

STANISŁAW
CZACHOROWSKI

CHRUŚCIKI
(Trichoptera)

JEZIOR
POLSKI

charakterystyka
rozmieszczenia
larw

1. WSTĘP

1.1. OKREŚLENIE PROBLEMU BADAWCZEGO

Chruściki (*Trichoptera*) są jedną z ważniejszych grup owadów wodnych. Liczba gatunków współcześnie występujących na świecie szacowana jest na około 7–8 tysięcy. W Europie żyje ich ponad 900, zaś w Polsce do tej pory udokumentowano występowanie ponad 260.

Jest to rząd owadów o przeobrażeniu zupełnym. Larwy zasiedlają środowisko wodne, zaś imagines prowadzą lądowy tryb życia. Pełny cykl życiowy trwa zazwyczaj jeden rok. Tylko niektóre gatunki z rodziny *Hydroptilidae* mają dwie generacje w roku lub cykl życiowy trwa dwa lata (niektóre gatunki żyjące w zimnych źródłach czy strumieniach). Larwy są bardzo zróżnicowane morfologicznie i ekologicznie. Nieliczne gatunki w stadium larwalnym prowadzą wolny tryb życia, większość buduje przenośne domki, część norki lub sieci łowne. Żyją we wszystkich typach wód śródlądowych oraz niektórych estuariach. Najbogatsza pod względem ilościowym i jakościowym fauna chruścików występuje w potokach, strumieniach i rzekach górskich. Bardzo bogata jest fauna jezior i rzek nizinnych. Mniej chruścików zasiedla drobne zbiorniki okresowe oraz źródlika, a tylko nieliczne wody torfowiskowe. Chruściki stanowią przeciętnie 10–30% gatunków owadów wodnych w ciekach i 7–25% w wodach stojących, zaś procentowy udział osobników jest bardziej zróżnicowany i wynosi 4–54% wszystkich owadów wodnych (Higler 1981).

Larwy chruścików reprezentują niemalże wszystkie konsumenne formy odżywiania się. Są wśród nich drapieżcy (*Rhyacophilidae*, *Polycentropodidae*), detrytusofagi (*Philopotamidae*, *Limnephilidae*), fitofagi (*Hydroptilidae*, *Leptoceridae*), gatunki wszystkożerne (*Limnephilidae*, *Phryganeidae*, *Molannidae*). Niektóre są wyspecjalizowanymi glonojadami (*Hydroptilidae*) lub żywią się gąbkami (*Leptoceridae*: *Ceraclaea*). Ze względu na sposób pobierania pokarmu oraz na wielkość cząstek pokarmowych (funkcjonalne grupy troficzne) wyróżnić możemy: aktywnych drapieżców (*Rhyacophilidae*), filtratorów (*Hydropsychidae*, *Brachycentridae*), zbieraczy (*Leptoceridae*, *Molannidae*), rozdrabniaczy (*Limnephilidae*) czy

wysysaczy-glonopijców (*Hydroptilidae*). Wśród chruścików znajdują się gatunki o bardzo zróżnicowanych strategiach życia i walencji ekologicznej. Z powyższych względów owady te są interesujące jako obiekty badawcze same w sobie oraz jako bioindykatory zjawisk i procesów ekologicznych zachodzących w wodach śródlądowych, w tym także w jeziorach.

Larwy chruścików są stałym i licznym elementem makrobentosu jezior. Ich występowanie jest zasadniczo ograniczone do litoralu i tylko wyjątkowo spotykane są głębiej (Rzóska 1935; Moon 1936; Romaniszyn 1954; Okland 1964; Nocentini 1966; Kajak i in. 1968; Kajak i Dusoge 1971, 1976; Solem 1973; Resh i in. 1983; Barton 1986; Kornijów 1988; Czachorowski 1989a, 1992, 1993a, 1994b). W rozmieszczeniu pionowym zauważa się dwa maksima liczebności: w najpłytszym litoralu oraz w strefie elodeidów (Czachorowski 1993b). Najczęściej chruściki licznie występują do głębokości 5–10 m i tylko wyjątkowo można je spotkać na głębokości 40 m (Fehlmann 1912) lub nawet 84 m (Despax 1951).

