodnieniem strefy; w pierwszej kolejności opuszczają ją zwinni pływacy.

Warto wiedzieć, iż eksperymentalnie dryf katastroficzny bezkręgowców wywołano przy użyciu rotenonu (HELFRICH 1980, DUDGEON 1990), środka stosowanego zarówno przez Indian do połowu ryb, jak i przez ichtiologów do oceny wielkości populacji ryb.

rzekach szybkie osiągnięcie dna to najczęściej spotkanie z piaszczystym, mało zachęcającym do zasiedlenia przez wielu taksonów, podłożem (BENKE i współaut. 1991). Należy przy tym pamiętać, że odpowiednie siedlisko to nie tylko stopień granulacji podłoża nieorganicznego, ale także ilość i jakość zasobów pokarmowych (peryfitonu — glonów osiadłych na dnie). W eksperymencie dryfujące chruściki *Chimarra aterrima* błyskawicznie opuszczały preferowane przez siebie w naturalnych warunkach duże głazy, które przed doświadczeniem wysterylizowano, natomiast szybko zasiedlały mniejsze kamienie, ale z dobrze rozwiniętą warstwą peryfitonu (WALTON 1978).

Długość drogi dryfowania wydłużają także „mechaniczne środki transportu”, jakimi są na przykład oderwane od podłoża plechy glonu nitkowatego, bardzo pospolitej w naszych wodach, gałęzatk *Cladophora glomerata*. Plechy te są szczególnie licznie zasiedlone przez larwy ochotkowatych, których cały rozwój, łącznie z wylotem imagines, może się na nich odbywać. Dodatkowym atutem takiej płynącej wyspy jest mniejsza presja drapieżników, bowiem narybek o długości 2–3 cm, którego głównym pokarmem są larwy ochotkowatych, stroni od pływania tuż pod powierzchnią wody, unikając w ten sposób swoich prześladowców — żerujących ptaków i ssaków (POWER 1990). Wysoka częstotliwość znoszonych organizmów związanych z peryfitonem może być także wskaźnikiem zmian w wartościach przepływu (BRITAIN i EIKELAND 1988, WARD 1989, QUINN i HICKEY 1990).

Na długość drogi dryfowania ma jeszcze wpływ szereg innych czynników biotycznych, dotyczących zarówno samego organizmu (osobniki głodne oraz okaleczone dryfują częściej i na

większą odległość, ŁOMNICKI i SLOBODKIN 1966, WILLIAMS i LEVENS 1988), jak i konkurencji czy

drapieżnictwa, także ryb (RAEDER i MCARTHUR 1995).

DRYF BEHAVIORALNY

Światło wpływa na aktywność organizmów przez zmianę natężenia zachodzącą w ciągu doby oraz zmianę długości dnia i związane z tym pory roku. Dzienna lub nocna aktywność bezkręgowców, czyli dryf behawioralny, stymulowana jest w głównej mierze absolutnym natężeniem lub względnymi zmianami natężenia światła docierającego do ich siedlisk (ELLIOTT 1970). Ukazała się nawet praca określająca li-

czbę luksów niezbędnych do wywołania wzrostu aktywności (dryfu) niektórych gatunków (HANEY i współaut. 1983). Bardzo wyraźny trend do nocnego dryfowania wykazuje wiele bezkręgowców takich jak jętki, widelnice, ważki czy kielże (DANCE i HYNES 1979, SKINNER 1985). Znacznie mniej taksonów ma skłonności do częstszych migracji w ciągu dnia; są także gatunki aperiodyczne.

DLACZEGO ORGANIZMY DRYFUJĄ NOCĄ

Wzrost zagęszczenia dryfu tuż po zachodzie słońca uznali ELLIOTT (1967) i ALLAN (1982) jako efekt zwiększenia aktywności wielu organizmów w tym czasie. Osobniki o nocnej aktywności wychodzą o zmierzchu ze swoich kryjówek na powierzchnię kamieni lub innych elementów podłoża w poszukiwaniu żerowisk. Zachodzi wówczas ostra konkurencja o pokarm i przestrzeń. W efekcie tej nasilonej konkurencji część osobników traci kontakt z podłożem i jest porwana przez prąd wody. Ponieważ liczne bezkręgowce drapieżne są również aktywne w nocy, a więc i zwierzęta, które stanowią potencjalnie ich ofiary mogą uniknąć spotkania z drapieżnikami, jeżeli pozwalają unieść się prądowi. I co ważne, ten nocny trend do dryfowania staje się wyraźniejszy w miarę wzrostu osobników; młode (małe) organizmy z reguły nie wykazują okresowości unoszenia, natomiast aktywność starszych ma już charakter dobowych oscylacji. Nie wyklucza się także, iż proporcjonalnie wyższy udział dużych osobników w faunie znoszonej to, po części, ich większe narażenie na działanie sił płynącej wody.

