Protok energije između vodenih i kopnenih ekosustava: leteća izmjena igrača

Čulig, Petra

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:012567

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

PROTOK ENERGIJE IZMEĐU VODENIH I KOPNENIH EKOSUSTAVA: LETEĆA IZMJENA IGRAČA

ENERGY FLOW BETWEEN AQUATIC AND TERRESTRIAL ECOSYSTEMS: FLYING SUBSTITUTION OF PLAYERS

SEMINARSKI RAD

Petra Čulig

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Marko Miliša

Zagreb, 2014.

Sadržaj

1. UVOD 2
2. ORGANSKA TVAR U RIJECI 3
2.1. Porijeklo organske tvari 3
2.1.1. Alohtoni unos 3
2. 1. 2. Zadržavanje i odlaganje 4
2. 2. Razgradnja organske tvari 5
2.2.1. Ispiranje 5
2. 2. 2. Omekšavanje 6
2. 2. 3. Fragmentacija 7
3. VODENI KUKCI 8
3. 1. Emergencija kukaca 8
3. 2. Vodeni kukci kao izvor hrane 9
3. 3. Utjecaj kakvoće lišća na emergenciju 10
4. ZAKLJUČAK 12
5. LITERATURA 14
6. SAŽETAK 18
7. SUMMARY 18

1. UVOD

Dinamika procesa u nekom ekosustavu rijetko je ograničena samo na njegove unutrašnje čimbenike. Ekosustav je heterogena skupina staništa koja se razlikuju prema ekološkim obilježjima kao što su vrsta i oblik podloge, temperatura, svjetlost, nutrijenti, produktivnost i raznolikost vrsta. Protok tvari i energije između staništa i ekosustava može znatno utjecati na lokalne populacije, biocenozu te hranidbenu mrežu.

Pojedine hranidbene mreže unutar staništa usko su povezane s protokom energije koja prelazi granice staništa. Prijenos tvari i organizama preko dodirne linije staništa može imati ključan utjecaj na strukturu zajednice. Energija naravno kola u svim smjerovima, ali općenito se može ustvrditi da neto izmjena energije teče od produktivnijih prema manje produktivnim staništima (sustavima). Unos resursa u neko stanište povećava produktivnost tog staništa.

Istraživanja se uglavnom bave jednosmjernim gibanjem energije. Međutim, sezonski vrhunci produktivnosti razlikuju se među staništima te se neto protok energije među njima može obrnuti. Dva staništa tako mogu uzajamno izmjenjivati resurse (Nakano i Murakami 2000).

Recipročne izmjene energije od velike su važnosti za tekućice u šumskim područjima umjerenih pojasa. Glavne okolišne odrednice tih staništa, svjetlost i temperatura, znatno variraju tijekom godine, a s njima i smjer kretanja resursa. Gorski (šumski) vodotoci uglavnom su oligotrofna staništa s niskom primarnom proizvodnjom i uvelike ovise o alohtonom unosu organske tvari (Vannote i sur. 1980). Najveći dio unesenog materijala čini otpalo lišće s okolnih stabala koje osigurava hranu i stanište za vodene beskralješnjake (Petersen i Cummins 1974.; Vannote i sur. 1980). S druge strane, vodeni kukci koji izlijeću iz rijeke predstavljaju hranu za priobalne predatore ptice, (šišmiše, guštere, pauke u određeno doba godine (Compson i sur. 2013). Na taj način rijeka i okolno područje trofički su povezani, a sezonske promjene u dotoku resursa mogu znatno utjecati na njihove konzumente.

Postoje brojna istraživanja o razgradnji otpalog lišća u vodi, no malo je poznato kako kakvoća otpalog lišća utječe na obrasce izlijetanja kukaca na površinu. Ovaj će rad dati pregled nekih dosadašnjih saznanja o porijeklu i sudbini otpalog lišća u rijeci, okolišnim

čimbenicima koji utječu na izlijetanje vodenih kukaca te pokušati povezati kvalitetu lišća s dinamikom emergencije.

2. ORGANSKA TVAR U RIJECI

Velik dio proučavanja ekologije zajednica lotičkih ekosustava otpada na istraživanje unosa, načine zadržavanja i nakupljanja organske tvari te procese razgradnje detritusa u vodotocima. Najznačajnije spoznaje tih istraživanja odnose se na povezanost kopna i vode te važnosti održavanja produktivnosti u malim šumskim tokovima koji većinu energije dobivaju unosom materijala s produktivnijeg kopna.

Dva su moguća izvora organske tvari u slatkovodnim ekosustavima: autohtona proizvodnja fotosintezom unutar korita ili alohtoni unos tvari iz okolnih staništa. Šumski vodotoci uglavnom su zasjenjeni krošnjama stabala te imaju nisku i konstantnu temperaturu što ograničava primarnu proizvodnju. U tom slučaju, autohtoni izvori organske tvari minimalno doprinose energetskim zalihama u riječnom koritu. Međutim, primarni proizvođači mogu imati utjecaja na funkcioniranje tih ekosustava kroz složene odnose razlagača i detritivora (Danger i sur. 2013).