Zagęszczenie chruścików w litoralu jezior jest bardzo zróżnicowane. W jeziorach Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego wynosiło od 2–7 do 104–157 os./m² (Kornijów 1988). W jez. Druzno zagęszczenie chruścików wahało się od 400 do 433 os./m³ w rogatku, 866 w rdestnicach, 1666 w osocze do blisko 9 tys. w wywłóczniku. W przeliczeniu na biomasę udział chruścików wynosił od 0,75 do 81 g/m³. W roślinności nimfeidów liczebność chruścików jest dużo mniejsza i wynosi od 4 do 14 os./m³, zaś biomasę od 0,5 g do 2,6 g/m³ (Karassowska i Mikulski 1966). W jeziorach Finlandii samych tylko chruścików z rodziny *Hydroptilidae* na dnie o powierzchni 1 m² zanotowano średnio 1276 w litoralu kamienistym i 49–130 w litoralu piaszczystym (Bagge 1987b). W różnych siedliskach Jeziora Charzykowskiego liczebność chruścików wahała się od 44 do 5,5 tys. os./m² (Romaniszyn 1954). Także i inne dane ilustrują zależności pomiędzy liczebnością i biomasą chruścików od siedliska, głębokości i trofii jeziora (Okland 1964; Kajak i in. 1968; Opaliński 1971; Pieczyńska 1972; Pereyra-Ramos 1981; Dusoge i in. 1985; Harvey i McArdle 1986; Brandt i Berg 1987; Krno 1988; Kornijów 1989a, b). Zagęszczenie larw zmienia się w ciągu roku (Giziński 1967; Czachorowski 1993b). Udział chruścików w produkcji wtórnej litoralu można uznać za znaczący, gdyż przykładowo roczna produkcja chruścików w jeziorze Maarsseveen (Holandia) wynosiła 28% produkcji wszystkich owadów wodnych w siedlisku moczarki (70 kg biomasy) i 34% wśród rdestnic (64 kg produkcji rocznej) (Higler 1981).

Ekologiczne znaczenie *Trichoptera* w jeziorach wynika ze znacznej liczebności larw, relatywnie dużego udziału w biomasie makrobentosu litoralu oraz obecności wśród większości konsumentek grup troficznych. Podkreślić jednak należy, iż brakuje uogólnień i dobrego rozeznania w strefowym rozmieszczeniu larw chruścików w jeziorach. Lepiej pod tym względem poznane są cieki, zarówno w profilu podłużnym, jak i w profilu poprzecznym.

Jeziora są istotnym rodzajem wód powierzchniowych, zwłaszcza na półkuli północnej, gdzie koncentrują się na obszarze ostatnich zlodowaceń. W Polsce naliczono około 10 tys. jezior o powierzchni powyżej 1 hektara. Łączna ich powierzchnia wynosi ponad 3 tys. km². Jako układy ekologiczne odznaczają się relatywnie dużą otwartością i uzależnieniem od otoczenia, często traktowane są jako komponenty większej całości, np. zlewni. To właśnie fakt dużego uzależnienia od czynników zewnętrznych decyduje o dużej różnorodności typów jezior.

W badaniach nad typologią jezior, ich eutrofizacją i sukcesją do tej pory skupiano się głównie na charakterystykach fizyczno-chemicznych wody, osadach dennych oraz na organizmach biologicznie związanych z pelagiałem i profundalem. Dlatego dotychczasowe ujęcia typologii stadiów i rodzajów trofii opierają się przede wszystkim na wynikach analiz fito- i zooplanktonu oraz niektórych grupach bentosowych np.: *Oligochaeta*, *Diptera* (głównie *Chironomidae*), *Mollusca*.