Dlaczego jednak duże bezkręgowce są aktywne w nocy? Wydaje się, że chodzi o unikanie drapieżcy, który posługuje się wzrokiem. A takim niewątpliwie są ryby. Generalnie mechanizm lokalizacji ofiar przez ryby odżywiające się dryfem (głównie łososiowate, Salmonidae) jest nieco inny w porównaniu ze sposobem w jaki umiejscawiają swoje ofiary bezkręgowce. O ile w przypadku tych ostatnich do poszukiwania ofiar służą przede wszystkim mechano- i chemoreceptory, to łososiowatym postrzeganie ofiar umożliwia orientacja wzrokowa (CULP i współaut. 1991). Szczegółowa analiza strategii żerowania pstrąga dostarczyła danych o mechanizmach kształtujących dryf behawioralny bezkręgowców. Na podstawie relacji: wymiary

ciała jętek dryfujących i z przewodu pokarmowego pstrąga ALLAN (1982) stwierdził silniejszą presję żerujących ryb na duże osobniki w ciągu dnia, natomiast w nocy, w warunkach ograniczonej widoczności ofiar, wybiórczość pstrąga słabła. Tak więc unikanie dziennej migracji przez jętki o większych wymiarach można uznać za adaptację pozwalającą unikać intensywnego dziennego żerowania ryb. Jest to jeden z mechanizmów obronnych, który zwiększa dostosowanie pojedynczych ofiar i w skali populacji prowadzi do redukcji śmiertelności. Hipoteza, że dryfowanie nocą jest mechanizmem ochronnym przed wyżeraniem przez ryby została potwierdzona także przez inne badania; w dwu sąsiadujących kanałach, jeden zasiedlony rybami, odżywiającymi się organizmami unoszonymi, a drugi pozbawiony tych kręgowców, określano wymiary dryfujących bezkręgowców. Okazało się, że w pierwszym z nich chwymano większe ofiary w nocy, natomiast w drugim w ciągu dnia (MALMQUIST 1988). Panuje przekonanie, że selektywne wyżeranie większych form bentosu (najczęściej są to imigranty) przez ryby ma wpływ na kształtowanie stosunków ilościowych lub nawet składu jakościowego, modyfikuje tempo produkcji, a także stosunki konkurencyjne. Zwykle przy niskiej presji ryb większa jest przeciętna wielkość osobnika zoobentosu oraz wyższy udział drapieżców bezkręgowych w biomasie. Wykorzystywane przez ryby są też formy łatwo dostępne, takie jak poczwarki (KAJAK 1980).

FLECKER (1992) ocenił, w aspekcie historycznym, interakcje: ryby (pstrągi) — bezkręgowce (jętki z rodzaju *Baetis*). W Andach badał on dryf w strumieniach o szerokim zakresie nasilenia drapieżnictwa — od całkowicie pozbawionych tych kręgowców (wysoko w górach) do strumieni o wysokiej presji żerujących ryb (u

podnóży Andów). W strumieniach historycznie pozbawionych pstrągów nie stwierdzono różnic w zagęszczeniu jętek w toni wodnej między nocą i dniem, natomiast w strumieniach z progresywnie wzrastającym drapieżnictwem odnotowano stopniową zmianę behawioru niektórych taksonów — od aperiodyczności do wzmożonej aktywności nocą. Usunięcie ryb nie powodowało wtórnej aperiodyczności jętek z rodzaju *Baetis*, co zdaniem FLECKERA (1992) świadczy o genetycznie utrwalonym podłożu tego zachowania. Na obszarze tym udało się ustalić czas wzajemnego oddziaływania drapieżca-ofiara; pierwsze pstragi wprowadzono do tych strumieni około 60 lat przed badaniami.

Zmiana dobowej dobowej aktywności niekoniecznie musi być mechanizmem obronnym dużych bezkręgowców (FRIBERG i współaut. 1994). Ponowne, po kilkuletniej przerwie, pojawienie się substancji chemicznych wydzielanych przez ryby introdukowane do strumienia powodowało natychmiastowe unieruchomienie

dużych kielży. Niewątpliwie zmniejszenie lokomotorycznej aktywności dużych osobników w obecności ryb — jest mechanizmem korzystnym w aspekcie krótkoterminowym (zwiększa szansę przeżycia pojedynczych osobników), natomiast w dłuższym okresie czasu może prowadzić do ograniczenia wzrostu populacji.