2.1. Porijeklo organske tvari

2.1.1. Alohtoni unos

Unesena organska tvar je biljnog podrijetla - lišće i fragmenti lišća, cvjetni dijelovi, kora, drvo, plodovi i ostali biljni dijelovi. Iako sastav alohtone organske tvari varira s tipom vegetacije i lokacijom, najveći dio čini otpalo lišće, odnosno listinac. On služi kao temeljni izvor energije za vodenu hranidbenu mrežu. Količina unesene organske tvari iz šume u vodotok značajno koleba te ovisi o ekološkim i biološkim čimbenicima kao što su klima, vegetacija, vrsta tla, vrsta priobalne vegetacije, starost biljaka (prvenstveno stabala), i morfološke karakteristike riječnog korita.

Najveća količina alohtone organske tvari uđe u rijeku u određeno doba godine što ovisi o fenologiji dominantne vrste drveća. U listopadnim šumama umjerenog pojasa godišnji unos najveći je u jesen (Abelho 2001).

Unos alohtone organske tvari u vodotok ne ovisi samo o količini lišća otpalog s obližnje krošnje već i o fizičkim obilježjima obalnog područja i riječnog toka te o veličini toka. Veća količina alohtone organske tvari uđe u riječni tok u slučaju kad rijeka protječe kroz šumu tj. kad je priobalna zona uža. Količina alohtone organske tvari koja ulazi u rijeku s priobalne zone je manja (Campbell i sur. 1992). Manji vodotoci primaju relativno veću količinu alohtone organske tvari nego veći vodotoci (Benfield 1997). U veći vodotok ulazi manji postotak lišća dok je postotak drva veći u većim vodotocima (Cillero i sur. 1999).

2. 1. 2. Zadržavanje i odlaganje

Zbog jednosmjernog protoka vode kroz lotički ekosustav, listinac se transportira u nizvodne dijelove rijeke. Nakon što otpalo lišće bude uneseno u vodotok kreće se zajedno s vodom te je tako od male koristi za stanovnike rijeke osim ako se nekako ne zadrži (Dobson i Fried 1998). Zadržavanjem, listinac postaje dostupan za korištenje živom svijetu u vodi.

Zadržavanje unesene alohtone organske tvari u vodotoku ovisi i o hidrološkim prilikama i obilježjima podloge. Zadržavanju organske tvari doprinose veće nepravilnosti i vijugavost korita, nakupine organskih krhotina, broj slapišta odnosno ujezerenja, veća izloženost podlozi te manji protok vode (Raikov i sur. 1995; Diez i sur. 2000). Kanalizirani tokovi imaju nizak kapacitet zadržavanja organske tvari zbog malo sredstava zadržavanja (Haapala i Muotka 1998).

Mjesta su zadržavanja listinca u vodotoku brane nastale od nanosa krhotina organskog podrijetla (Chergui i sur. 1993). Brane povećavaju učinkovitost procesiranja listinca u manje frakcije što povećava broj korisnih izvora energije. Raznolikost i brojnost mikrostaništa nastalih na akumilacijama krhotina doprinose većoj gustoći makrozoobentosa i raznolikosti vrsta (Gerhard i Reich 2000).

U gornjim dijelovima toka gdje ima više brana i grančica u vodi lakše se zadržava fleksibilno i široko lišće dok se u donjim dijelovima toka s više oblutaka lakše zadržava tvrdo lišće (Chergui i sur. 1993). To znači da učinkovitost zadržavanja ovisi o međudjelovanju između vrste lišća i strukture na kojoj se zadržava (Abelho 2001).

2. 2. Razgradnja organske tvari

Krupna usitnjena organska tvar, CPOM (eng. *coarse particulate organic matter*) nakon što uđe u vodotok u procesu ispiranja (eng. *leaching*) oslobađa otopljeni organski materijal, DOM („dissolved organic matter“). Fizičkom abrazijom ili biološkom razgradnjom usitnjava se u fino usitnjenu organsku tvar, FPOM (eng. *fine particulate organic matter*) i vrlo finu usitnjenu organsku tvar, UPOM (eng. *ultrafine particulate organic matter),*ugrađuje se u biomasu heterotrofa i/ili metabolizira do CO_2. Većina unesenog CPOM-a pretvori se u FPOM, UPOM ili DOM koji su pogodniji za nizvodni transport (Cuffney i sur. 1990).

Ostaci viših biljaka u vodi se razgrađuju u tri faze: ispiranjem, omekšavanjem i fragmentacijom. Ispiranjem se gube topljive tvari, omekšavanje karakteriziraju kolonizacija mikroorganizama i truljenje, a fragmentacija se odvija fizičkom abrazijom ili komadanjem beskralješnjaka koji se hrane krupnim česticama.