Liczne badania wskazują na znaczną odrębność litoralu w stosunku do pelagialu i profundalu jezior. Zauważa się większą różnorodność wielu grup bentosu w litoralu niż w głębszych strefach jeziornych (M. Rybak i J. Rybak 1964, Prejs 1970, Michałkiewicz 1990). Często większej liczbie gatunków towarzyszy mniejsze zagęszczenie (Stańczykowska i Przytocka-Jusiak 1968). Zauważa się większe podobieństwa między fauną wrotków litoralu a fauną drobnych zbiorników niż między fauną litoralu a profundalu (Klimowicz 1970). Podobne obserwacje odnoszące się do odrębności litoralu dotyczą glonów (Podbielkowski i Tomaszewicz 1979), wodopójek (Biesiadka 1980) lub całego bentosu (np. Giziński 1967, Leszczyński 1968). Podkreśla się także liczne występowanie w litoralu gatunków eurytopowych, co jest wynikiem szczególnej mozaikowatości i zmienności siedlisk litoralowych (M. Rybak i J. Rybak 1964).

Litoral jest strefą stale występującą w jeziorach i cechuje się dużą różnorodnością typów (Bernatowicz i Zachwieja 1966), zaś w jeziorach płytkich jego rola jest szczególnie znacząca. Banaszak (1984), na podstawie badań nad *Chironomidae* postuluje, że „w typologii faunistycznej płytkich jezior winno się uwzględniać głównie strefę litoralową, zamiast wyłącznie profundalowej”. Jednakże zmiany strukturalne w litoralu jezior zachodzące w wyniku eutrofizacji, zarastania czy synantropizacji są stosunkowo dobrze poznane tylko dla roślinności naczyniowej (Rejewski 1981; Ciecierska 1994). Litoral jezior cechuje się dużym indywidualizmem i różnorodnością, wynikającymi m.in. z dużego wpływu czynników poza-jeziornych. Jego relatywnie duża mozaikowatość i zmienność w czasie pozwalają na przykładzie litoralu analizować zasady kształtowania się struktury zasiedlenia w siedliskach heterogennych. Dlatego też badania nad rozmieszczeniem larw chruścików w jeziorach (ściślej w litoralu) niosą ze sobą próby odpowiedzi na pytania o ogólniejszym, ekologicznym charakterze.

1.2. JEZIORO JAKO ŚRODOWISKO ŻYCIA LARW CHRUŚCIKÓW

Pojęcie „jezioro”, aczkolwiek w praktyce jasne i zrozumiałe, jest trudne do precyzyjnego zdefiniowania (Mikulski 1974). Nie można podać cech „jeziora typowego” (Taubt 1984), co wynika m.in. z dużej różnorodności jezior. Wyraźne trudności w definiowaniu pojawiają się w przypadku prób dokładnego określenia jeziora z jednoczesnym zaznaczeniem wyraźnych i ostrych granic między jeziorami a innymi typami zbiorników wodnych. Najogólniej jezioro jest naturalnym zagłębieniem na powierzchni ziemi wypełnionym wodą, nie mającym bezpośredniego, szerszego połączenia z morzem (Forel 1892, za Starmachem 1976). Dokładniejsze definicje podkreślają ewentualny związek z siecią rzeczną (Chojnowski 1986; Żmudziński i Pęczalska 1984) i kompletną strefowość pionową, odróżniającą jeziora od stawów (Mikulski 1974; Starmach 1976). Duże lecz płytkie zbiorniki (bez strefowości pionowej) nazywane są jeziorami stawowymi (Mikulski 1974), zaś stadia przejściowe między jeziorami a bagnami i mokradłami nazywane są trzęsawiskami (Chojnowski 1986). Poodcinane od nurtu rzeki stare koryta, zwane starorzeczami, są raczej naturalnymi stawami (Starmach 1976), choć w wielu, zwłaszcza tych większych, zauważalna jest typowa strefowość jeziorna.