Należy się zastanowić, czy i inne zwierzęta kręgowce wywołują podobną reakcję bezkręgowców. Ciekawe spostrzeżenia o braku odpowiedzi bentofauny na intensywne żerowanie pluszczy opublikowali JENKINS i ORMEROD (1996). W sztucznym strumieniu obserwowano bardzo opóźnioną reakcję organizmów zasiedlających dno, która nie zabezpieczała ich jednak przed wyżeraniem — zwinni pływacy uciekali w ton wodną lub odsuwali się od modelu dzioba ptaków dopiero przy dotyku lub przesuwania przez model podłoża (kamieni). Autorzy Ci przedstawili 4 alternatywne hipotezy próbujące wyjaśnić przyczyny takiego zachowania, jednak każda z nich wymaga weryfikacji.

PRZYCZYNY DRYFOWANIA BEZKRĘGOWCÓW

Jak wyżej odnotowano, dryfowanie jest po części efektem aktywności ruchowej zwierząt w poszukiwaniu pokarmu, które w rezultacie prowadzi do przypadkowych przesiedleń. Ale i same zwierzęta aktywnie przenoszą się do toni wodnej w poszukiwaniu nowych zasobów pokarmowych, zwłaszcza przy jego skupiskowym rozmieszczeniu. KOHLER (1985) sugeruje, że zależność między dostępnością a zapotrzebowaniem na pokarm determinuje celowe włączanie się w dryf, ograniczane głównie ryzykiem związanym z obecnością drapieżnika. Potwierdzeniem tej tezy może być fakt, iż w dryfie przeważają osobniki z pustymi przewodami pokarmowymi (ŁOMNICKI i SLOBODKIN 1966, WILLIAMS i LEVENS 1988). Tak więc, wyjaśnienie i zrozumienie „decyzji” podejmowanej przez potencjalne ofiary leży zatem w znalezieniu kompromisowego rozwiązania między zdobyciem pokarmu i równoczesnym uniknięciem bycia zjedzonym, zarówno przez bezkręgowce, jak i ryby. Takie kompromisowe rozwiązanie między wędrówkami behawioralnymi w poszukiwaniu zasobów pokarmowych i jednocześnie przeżyciem może prowadzić to specyficznej dla gatunku i stanowisk różnorodności w skłonności do nocnego dryfowania (CULP i współaut. 1991, POFF i współaut. 1991, FLECKER 1992). Jest to mechanistyczna interpretacja zachowań osobników, w kategoriach jego kosztów i zysków ponoszonych w zależności od tego czy dryfuje czy też nie.

Aktywne dryfowanie, o czym wyżej wspomniano, może być także formą ucieczki przed drapieżnymi bezkręgowcami. Znaczący wpływ na populacje swoich ofiar mają widelnice, ważki, niektóre chrząszcze i muchówki, budujące sieci chruściki i stułbie. Natomiast najczęstsze ofiary to muchówki, małe nimfy jętek czy widelnic lub też wioślarki (BRITAIN i EIKELAND 1988). Ale organizmy z toni wodnej (formy aktywnie pływające, pełzające ponad substratem czy biernie dryfujące) są łatwo utylizowane przez liczne drapieżce bezkręgowce. Stosunkowo łatwo są też likwidowane imigranty, które nie zbudowały jeszcze rurek i nie znalazły schronień w nowym środowisku. A zatem w wielu sytuacjach drapieżcy bezkręgowi działają jako mechanizm dostosowujący poziom obfitości ofiar do możliwości (pojemności) środowiska, likwidując po pierwsze osobniki mało aktywne, często słabe, niedokarmione, a więc w złej kondycji, niezdolne do ucieczki przed drapieżcą. Po drugie — szczególnie aktywne ruchliwe i migrujące, w poszukiwaniu pokarmu lub innych rekwizytów środowiska i przez wzmożoną ruchliwość często bezpośrednio kontaktujące się z drapieżcą. Tak więc, efektem konkurencji, której nasilenie zależy od warunków środowiskowych, jest powstawanie części populacji bardziej dostępnej dla drapieżcy i właśnie przez te cześć, w głównej mierze, odbywa się regulacja obfitości ofiar (KAJAK 1980). MINSHALL i PETER-