Čestice se mogu i okrupniti i to tako da procijeđivači koji se hrane ultrafinim česticama probavom stvaraju fekalne pelete (zrnca) većih dimenzija nego što je unesena hrana.

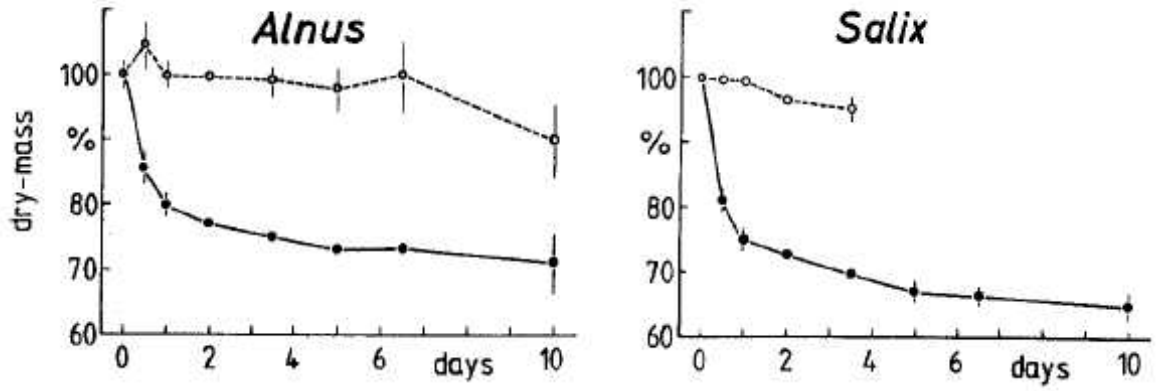
2.2.1. Ispiranje

Ispiranje topivih tvari iz lišća odvija se nakon što ono uđe u vodotok te se odvija uglavnom tijekom prva 24 sata (Nykvist 1933). Trajanje varira do 7 dana te može rezultirati u gubitku 4 - 42% početne mase (Abelho 2001). Proces je potpuno abiotički, a njime se gube jednostavni organski spojevi kao što su šećeri, karboksilne kiseline, aminokiseline te fenolni spojevi (Nykvist 1963; Petersen i Cummins 1974), ali i važni elementi poput fosfora i kalija (Tukey 1970; Jensen 1974).

Većina CPOM-a uglavnom u obliku listinca, postaje dostupna riječnoj zajednici neposredno nakon otkinuća sa stabla (Fisher 1977; Conners i Naiman 1984), prema tome u svježem stanju. Manji dio lišća u rijeku ulazi već osušen i to uglavnom nošen vjetrom s obale. Rezultati istraživanja ispiranja na svježem i suhom lišću razlikuju se. Suho lišće puno brže gubi na masi u procesu ispiranja u odnosu na svježe lišće (Gessner i Schwoerbel 1989). Lišće s većine listopadnog drveća nakon apscizije nije mrtvo već zadržava svoju cjelovitost i

vitalnost. Kutikula i epikutikularni voskovi zbog svoje hidrofobne prirode učinkovito štite topljive stanične sastojke od prodiranja vode. Sušenjem, biljno se tkivo nepovratno oštećuje, a kutikularni se pokrov gubi ili mijenja što dovodi do bržeg ispiranja. Slika 1. prikazuje razliku u gubitku mase između svježeg i suhog lišća johe (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) i vrbe (*Salix fragilis* L.). Lišće obje vrste brže gubi na masi kad je osušeno.

Sprječavanjem ispiranja topljivih spojeva, lišće zadržava visoku nutritivnu vrijednost. Svježe lišće tako predstavlja dobar izvor hrane slatkovodnim beskralješnjacima i mikroorganizmima te omekšavanje ne mora biti nužno za privlačenje detritivora.Veliku sposobnost zadržavanja hranjivih tvari imaju joha i vrba, najčešće drvenaste vrste priobalne zone (Gessner i Schwoerbel 1989). Za razliku od njih, s hrasta i bukve otpada već suho i smeđe lišće koje je sklonije ispiranju (Nykvist 1963).



Slika 1. Kinetika ispiranja svježeg (◦-----◦) i suhog (•-----•) lišća johe i vrbe (iz Gessner i Schwoerbel 1989)

2. 2. 2. Omekšavanje

Kolonizacija lišća mikroorganizmima kao što su gljive i bakterije može početi i prije unosa u vodotok. Najvažnija skupina gljiva koja naseljava listinac u vodi su hyphomicete. Njihovo naseljavanje počinje ubrzo nakon potapanja lišća te one dominiraju u prvoj fazi mikrobne razgradnje. Biomasa gljiva opada odmicanjem procesa nakon postizanja vrhunca naseljavanja (Bärlocher i Kendrick 1974) dok biomasa bakterija konstantno raste, međutim bakterije ne zamjenjuju gljive, već ih samo nadopunjuju svojim djelovanjem (Baldy i sur. 1995). Biomasa gljiva može činiti 94 - 100%, a produkcija gljiva može činiti 20 - 45% ukupne mikrobne proizvodnje ovisno o obilježjima lišća, vodotoka i vrsti gljiva (Baldy i

Gessner 1997). Važnost bakterija u procesu razgradnje raste što čestice organske tvari postaju manje. Mikroorganizmi stimuliraju razgradnju lišća izravno, omekšavajući tkivo, metabolizirajući ga te ugrađujući ga u vlastitu biomasu putem sekundarne proizvodnje i neizravno, povećavajući probavljivost detritusa za kukce usitnjivače (Bärlocher 1992).