W typologii jezior brane jest pod uwagę pochodzenie, położenie geograficzne w regionach klimatycznych, ukształtowanie masy jeziornej, w tym powierzchnia i głębokość, stratyfikacja termiczna, trofizm rozumiany jako zawartość biogenów w śródziezrzu lub osadach dennych profundalu (Taubt 1984). Rozpatrując cechy jezior, zazwyczaj bierze się jako punkt odniesienia model jeziora strefy umiarkowanej. Interesujące jest, czy cechy środowiska pozwalające na wyodrębnienie jezior z innych typów wód są istotne dla występowania chruścików? Takie podejście, jakkolwiek mogłoby się wydawać udziwnionym, wiąże się z próbą dokładnego wskazania najważniejszych czynników środowiska wpływających na rozmieszczenie chruścików. Wcześniej, dla określenia związku chruścików z jeziorami, zastosowano nazewnictwo analogiczne do powszechnie stosowanego w odniesieniu do innych typów wód (krenobionty, krenofile, potamobionty, potamokseny itp.): limneobionty — gatunki jeziorne (występujące głównie lub wyłącznie w jeziorach), limnefile — gatunki jeziorolubne i limnekseny — gatunki przypadkowe w jeziorach (Czachorowski 1997a). Próba ta jest niewystarczająca, gdyż nie uwzględnia innych wód stojących (np. drobnych zbiorników stałych i okresowych). Po drugie, rodzi się pytanie, czy siedliska jeziorne wyraźnie wyodrębniają się z innych typów wód oraz czy znajduje to odzwierciedlenie w przystosowaniach chruścików. I czy w konsekwencji można mówić o gatunkach jeziornych. Jednakże do odpowiedzi na tak postawione pytanie niezbędne jest dobre poznanie charakterystyk występowania chruścików nie tylko w jeziorach, lecz także rzekach nizinnych i drobnych zbiornikach.

Zróznicowanie jezior, a zwłaszcza litoralu, wynika z dużego wpływu otoczenia. Ekologiczne procesy zachodzące w jeziorach są zdominowane przez zasilanie

z zewnątrz i w znacznym stopniu zdeterminowane procesami zachodzącymi w zlewni. Do najważniejszych należy zaliczyć klimatycznie zróżnicowany dopływ energii słonecznej, ruchy atmosfery i opady atmosferyczne. Duże znaczenie dla procesów wewnątrzjeziornych ma roślinność zlewni regulująca dopływ wody, a wraz z nią związków chemicznych. Jednym z ważniejszych są biogeny przyczyniające się do eutrofizacji oraz związki humusowe powodujące dystrofizację jezior (Wojciechowski 1987). W litoralu widoczna jest duża zmienność poziomu wody w cyklu dobowym (do 150 cm w jeziorach wykorzystywanych do celów hydroenergetycznych), cyklu rocznym (30–50 cm, a nawet 150 cm) oraz w skali dziesięcioleci odznaczających się naprzemiennym występowaniem okresów suchych i wilgotnych (Pieczyńska 1972; Stankowski 1981; Maruszczak 1988).

Jeziora w skali geologicznej mają efemeryczny charakter i w powszechnej opinii świadczą o młodości krajobrazu. Bardzo wyraźnie i szybko reagują na wahania klimatu (Stankowski 1981). W północnej Polsce połodowcowe formy zagłębień były jeszcze w okresie allerołu wypełnione lodem pozostającym po zlodowaceniu bałtyckim, na których narastały torfowiska niskie lub wysokie. Powolne topnienie lodu i obniżanie się powierzchni początkowo było kompensowane wzrostem torfowisk. Pod koniec interfazy allerołu topnienie lodu było szybsze i powierzchnia torfowisk znalazła się poniżej zwierciadła wód gruntowych, a w miejscu torfowisk tworzyły się jeziora (Wojciechowski 1987).