SEN (1985) sugerują zresztą, że dryfujące bezkręgowce reprezentują słabszą, genetycznie i fizjologicznie, część populacji. Hipoteza ta w znacznej mierze została potwierdzona wynikami badań WILTZBACH i CUMMINS (1989). Stwierdzili oni średnio trzykrotnie wyższą śmiertelność dryfujących osobników w porównaniu z organizmami osiadłymi na dnie; często jest ona spowodowana infekcją patogenów (VANCE 1996). Zanotowano również wyższą częstotliwość występowania okaleczonych zwierząt w dryfie. NILSSON (1986) uznał, że uszkodzone odnóża 13% populacji jętek w dryfie to wynik spotkania z drapieżnymi chruścikami. Co więcej, porównał on tę możliwość utraty części odnóży do adaptacji rozwiniętej u jaszczurek, a polegającej na możliwości odrzucenia ogona. Trzeba jednak podkreślić, że bezkręgowce z uszkodzonymi odnóżami stają się w naturalnych strumieniach tylko biernym elementem dryfu, łatwo eliminowanym przez drapieżniki (WILLIAMS i LEVENS 1988).

Eksperymenty i symulacja komputerowa ANHOLTA (1995) potwierdziły, iż pozostawanie w siedlisku jest strategią nadrzędną do migracji, dającej organizmowi, przeciw niewielką szansę na znalezienie korzystnego dla dalszego rozwoju habitatu.

Wykorzystywanie dryfujących zwierząt przez konsumentów wyższych poziomów troficznych to główne założenie produkcyjno-kompensacyjnego modelu, zaproponowanego przez WATERSA (1981). Jego zdaniem, fauna unoszona reprezentuje nadmiar produkcji w stosunku do pojemności środowiska. Według tego badacza

dryf powinien być skorelowany z zagęszczeniem — jeżeli zagęszczenie zbliża się do wydolności środowiska lub ją przekracza, a zasoby pokarmowe się wyczerpują, to dryf powinien wzrastać.

Inna jeszcze hipoteza, cykl kolonizacyjny MÜLLERA (1954) interpretuje dryf jako ciągłe przemieszczanie się larw w dół strumienia, prawdopodobnie w reakcji na przegęszczenie. Zubożeniu fauny dennej zapobiegają kompensacyjne loty dorosłych samic, składających jaja w górze strumienia. W związku ze znacznie niższym zagęszczeniem, a więc i niższą konkurencją o zasoby środowiska, wyższym wskaźnikiem urodzin, szybszym wzrostem kolonizatorów, wyższą przeżywalnością młodych larw w wyniku niższej konkurencji, wystarczy wylot kilku dorosłych samic (owady wodne wytwarzają dużo jaj, ich złoża zawierają od kilkudziesięciu do kilku tysięcy jaj), aby uzupełnić straty w górnym odcinku strumienia.

Dwie wyżej wymienione hipotezy próbują wyjaśnić tak zwany „paradoks dryfu” (HERSHEY i współaut. 1993, ANHOLT 1995) czyli utrzymywanie się zagęszczenia organizmów na dnie rzeki na pewnym poziomie, mimo ich ciągłego przemieszczania się w dół strumienia. Jednakże słabością cyklu kolonizacyjnego, zdaniem wielu hydrobiologów, jest słabe udokumentowanie zarówno przemieszczenia się populacji (larw) w dół cieku, jak i lotów samic w górę strumienia. Z kolei w przypadku modelu produkcyjno-kompensacyjnego, jego słabością jest brak zależności między zagęszczeniem bentofauny a ilością znoszonych zwierząt.

ROLA DRYFU W KOLONIZACJI SIEDLISK

Bardzo istotna funkcja dryfu to ciągłe penetrowanie środowiska; osobniki migrujące stanowią grupę ekspansywną, która dokonuje inwazji i zasiedleń na nowe tereny. MINSHALL i PETERSEN (1985) porównali rozwój struktury zgromadzeń bezkręgowców bentosowych w nowych, kamienistych siedliskach z modelem kolonizacji wysp oceanicznych MCARTHURA i WILSONA (1963). Ich zdaniem migracja „do” i „z” takich mikrosiedlisk odbywa się właśnie przez dryf. Migracja i zasiedlanie nowych odcinków dna rzek realizowane są przez tak zwanych „zwinnych pływaków” albo/ i przez wczesne stadia rozwojowe owadów, posiadające specjalne przystosowania do czynnego lub biernego przenoszenia się z miejsca na miejsce, o czym wyżej wspomniano. W pierwszej fazie kolonizacji różnorodność gatunkowa jest niska, a pionierami nowego siedliska cieków są właśnie

ruchliwe formy bentosu, takie jak jętki z rodzaju *Baetis*, kielże (Gammaridae), czy widelnice (Plecoptera), a zatem zgrupowanie bentofauny przypomina, pod względem obfitości i różnorodności, skład dryfującego bentosu. Ten wczesny etap kolonizacji trwa zresztą bardzo krótko, tylko 1–2 dni. Druga faza kolonizacji charakteryzuje się znacznym wzrostem różnorodności gatunkowej, tym wyższym i w ciągu dłuższego czasu osiąganym, im bardziej rozległe i mozaikowe jest opanowywane środowisko; może ona trwać do 32 dni. Ale już w tym kolejnym okresie nowo formujące się zgrupowanie różni się od składu dryfu.