Hyphomicete proizvode enzime za razgradnju biljnog tkiva. Za hidrolizu polisaharida ispuštaju pektinaze, hemicelulaze i celulaze. Međutim, hemiceluloza i celuloza mogu fizički i kemijski biti povezane s ligninom tvoreći lignocelulozu, čvrst kompleks koji hemicelulozu i celulozu čini manje izloženima djelovanju enzima. Stoga u procesu razgradnje na važnosti dobivaju neke bakterije koje mogu razgraditit lignocelulozu (Benner i sur. 1985).

Čimbenici koji utječu na djelovanje mikroorganizama u procesu razgradnje kemijska su svojstva vode, temperatura vode, kemijska te strukturna svojstva lišća. Tako kiseli okoliš ne pogoduje rastu gljiva, dok više otopljenih nutrijenata stimulira rast i razmnožavanje mikroorganizama. Niske razine otopljenog dušika i fosfora ograničavaju rast gljiva (Abelho 2001). Viša temperatura pogoduje rastu gljiva (Rowe i sur. 1996). Što se tiče kemijskog sastava lišća, fenolni su spojevi odbijajući za mikroorganizme, a njihovo djelovanje nastavlja se i nakon apscizije listova. Prepreke su mikroorganizmima također kutikula i čvrsta epiderma (Gessner 1989). Različita površina listova određuje sastav gljiva ovisno kako spore različitih vrsta gljiva prijanjaju za površine različitih vrsta lišća (Abelho 2001).

2. 2. 3. Fragmentacija

Fragmentacija odnosno raspadanje listinca na manje dijelove posljedica je fizičke abrazije ili djelovanja usitnjivača, a potpomognuta je omekšavanjem. Listinac se može rastrgati nošen strujom preko hrapavih površina, a razina raspada ovisi o protoku vode, brzini struje i turbulentnosti, ali i o čvrstoći lišća. Dok je fizička fragmentacija manje istražena uočena je važnost usitnjivača. Usitnjivači su skupina vodenih kukaca koji koloniziraju listinac i hrane se njime. Oni najviše pridonose fragmentaciji tijekom proljeća i ljeta kad je njihova abundancija najveća (Graça i sur. 2001).

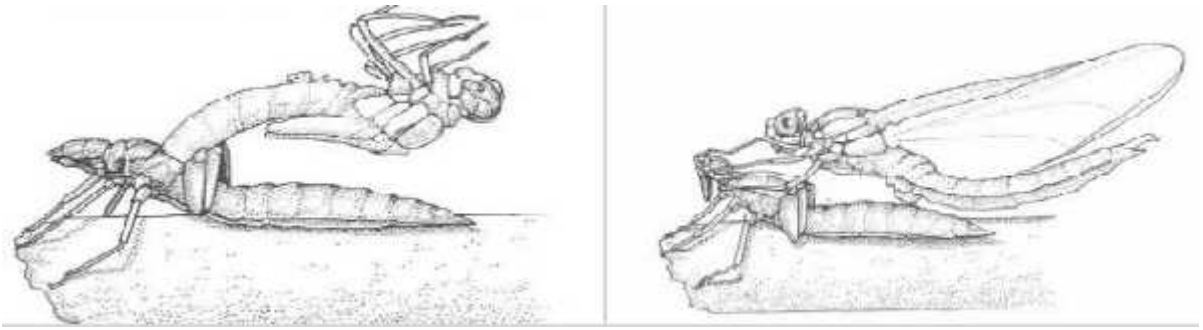
3. VODENI KUKCI

Kukci u vodenim ekosustavima svrstavaju se u hranidbene funkcionalne skupine koje se koriste kao ekološke jedinice umjesto biocenološkog pristupa analiziranjem vrsta. U tim skupinama kukci su kategorizirani prema načinu hranjenja i funkciji koju imaju u ekosustavu. U nisko produktivnim ekosustavima gdje je razgradnja detritusa glavni izvor energije važnu kariku predstavljaju usitnjivači, skupina kukaca koja se hrani otpalim biljnim materijalom te ga koristi kao stanište (Hershey i sur. 2009).