W większości przypadków jeziora powstające w naturalny sposób charakteryzują się niską zawartością biogenów. Końcowym stadium, w ciągu sukcesyjnym zwiększającej się żyzności, są jeziora eutroficzne (w skrajnych przypadkach politroficzne). Zmiany te określa się jako szereg harmoniczny. W szczególnych przypadkach przebieg ewolucji jezior może być inny, np. w kierunku dystrofii, i określane są wówczas jako dysharmoniczny. Czasami procesy dystrofizacji powstrzymują tempo użyźniania, a charakter jeziora pozostaje bliski oligotrofii. Przykładem takich jezior są jeziora lobeliowe (Wojciechowski 1987). Kolejność przekształceń w ciągu harmonicznym może być modyfikowana i zachodzi z pominięciem niektórych stadiów. Zróżnicowane jest też tempo tych procesów (Mikulski 1974; Korzeniowski 1986). Ogólną przyczyną zanikania jezior jest obniżanie podstawy erozyjnej przez wypływające z jezior ciekły oraz zarastanie i osadzanie się osadów dennych. Obecnie jeziora reprezentują zaledwie 35–50% powierzchni ich stanu wyjściowego. Szybkość zanikania jezior jest różna w różnych rejonach geograficznych Polski (Stankowski 1981).

Na zróżnicowanie fitolitoralu — jako siedliska życia chrzączek — ma wpływ nie tylko charakterystyka czynników środowiskowych (trofia, światło, falowanie), lecz również pierwszeństwo w kolonizacji (Rejewski 1981). W odniesieniu do zwierząt efekt ten może być jeszcze bardziej istotny. W związku z tym sensowne jest rozpatrywanie zbiornika jeziornego jako swoistej „wyspy” (Williams 1987; Jeffries 1989; Lenz 1991) i analizowanie składu gatunkowego z uwzględnieniem możliwości dyspersji. Bardzo przydatny do tego celu jest zaproponowany przez

MacArthura model wyspy (MacArthur 1972; MacArthur i Wilson 1967), jak również uwzględnienie zróżnicowanych, ze względu na możliwości dyspersyjne jak i kolonizację, strategii życiowych. W odniesieniu do *Trichoptera* takie podejście po raz pierwszy wykorzystano w badaniach chruścików drobnych zbiorników (Czachorowski 1994e; Czachorowski i Szczepańska 1991) oraz w odniesieniu do siedlisk jeziornych (Czachorowski i Kornijów 1993). Podejście to ułatwia wyodrębnienie gatunków charakterystycznych i gatunków przypadkowych, migrujących z sąsiednich siedlisk jeziornych i dobrze interpretuje obserwowany indywidualizm faun chruścików różnych siedlisk. Ponadto można wyjaśnić fakt większej liczby gatunków eurytopowych i ubikwistycznych występujących w bardziej astatycznym litoralu niż w mniej zmienionych głębszych strefach jeziornych.

1.3. BADANIA FAUNISTYCZNE I EKOLOGICZNE NAD CHRUSCIKAMI JEZIOR EUROPY I POLSKI

Badania nad chruścikami jezior prowadzone są od prawie 100 lat. W badaniach tych dają się zauważyć dwa kierunki uwarunkowane względami metodologicznymi. Nurt faunistyczny kładzie nacisk na badania chruścików na poziomie gatunku, na związek gatunków z typami jezior, rozmieszczeniem geograficznym itp. Bazuje głównie na materiale jakościowym oraz wykorzystywane są odłowy imagines, w tym do pułapek świetlnych. Drugi nurt — ekologiczny (hydrobiologiczny) — kładzie nacisk na badanie roli, jaką pełnią chruściki w ekosystemie jeziornym. Są to w dużym procencie badania ilościowe, czasem chruściki analizowane są jedynie w randze rzędu czy rodziny. Obydwa kierunki badawcze często wzajemnie się przeplatają.