WALLACE (1990) zwrócił też uwagę na sezonowy aspekt migracji. W okresie letnim wyższe tempo rekolonizacji charakteryzuje te grupy owadów, których uskrzydłone imagines pojawiają się z wysoką częstotliwością w powietrzu,

natomiast zimą skuteczniejszym sposobem w opanowywaniu nowych siedlisk jest dryfowanie. Dla organizmów, które nie mają w swoim rozwoju form powietrznych, wędrówki po podłożu cieków są jedyną możliwością zasiedlenia odcinków w górze rzeki. Zdaniem SÖDERSTRÖMA

(1987) migracje wodnych stadiów w górę cieków są bardzo efektywne i mogą rekompensować spływ 7–10%, a w szczególnych przypadkach, nawet do 40% bezkręgowców. Te wędrówki są jednak zagadnieniem stosunkowo słabo poznany.

ASPEKT MONITORINGOWY

Należy zwrócić uwagę na jeszcze jeden aspekt badań nad dryfem - aspekt monitoringowy. Niektóre grupy makrobezkręgowców bentosowych wykorzystywane są od wielu lat jako wskaźniki trofli i zanieczyszczeń rzek (METCALFE 1989); grupą dogodną do tego celu są, zdaniem niektórych ekologów, owady dominujące lub współdominujące w bentosie odcinków rzek o różnej rzędowości — muchówki z rodziny ochotkowatych (Chironomidae). Początkowo do oceny jakości wód pobierano larwy tych owadów z dna rzek. Jednakże od kilku lat, ze względu na pojawienie się dobrych kluczy do identyfikacji poczwerek i ich wylinek, podejmowane są także próby wykorzystania w monitoringu dryfujących wylinek poczwarkowych ochotkowatych. Decyduje o tym niższa pracochłonność przy zebraniu reprezentatywnych danych z toni wodnej, w porównaniu z próbami z dna rzeki. Jeżeli wziąć pod uwagę trwałość wylinek po-

czwarkowych ochotkowatych (pływają na powierzchni wody przed zatonięciem przez dwa dni), oraz fakt, że większość z nich w rzekach o środkowej rzędowości nie przepływa odcinka dłuższego od 100 m (RUSE i WILSON 1995), to należy się spodziewać, że zebrana kolekcja wylinek, zwłaszcza poczwerek, dobrze reprezentuje lokalną populację owadów i efektywność ustalania na ich podstawie różnorodności gatunkowej rzeki może być bardzo wysoka (SOPONIS 1980, WILSON 1992).

Ten, siłą rzeczy, krótki przegląd zagadnień związanych z dryfem miał za zadanie wykazać złożoność mechanizmów determinujących zagęszczenie bezkręgowców w toni wodnej rzek. Obecnie w wielu ośrodkach hydrobiologicznych prowadzone są eksperymenty, zwłaszcza z zakresu biotycznych oddziaływań, które próbują wyjaśnić wątpliwości wiele dotyczących roli dryfu w ekosystemach lotycznych.

DRIFT: NOT ONLY GENETIC AND CONTINENTAL

Summary

Downstream transport of benthic macroinvertebrates in rivers is called macroinvertebrate drift or water-borne transport. Since the experiments of MÜLLER (1954) and WATERS (1962, 1965, 1972) this phenomenon became the subject of serious inquiries. The accelerated information exchange in 1970s and 1980s and latter has revealed an immense complexity of this phenomenon.

Agile swimmers dominate the water column in rivers; among the insects there are many Ephemeroptera, some Diptera (especially Simuliidae), some Plecoptera and Trichoptera, while among the crustaceans: amphipods and isopods which are such agile swimmers.