3. 1. Emergencija kukaca

Emergencija je proces u kojem se nimfe hemimetaboličkih vodenih kukaca preobražavaju u odrasle jedinke te u kojem iz kukuljica holometaboličkih kukaca izlaze odrasle jedinke i izlijeću iz vode. Time počinje zadnja faza njihovog života u kojoj se razmnožavaju. Emergencija je vrlo opasan proces u kojem je tijelo kukca izloženo velikim naporima (Graham i Vinebrooke 2007). Kukac izlazi iz vode i ima mekanu kutikulu (Sl. 2.) te mora čekati dok mu se ne osuše krila kako bi mogao poletjeti (Gullan i Cranston 2005). U toj je fazi njihova smrtnost najveća, a najveća prijetnja su im priobalni predatori (http://aps.group.shef.ac.uk/level-4-web-sites/l4-students-09/jaggard-sarah/forthyr-dissertation-for-website.pdf).

Ephemeroptera (vodencvjetovi), Plecoptera (obalčari) i Trichoptera (tulari) (EPT) obično emergiraju od svibnja do lipnja, a Diptera (dvokrilci) u toplijim mjesecima (Baxter i sur. 2005). U prosjeku, 10 000 - 20 000 kukaca po metru kavadratnom emergira godišnje. Nakon emergencije slijedi rasprostranjivanje i osvajanje novih staništa u potrazi za hranom ili partnerom (Malmqvist 2002). Neki se kukci ipak roje vrlo blizu staništa s kojeg su izletjeli – prvenstveno se radi o stenovalentnim kukcima koji obitavaju na izvorišnim područjima. Lateralna disperzija važna je u odnosu prema predatorima jer kad napuste relativnu sigurnost vodenog staništa susreću se s novim predatorima (http://classes.warnercnr.colostate.edu/fw400/files/2011/09/FW400-Terr-Aquat-Linkages-magazine-2008.pdf). Na emergenciju kukaca najviše utječu temperatura vode i fotoperiod koji potiču razvoj ličinaka. Na staništima s relativno stalnom temperaturom vode važnu ulogu ima trajanje izloženosti Sunčevu svjetlu (Ivković i sur. 2013).



Slika 2. Emergencija vodencvijeta: rastvaranje kutikule na dorzalnom dijelu i odrasli kukac pred polijetanje (Preuzeto i prilagođeno iz Gullan i Cranston 2005).

3. 2. Vodeni kukci kao izvor hrane

Kukci koji emergiraju predstavljaju važan izvor hrane priobalnim grabežljivcima, a posebno su prikladni u određena doba godine kad je biomasa kopnenih kukaca manja (Nakano i Murakami 2001). Kao dodatna hrana važni su za ptice, guštere, šišmiše, ali i člankonošce poput pauka i insektivornih kukaca (Paetzhold i sur. 2005). Vodeni kukci mogu činiti glavninu prehrane priobalnim paucima te se biomasa pauka smanjuje kako raste udaljenost od rijeke (Baxter i sur. 2005; Burdon i Harding 2008). Gustoća populacija ptica koje se hrane kukcima, bilo u zraku (npr. muharice) bilo skupljajući ih s lišća, također je veća u priobalnom području. Emergirajući kukci čine velik dio njihove prehrane (Gray 1993; Iwata 2003). Gušterima su ovi kukci također važan plijen. U vrijeme emergencije, gušteri prijeđu s kopnenih izvora hrane na vodene kukce (Sabo i Power 2002).

Prepletenim se rijekama glavni tok račva na više manjih tokova koji su odijeljeni šljunčanim nanosima. Takve rijeke karakterizira visok omjer površine priobalne zone naspram površine vodotoka. Šljunčane obale naseljavaju insektivorni člankonošci, najvećim dijelom pauci, kornjaši iz porodica Staphylinidae (kusokrilci) i Carabidae (trčci) te mravi (Paetzhold i sur. 2005). Glavninu energije dobivaju konzumirajući vodene kukce. Vodeni kukci ispužu na šljunčane obale gdje se neko vrijeme zadrže sušeći krila te tako bivaju lagan plijen prizemnih člankonožaca. Priobalni člankonošci su pak trofička spona s višim trofičkim razinama jer su hrana gušterima, šišmišima, rovkama i pticama (Thiele 1977; Forster i Forster 1999).

Različite skupine vodenih kukaca emergiraju u različito doba godine te su tako nisu stalan izvor hrane kopnenim predatorima. To utječe i na gustoću predatora duž obale. Potrebe

obalnih predatora za vodenim izvorima hrane također variraju tokom godine, no taj fenomen bolje objašnjava različita dostupnost kopnenih izvora hrane. Obalni člankonošci najviše koriste vodene izvore hrane u proljeće i jesen što se poklapa s emergencijom vodenih kukaca. Ta činjenica se ponajviše odnosi na trčke čija je abundancija najveća u navedena razdoblja zbog njihovih životnih ciklusa. Pretpostavka je da su njihovi životni ciklusi prilagodba upravo na uzorke emergencije vodenih kukaca (Paetzhold i sur. 2005).