Badaniami chruścików jezior zajęto się u progu XX w. wraz z innymi badaniami hydrobiologicznymi jezior Europy. Do klasycznych już badań, w których analizowano możliwie wszystkie grupy bezkręgowców bentosowych, należy zaliczyć prace Wesenberg-Lunda (1917), Demela (1923), Rzóski (1935), Moona (1936). Nie zabrakło też prac poświęconych wyłącznie chruścikom (Lepneva 1928, Jakubisiakowa 1933). Badania te wniosły bardzo dużo do poznania struktury rozmieszczenia makrobentosu w jeziorach, w tym także larw chruścików. Ze względu na pracochłonność stosunkowo rzadko były kontynuowane (Moretti 1958; Okland 1964; Solem 1973). Starsze opracowania mają ten mankament, że w niektórych przypadkach gatunki nie zostały poprawnie rozpoznane, gdyż nie pozwalał na to ówczesny stan wiedzy.

Za dość dobrze opracowaną pod względem trichopterofauny jezior można uznać Skandynawię, a zwłaszcza Finlandię. Pierwsza praca podająca występowanie chruścików w jeziorach Europy dotyczyła właśnie jezior Finlandii (Stenroos 1898, za Lepnevą 1928). Dobre rozpoznanie rozmieszczenia chruścików w jeziorach

i zatokach morskich Finlandii zawdzięczamy pracom Bagge (1982, 1987a, b), Bagge i in. (1980), Nybom (1960), Meriläinen (1984) oraz Särkkäi (1983), Szwecji — pracy Gulleforsa i Müllera (1990), zaś Norwegii pracom Fjellheima i Radduma (1988), Oklanda (1964) oraz Solema (1973). Dużo faunistycznych danych wniosły także prace dotyczące jezior Karelii (Lepneva 1928; Martynov 1928; Kachalova 1965; Vlasova 1986).

Bardzo dobrze poznane są chruściki jezior krajów nadbałtyckich. Większość badań oparta została o imagines, co ogranicza wnioskowanie o rozmieszczeniu larw w jeziorach. Występowaniu chruścików w jeziorach Estonii poświęcone są prace: Habermana (1934, 1937), Spurisa (1971), Timma (1973), Kachalovej (1980), zaś Litwy praca Spurisa (1969). Dużo bogatsze jest piśmiennictwo odnoszące się do jezior Łotwy (Spuris 1962, 1964, 1967, Parele i Kachalova 1987, Drabkova i Pytkova 1988).

Stosunkowo dużo prac opublikowano na temat chruścików jeziornych Niemiec (Wesenberg-Lund 1917; Meuche 1939; Müller-Liebenau 1956; Ehrenberg 1957; Mothes 1967; Wichard 1974; E. Burmeister i H. Burmeister 1984; Klíma 1989). Liczne są także dane z Holandii (Higler 1968a, b, 1969, 1977, 1981; Higler i Brantjes 1970; Leuven i in. 1987; van der Velde i Bergers 1987) oraz Danii (Dall i in. 1984a, b; 1993, Jonsson 1987). Bardzo mało prac odnosi się do jezior Francji (Degrange 1989) i Węgier (Andrikovics 1979; Nogradi i Uherkovich 1994). Nieco więcej wiemy na temat występowania chruścików w Wielkiej Brytanii (Moon 1936; Jones 1974), Irlandii (O'Connor i Wise 1984) i Islandii (Gislason 1981; Gislason i in. 1990; Lindegaard 1992a, b, 1994). Dane dotyczące Rumunii są bardzo skąpe (Botosaneanu 1959; Botosaneanu i in. 1959; Motas i in. 1962) w przeciwieństwie do Półwyspu Apenińskiego (Moretti 1958; Moretti i in. 1979; Moretti i Di Giovanni 1981; Boni i in. 1983; Mastrantuono 1987; Casellato i Zanfei 1988; Bazzanti i in. 1988; Cianficconi i in. 1988). Znaczącym uzupełnieniem do poznania rozmieszczenia chruścików jezior są prace poświęcone jeziorom regionów górskich, zarówno Bałkanów (Krušnik 1987; Habdija 1988), Tatr (Krno 1988; Chvojka 1992), jak i Kaukazu (Kornouhova 1986). Prace te przynoszą interesujące dane o występowaniu w jeziorach gatunków reofilnych, zarówno strefy rhytralu, jak i potamału.