Among abiotic factors the discharge of water was found to have the greatest influence on the drift density. Catastrophic drift results from the effect of floods or other events such as drought or influx of sewage and pesticides. Diel periodicity or behavioural drift (the number of drifting

animals usually is greater by night than by day) is the effect of avoidance of predators that rely on vision for prey capture (fishes). Thus the predation risk, greatest during the day and for large individuals, constrains the foraging activity of macroinvertebrates to hours of darkness. Three hypotheses explaining the role of drift in the functioning of lotic ecosystems are presented: the colonisation cycle (larval populations move downstream while adults fly upstream to breed there and thus to maintain the population), the production-compensation model (drift represents production in excess of the carrying capacity of the substrate) and the third that gives a more mechanistic and functional explanation of drift. In this last hypothesis the benefits for and costs to, individuals entering the drift are considered. Drift has an enormous colonisation potential and may also be used as the indicator of water quality.

LITERATURA

- ALLAN J. D., 1982. *The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a mountain stream.* Ecology 63, 1444–1455.
- ALLAN J. D., 1998. *Ekologia wód płynących.* PWN, Warszawa.
- ANDERSON N. H., LEKHMUL D. M., 1968. *Catastrophic drift of insects in a woodland stream.* Ecology 49, 198–206.
- ANDERWALD P. H., KONAR M., HUMPECH U. H., 1991. *Continuous drift samples macroinvertebrates in a large river, the Danube in Austria.* Freshwat. Biol. 25, 461–476.
- ANHOLT B. R., 1995. *Density dependence resolves the stream drift paradox.* Ecology 76, 2235–2239.
- ARMITAGE, P. D., CARPER, M. H., 1976. *The number, biomass and transport downstream of micro-crustaceans and*