3. 3. Utjecaj kakvoće lišća na emergenciju

Organska tvar alohtonog porijekla glavni je izvor hrane kukcima usitnjivačima u njihovoj ličinačkoj fazi. Usto pruža stanište i ostalim vodenim kukcima. Kemijska svojstva i struktura lišća određuju sastav ličinačkih kolonija, njihovu abundanciju i biomasu. Razlike u kvaliteti lišća utječu i na broj emergirajućih kukaca te vrijeme izlaska. Kukci odabiru lišće prema čvrtoći, sadržaju nutrijenata i sekundarnih spojeva.

U nedavnom istraživanju, Compson i suradnici (2013) uspoređivali su utjecaj kvalitete lišća dviju vrsta topola, fremontske (*Populus fremontii* S. Watson) i uskolisne (*P. angustifolia* James), na emergenciju kukaca (Sl. 3 i 4.). Iz lišća vrste *P. angustifolia*, koja ima veći udio obrambenih tvari (tanini, lignin) od vrste *P. fremontii*, izašlo je više kukaca što je bilo suprotno od očekivanja. Autori su postavili tri hipoteze za objašnjenje tih rezultata. Prva i glavna pretpostavlja da je fizička struktura lišća važnija od ostalih svojstava kao što su fitokemija i sadržaj nutrijenata zbog toga što osigurava stanište i zaštitu od predatora. Lišće fremontske topole slijepi se u lisnate naslage kad je mokro, dok lišće uskolisne topole stvara heterogenije strukture osiguravajući više prostora za naseljavanje. Treba napomenuti da su dominanatna skupina kukaca u ovom slučaju bili skupljači koji vjerojatno nisu jeli lišće već su ga koristili za stanište. Druga hipoteza o većem broju kukaca na lišću uskolisne topole pretpostavlja da se brže razgrađujuće lišće fremontske topole prije ispralo te mu je ostalo malo nutrijenata koji bi koristili kukcima. Na fremontskoj je topoli stoga bilo više filtratora dok sakupljačima i usitnjivačima više odgovara dulja dostupnost ugljika i struktura čvršće uskolisne topole. Treća hipoteza ističe razliku u sastavu mikroorganizama na lišću pojedinih vrsta topole. Na uskolisnoj topoli bila je veća abundancija gljiva koje modificiraju strukturu lišća povećavajući njegovu kvalitetu što ga čini ukusnijim usitnjivačima. Gljive osim što omekšavaju listinac mogu i same biti hrana kukcima. Lišće koje se sporo razgrađuje

pridonijelo je 25 % većoj stopi emergencije nego lišće kojem je za razradnju potrebno manje vremena. Duže trajanje razgradnje osigurava izvore hrane tijekom dužeg razdoblja. Lišće koje se brzo razgrađuje ima prednost u većoj raznolikosti kukaca zbog velike količine nutrijenata koja je na raspolaganju kukcima usitnjivačima (Compson i sur. 2013).



Slika 3. Lišće fremontske topole (*Populus fremontii* S. Watson) (preuzeto s http://calphotos.berkeley.edu)



Slika 4. Lišće uskolisne topole (*P. angustifolia* James) (preuzeto s http://calphotos.berkeley.edu)

4. ZAKLJUČAK

Šumski su vodotoci ekosustavi s niskom primarnom proizvodnjom, stoga glavninu energije dobivaju iz alohtonih izvora. Najveći udio alohtone organske tvari čini otpalo lišće s priobalne vegetacije. Što je više drvenastih vrsta i što su one bliže vodotoku, više će listinca završiti u koritu rijeke.

Manji vodotoci koje natkrivaju krošnje drveća primaju više lišća nego široki vodotoci koji nisu natkriveni krošnjama cijelom površinom. Više će lišća također ući u vodu ako vodotok meandrira, tj. ako je većom dužinom u doticaju s vegetacijom. U tekućicama se zajedno s vodom kreće i organska tvar te su važne nakupine većih ostataka organske tvari na kojima se zadržava uneseni listinac i koje predstavljaju staništa kukaca iz skupine usitnjivača.

Lišće koje se dugo razgrađuje duže opskrbljuje kukce s izvorom nutrijenata, a lišće koje se sporo razgrađuje privlači više vrsta kukaca, stoga će više kukaca emergirati s područja gdje ulazi listinac s različitih biljnih vrsta.

Listinac se u vodi razgrađuje i pomoću mikroorganizama čije se djelovanje nadopunjuje s aktivnošću usitnjivača. Gljive i bakterije omekšavaju listinac koji je onda kukcima probavljiviji, ali i same privlače kukce koji se njima hrane. Razgradnja listinca složen je proces koji uz abiotičko djelovanje obuhvaća i više trofičkih i evolucijskih razina te je važna dionica u kruženju energije između kopna i vode.

Vodeni kukci koji se hrane listincem vraćaju dio energije unesene s kopna natrag u kopneni ekosustav osiguravajući egzistenciju njihovim predatorima koji prenose energiju dalje u ekosustav. Važno je razumjeti načine kruženja energije između dvaju ekosustava i shvatiti njihovu povezanost u obliku recipročnih izmjena organske tvari.

Listinac s kopna nije važan samo zbog prehrane vodenih kukaca, već osigurava i stanište ličinkama koje se mogu, ali i ne moraju njime hraniti što rezultira brojnijom emergencijom. Za stvaranje staništa značajnije su vrste drveća čije je lišće čvršće i teže razgradivo čime se dulje zadržava u vodi i stvara heterogenije nakupine.

Rijeka i njezina priobalna zona trebaju se promatrati kao cjelina i u svrhu njihove zaštite treba nastojati ne odvajati ih. Priobalno drveće od velike je važnosti za vodene kukce nakon čega i za njihove kopnene predatore, stoga je bitno očuvati raznolikost biljnih vrsta uz vodotok. Kako bi se energija iz listinca u vodi maksimalno iskoristila potrebna je veća i

raznolikija podloga zbog čega se korito rijeke ne bi trebalo mijenjati. Najviše štete u funkcioniranju ekosustava donosi kanaliziranje rijeka pri čemu nedostaje priobalne vegetacije i mikrostaništa u vodi te dolazi do prekida u kruženju tvari i energije. Time nije ugrožen samo vodeni ekosustav već i kopneni koji se prostire na puno većoj površini.

5. LITERATURA

Abelho M., 2001. From litterfall to breakdown in streams: a review. *TheScientificWorld* **1**, 656-680

Baldy V., Gessner M.O. 1997. Towards a budget of leaf litter decomposition in a first-order woodland stream. *C. R. Acad. Sci. III-Vie.* **320**, 747–758.

Baldy V., Gessner M.O., Chauvet E. 1995. Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* **74**, 93–102.

Bärlocher F., Ed. 1992. *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes*. Ecological Studies, Vol. 94. Springer-Verlag, Berlin.

Barlocher F., Kendrick B. 1974. Dynamics of the fungal populations on leaves in a stream. *J. Ecol.* **62**, 761-791.

Baxter C. V., Fausch K.D., C, Saunders C.W. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* **50**, 201–220.

Benfield E. F., 1997. Comparison of litterfall input to streams. J. *N. Am Benthol. Soc*. **16**, 104-108. (U *Stream Organic Matter Budgets*. Webster J R., Meyer J. L., Eds *J. N. Am. Benthol. Soc*. 16, 3-161.)

Benner R., Newell S. Y., MacCubbin A. E., Hodson R. E. 1984. Relative contributions of bacteria and fungi to rates of degradation of lignocellulose detritus in salt marsh sediments. *Appl. Environ. Microbial.* **48**, 36-40.

Burdon F. J., Harding J.S. 2008. The linkage between riparian predators and aquatic insects across a resource spectrum. *Freshwater Biology* **53**, 330-346.

Campbell I. C., James K. R., Hart B. T., Devereaux A., 1992. Allochtonous coarse particulate organic material in forest and pasture reaches of two south-eastern Australian streams. I. Litter accession. *Freshwater Biol*. **27**, 314-352.

Chergui H., Maamri A., Pattee E. 1993. Leaf litter retention in two reaches of a Moroccan mountain stream. *Limnologica* **23**, 29–37.

Cillero C., Pardo I., Lopez E. S., 1999. Comparison of riparian vs. over stream trap location in the estimation of vertical litterfall inputs. *Hydrobiologia* **416**, 171-179.

Compson Z. G., Adams K. J., Edwards J. A., Maestas J. M., Whitham T. G., Marks J. C., 2013. Leaf litter quality affects insect emergence: contrasting patterns from two foundation trees. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-013-2643-6

Cuffney T.F., Wallace J.B., Lugthart G.T. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biol.* **23**, 281–299.

Danger M., Cornut J., Chauvet E., Chavez P., Elger A., Lecerf A., 2013. Benthic algae stimulate leaf litter decomposition in detritus-based headwater streams: a case of aquatic priming effect? *Ecology*, **94(7)**, 1604-1613

Díez J. R., Larrañaga S., Elosegi A., Pozo J., 2000. Effect of removal of wood on streambed stability and retention of organic matter. *J. N. Am. Benthol. Soc*. **19**, 621-632.

Dobson M., Frid C., 1998. *Ecology of Aquatic systems*. Longman, Essex.

Gerhard M., Reich M. 2000. Restoration of streams with large wood: effects of accumulated and builtin wood in channel morphology, habitat diversity and aquatic fauna. *Int. Rev. Hydrobiol.* **85**, 123–137.

Gessner M.O., Schwoerbel J. 1989. Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Arc. Hydrobiol* **115**, 81-90.