- Hydra* from Cow Green reservoir (Upper Teesdale). *Freshwat. Biol.* 6, 425-432.
- BARNESE L. E., LOWE R. L., 1992. Effects of substrate, light, and benthic invertebrates on algal drift in small streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11, 49-59.
- BENKE A. C., HUNTER R. J., PARRISH F. K., 1986. Invertebrate drift dynamics in a subtropical blackwater river. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 5, 173-190.
- BENKE, A. C., PEARSON, K. A., DHAR, M. S., 1991. Population and community patterns of invertebrate drift in an unregulated Coastal Plain river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, 811-823.
- BERNER L. M., 1951. *Limnology of the lower Missouri River*. Ecology 32, 1-12.
- BRITAIN J. E., EIKELAND T. J., 1988. Invertebrate drift — a review. *Hydrobiologia* 166, 77-93.
- CELLOT B., 1989a. Macroinvertebrate movements in a large European river. *Freshwat. Biol.* 22, 45-55.
- CELLOT B., 1989 b. Rythme nycthemeral et distriburion verticale de la derive des macroinvertebres bentique dans grande riviere europeenne. *Arch. Hydrobiol.* 115 265-286.
- 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.
- DANCE K. W., HYNES H. B. N., 1979. A continuous study of the drift in adjacent intermittent and permanent streams. *Arch. Hydrobiol.* 87, 253-261.
- DUDGEON D., 1990. Benthic community structure and the effect of rotenone piscidae on invertebrate drift and standing stock in two Papua New Gwinea streams. *Arch. Hydrobiol.* 119, 35-53.
- ELLIOTT J. M., 1967. Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Arch. Hydrobiol.* 63, 202-237.
- ELLIOTT J. M., 1970. Diel changes in an invertebrate drift and the food of trout *Salmo trutta* L. *J. Fish. Biol.* 2, 161-165.
- ELLIOTT J. M., 1981. A quantitative study of the life cycle of the net-spinning caddis *Philopotamus montanus* (Trichoptera, Philopotamidae) in a Lake Discrit stream. *J. Anim. Ecol.* 50, 867-889.
- FERRINGTON L. C., 1984. Drift dynamics of Chironomidae larvae. 1. Preliminary results and discussion of importance of mesh size and level of taxonomic identification in resolving Chironomidae diel drift patterns. *Hydrobiologia* 114, 215-227.
- FLECKER A. S., 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* 73, 438-448.
- FLEITUCH, T., 1985. Macroinvertebrate drift in the middle course of the River Dunajec. *Acta Hydrobiol.* 27, 49-61.
- FRIBERG N., ANDERSEN T. H., HANSEN H. O., IVERSEN T. M., JACOBSEN D., KROJGAARD L., LARSEN S. E., 1994. The effects of brown trout (*Salmo trutta* L.) on stream invertebrate drift, with special reference to *Gammarus pulex* L. *Hydrobiologia* 294, 105-110.
- GRZYBKOWSKA M., 1991. Dryf makrobezkręgowców w rzekach. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.* 5, 167-183.
- GRZYBKOWSKA M., PAKULSKA D., JAKUBOWSKI H., 1987. Benthos and drift of invertebrates, particularly Chironomidae, in a selected cross-section profile of the River Widawka (Central Poland). *Acta Hydrobiol.* 29, 87-107.
- GRZYBKOWSKA, M., PAKULSKA D., JAKUBOWSKI H., 1990. Drift of coarse particulate organic matter (CPOM) in the lower course of two lowland rivers of Central Poland: Widawka and Grabia. *Ekol. Pol.* 40, 303-322.
- GRZYBKOWSKA M., SZCZEPKO K., TEMECH A., 1993. Macroinvertebrate drift in a large lowland river. *Acta Hydrobiol.* 35, 357-366.
- HANEY J. F., BEAULIEU T. R., BERRY R. P., MASON D. P., MINER C. R., McLEAN E. S., PRICE K. L., TROUT M. A., VINTON R. A., WEISS S. J., 1983. Light intensity and relative light change as factors regulating stream drift. *Arch. Hydrobiol.* 97, 73-88.
- HERSHEY A. E., PASTOR J., PETERSON B. J., KLING G. W., 1993. Stable isotopes resolve the drift paradox for *Baetis* mayflies in a arctic river. *Ecology* 74, 2315-2325.
- HELFRICH L. A., 1980. Effects of rotenone on macrobenthic invertebrates of a Pennsylvania stream. *Proc. Ann. Conf. S. E. Assoc. Fish & Wildl. Agencies* 32, 401-408.
- JENKINS R. K. B., ORMEROD S. J., 1996. The influence of a river bird, the dipper (*Cinclus cinclus*), on the behaviour and drift of its invertebrate prey. *Freshwat. Biol.* 35, 45-56.
- KAJAK Z., 1980. Benthos. [W:] *Ekologia wód śródlądowych*. TARWID K. (red.), PWN, Warszawa, str. 235-313.
- KALUGINA, N. S., 1959. O nekotorych vozrastnykh izmenenijach v stroenii i biologii licinok chironomid (Diptera, Chironomidae). *Trudy Vsesojuz. Gidrobiol. Obsc.* 9: 85-107.
- KOHLER S. K., 1985. Identification of stream drift mechanisms: an experimental and observational approach. *Ecology* 66, 1749-1761.
- KOŁODZIEJCZYK A., 1999. Dryf bezkręgowców a presja drapieżników. *Kosmos* 4, 519-526.
- ŁOMNICKI A., SLOBODKIN L. B., 1966. Floating in *Hydra littoralis*. *Ecology* 47, 881-889.
- MALMQVIST B., 1988. Downstream drift in Maderian levadas: tests of hypotheses relating to the influence of predators of the drift of insects. *Aquatic Insects* 10, 141-152.
- MINSHALL, G. W., PETERSEN, R. C., 1985. Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems. *Arch. Hydrobiol.* 104, 49-76.
- MCARTHUR R. H., WILSON E. O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17, 373-387.
- METCALFE, J. L. 1989. Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: history and present status in Europe. *Environ. Pol.* 60, 101-139.
- MÜLLER K., 1954. Investigations on the organic drift in north Swedish streams. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm* 35, 133-148.
- MÜLLER K., 1973. Life cycles of stream insects. *Aquilo, Ser. Zool.*, 14, 105-112.
- MÜLLER K., 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Systemat.* 5, 202-207.
- NILSSON C., 1986. The occurrence of lost and malformed legs in mayfly nymphs as a result of predator attacks. *Ann. Zool. Fenn.* 23, 57-60.
- OBI A., CONNER J. V., 1986. Spring and summer macroinvertebrate drift in the Lower Mississippi River, Louisiana. *Hydrobiologia* 139, 167-175.
- PERRY S. A., PERRY W. B., 1986. Effects of experimental flow regulation on invertebrate drift and stranding in the Flathead and Kootenai Rivers, Montana, U.S.A. *Hydrobiologia* 134, 171-182.
- PINDER, L. C. V., 1995. Biology of the eggs and first-instar larvae. [W:] *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. ARMITAGE P. D., CRANSTON P. S., PINDER L. C. V. (red.), Chapman & Hall, str. 87-106.
- POWER, M. E., 1990. Benthic turfs vs floating mats of algae in rivier food webs. *Oikos* 58, 67-79.
- POFF N. L., DECINO R. D., WARD J. V., 1991. Size-dependent drift responses of mayflies to experimental hydrologic variation: active predator avoidance or passive hydrodynamic displacement? *Oecologia* 88, 577-586.
- QUINN J. M., HICKEY C. W., 1990. Magnitude of effects of substrate particle size, recent flooding, and catchment development on benthic invertebrates in 88 New Zealand rivers. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 24, 387-409.
- RAEDER R. B., MCARTHUR J. V., 1995. The relative importance of refugia in determining the drift and habitat selection

- of predaceous stoneflies in a sandy-bottomed stream. *Oecologia* 103, 1–9.
- RUNDLE S. D., 1990. Microarthropod seasonality in streams of varying pH. *Freshwat. Biol.* 24, 1–21.
- RUSE L. P., WILSON R. S., 1995. Long-term assessment of water and sediment quality of the River Thames using chironomid pupal skins. [W:] *Chironomids: From genes to ecosystems*. CRANSTON P. (red.), CSIRO Publications, Melbourne, str. 113–124.
- SCHRAM M. D., GUNTER J. M., ENGLE D. B., 1998. Diurnal vertical distribution and drift of zooplankton in an ozark headwater stream pool. *J. Freshwat. Ecol.* 13, 47–54.
- SCULLION J., SINTON A., 1983. Effects of artificial freshets on substratum composition, benthic invertebrate fauna and invertebrate drift in two impounded rivers in mid-Wales. *Hydrobiologia* 107, 261–269.
- SKINNER W. D., 1985. Night-day drift patterns and the size of larvae of two aquatic insects. *Hydrobiologia* 124, 283–285.
- SÖDERSTRÖM, O., 1987. Upstream movements of invertebrates in running waters — a review. *Arch. Hydrobiol.* 111, 197–208.
- SOPONIS A. R., 1980. Taxonomic composition of Chironomidae (Diptera) in a sand-bottomed stream of Northern Florida [W:] *Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology*. MURRAY D. (red.), Pergamon Press, Oxford and New York, str. 163–169.
- STOREY A. W., PINDER L. C. V., 1985. Mesh-size and efficiency of sampling of larval Chironomidae. *Hydrobiologia* 124, 193–197.
- STATZNER B., 1997. Complexity of theoretical concepts in ecology and predictive power: patterns observed in stream organisms. [W:] *Ephemeroptera and Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics*. LANDOLD P., SARTORI M. (red.), MTL Fribourg, str. 211–218.
- TILLEY, L. J., 1989. Diel drift of Chironomidae in a pristine Idaho mountain stream. *Hydrobiologia* 174, 133–149.
- 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.
- TURCOTE P., HARPER P. P., 1982. Drift patterns in a high Andean stream. *Hydrobiologia* 89, 141–151.
- VANCE S. A., 1996. The effect of the mermithid parasite *Gasteromermis* sp. (Nematoda: Mermithidae) on the drift behaviour of its mayfly host, *Baetis bicaudatus* (Ephemeroptera: Baetidae): a trade — off between avoiding predators and locating food. *Can. J. Zool.* 74, 1907–1913.
- WALLACE, J. B., 1990. Recovery of lotic macroinvertebrate communities from disturbance. *Environ. Manag.* 14, 605–620.
- WALTON O. E., 1978. Substrate attachment by drifting aquatic insect larvae. *Ecology* 59, 1023–1030.
- WARD J. V., 1975. Downstream fate of zooplankton from a hypolimnial release mountain reservoir. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19, 1798–1804.
- WARD J. V., 1989. Riverine-wetland interactions. [W:] *Freshwater wetlands and wildlife*. SHARITZ R.R., GIBSON J.W. (red.), USODE Office of Scientific and Technical Information, Oak Ridge, Tennessee, str. 385–400.
- WATERS T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in streams. *Ecology* 46, 327–334.
- WATERS T. F., 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Ent.* 17, 253–272.
- WATERS T. F., 1981. Seasonal patterns in production and drift of *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minnesota. *Ecology* 62, 1458–1466.
- WILEY M. J., 1981. Interacting influences of density and preferences on the emigration rates of some lotic chironomid larvae (Diptera: Chironomidae). *Ecology* 62, 426–438.
- WILLIAMS C. J., 1982. The drift of some chironomid egg masses (Diptera: Chironomidae). *Freshwat. Biol.* 12, 573–578.
- WILLIAMS D. D., LEVENS G. P., 1988. Evidence, that hunger and limb loss can contribute to stream invertebrate drift. *N. J. Am. Benthol. Soc.* 7, 180–187.
- WILLIAMS D. D., MOORE K. A., 1989. Environmental complexity and the drifting behaviour of a running water amphipod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1520–1530.
- WILSON R. S. 1992. Monitoring organic enrichment of rivers using chironomid pupal exuvial assemblages. *Neth. J. Aquat. Ecol.* 26, 521–525.
- WILTZBACH M. A., CUMMINS K. W., 1989. An assessment of short-term depletion of stream macroinvertebrate benthos by drift. *Hydrobiologia* 185, 29–39.