Graça M.A.S., Ferreira R.C.F., Coimbra C.N. 2001. Litter processing along a stream gradient: the role of invertebrates and decomposers. *J. N. Am. Benthol. Soc.* in press.

Gray L. J. 1993. Response of insectivorous birds to emerging aquatic insects in riparian habitats of a tallgrass prairie stream. *American Midland Naturalist* **129**, 288-300.

Haapala A., Muotka T., 1998. Seasonal dynamics of detritus and associated macroinvertebrates in a channelized boreal stream. *Arch. Hydrobiol*. **142**, 171-189.

Hershey, A.E., Lamberti G.A., Chaloner D.T., Northington R.M. 2009. Aquatic insect ecology. U J.H. Thorp and A. P. Covich (Eds.). *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates (Third Edition).* Elsevier, New York. 659-694

Ivković M., Miliša M., Previšić A., Popijač A., Mihaljević Z. 2013. Environmental control of emergence patterns: Case study of changes in hourly and daily emergence of aquatic insects at constant and variable water temperatures. *International Review of Hydrobiology* **98**, 104-115.

Iwata, T., Nakano S., Murakami M. 2003. Stream meanders increase insectivorous bird abundance in riparian deciduous forests. *Ecography* **26**, 325-337.

Malmqvist, B. 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology* **47**, 679-694.

McGeorge J.E., Jagoe C.H., Risley L.S., Morgan M.D. 1991. Litter decomposition in low pH streams in the New Jersey Pinelands. *Verh. Int. Verein. Limnol.* **24**, 1711–1714.

Nakano S., Murakami M. 2001. Reciprocal subsidies: Dynamics interdependence between terrestrial and aquatic food webs. PNAS 98/1, 166-170.

Nykvist N. 1963. Leaching and decomposition of water-soluble organic substances from different types of leaf and needle litter. *Stud. For. Suecica* **3**, 1-29.

Paetzold A., Schubert C.J., Tockner K. 2005. Aquatic Terrestrial Linkages Along a Braided-River: Riparian Arthropods Feeding on Aquatic Insects. *Ecosystems* **8**, 748-759.

Petersen R.C., Cummins K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwat. Biol*. **4**, 343-368.

Raikow D. F., Grubbs S. A., Cummins K. W., 1995. Debris dam dynamics and coarse particulate organic matter retention in an Apalachian Mountain stream. *J. N. Am. Benthol. Soc*. **14**, 535-546.

Rowe J.M., Meegan S.K., Engstrom E.S., Perry S.A., Perry W.B. 1996. Comparison of leaf processing rates under different temperature regimes in three headwater streams. *Freshwater Biol.* **36**, 277–288.

Sabo, J. L., Power M.E. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* **83**, 1860-1869.

Tukey H.B. 1970. The leaching of substances from plants. *Annu. Rev. Plant Physiol*. **21**, 305-324.

Vannote, R. L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**, 130-137.

Webster J.R., Benfield E.F., 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst*. 17, 567-594.

http://aps.group.shef.ac.uk/level-4-web-sites/l4-students-09/jaggard-sarah/forthyr-dissertation-for-website.pdf

http://classes.warnercnr.colostate.edu/fw400/files/2011/09/FW400-Terr-Aquat-Linkages-magazine-2008.pdf

http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0000+0000+0110+0637

http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0000+0000+0110+0240

6. SAŽETAK

Kolanje energije nije ograničeno samo na jedan ekosustav već se na dodiru dvaju ekosustava odvija uzajamna izmjena resursa. Vrhunci produktivnosti razlikuju se između ekosustava te se njihovom izmjenom mijenja i strujanje energije. Oligotrofni lotički ekosustav glavninu energije dobiva alohtonim unosom organske tvari u obliku listinca. Listinac koriste vodeni kukci za hranu i stanište. Vodeni kukci koji izlijeću iz vode hrana su priobalnim predatorima. Na taj se način dio energije unesen s kopna vraća natrag u vrijeme niske biomase kopnenog plijena. Na brojnost kukaca i njihovu raznolikost utječe i kvaliteta otpalog lišća. Važno je razumjeti povezanost kopnenih i vodenih ekosustava kako bi se učinkovito provodila njihova zaštita.

7. SUMMARY

The circulation of energy is not confined to a single ecosystem but there is a reciprocal subsidy transfer between adjacent habitats. Peak productivities in adjacent ecosystems can alternate thus changing the direction of energy flow. The most of its energy in an oligotrofic lotic system provides from outside (allochtonus) sources. Mostly in form of leaf-litter. Aquatic insects use leaf-litter as food and habitat. Emerging insects provide food sources for riparian predators. This is the way that energy once entered the stream comes back to the land in a time of low terrestrial prey biomass. The abundance of insects and their diversity is affected by the quality of fallen leaves. It is important to understand the connection between terrestrial and aquatic acosystems in order to effectively implement their protection.