Dla Polski najważniejsze dane o występowaniu chruścików w jeziorach zawarte są w pracach Demela (1923), Jakubisiakowej (1933), Rzóski (1935), Jaskowskiej (1961), Szczepańskiej (1958), Botosaneanu (1960), Riedel (1966, 1972), Kumanskiego (1975) oraz Czachorowskiego (1989a, b, 1991, 1992, 1993a, b, c, 1994a, b, c, d, 1995b, c, 1997a), Czachorowskiego i Kornijowa (1993), Czachorowskiego i Zawala (1994), Czachorowskiego i Kurzątkowskiej (1995).

Duża liczba opublikowanych prac traktujących o występowaniu larw chruścików w jeziorach często ma charakter indywidualnych danych cząstkowych, sporadyczne są opracowania zawierające próby szerszych uogólnień. Część z nich oparta była wyłącznie lub głównie o imagines (np. Bagge 1982; Spuris 1962, 1964,

1967). Dlatego nie wnoszą one wiele do poznania zasad rozmieszczenia larw w różnych strefach jeziornych. Inne prace podają występowanie larw, jednakże dane dotyczą jezior ujętych sumarycznie (Szczepańska 1958; Botosaneanu 1960; Bagge 1982, 1987a), dając wyniki uśrednione, co niejednokrotnie utrudnia dokładniejsze analizowanie prawidłowości rozmieszczenia larw w jeziorach. Niewiele prac podejmuje zagadnienie pochodzenia fauny chruścików jezior oraz zmian fauny w wyniku starzenia się jezior (Demel 1923; Spuris 1967; Czachorowski 1997a). Z prac tych wynika, że fauna chruścików jezior odznacza się relatywnie szerokimi zasięgami występowania oraz eurytopowością, w porównaniu do chruścików np. strefy rhytralu. Ponadto trichopterofauna jezior jest stosunkowo „młoda” i ma charakter w większości północny, zaś różne strefy jeziora skolonizowały gatunki pochodzące z siedlisk drobnoziarnikowych, strefy potamalu oraz rhytralu.

W wielu pracach można odnaleźć wzmianki o występowaniu w europejskich jeziorach gatunków reofilnych, nietypowych dla tego typu środowiska wodnego (Okland 1964; Decamps 1968; Solem 1973; Gislason 1981; O'Connor i Wise 1984; Chvojka 1992; Czachorowski i Kornijów 1993). Gatunki reofilne liczniej występują w jeziorach górskich oraz zimnych jeziorach Europy Północnej, co wskazuje na wpływ temperatury i być może natlenienia na występowanie chruścików w jeziorach.

W dotychczasowych badaniach interesowano się także trichopterofauną jezior zaporowych lub będących pod wyraźnym wpływem przepływających przez nie cieków. I w tych zbiornikach pojawiają się gatunki reofilne (np. Habdija 1988; Czachorowski 1988). Fauna chruścików jezior wykorzystywanych dla celów energetycznych (stosunkowo duże dobowe i sezonowe wahania poziomu wody) może mieć różny charakter: owadów tych nie ma w ogóle (Mastrantuono 1987), fauna chruścików jest zubożała (Czachorowski 1994c), bądź też oprócz gatunków limnefilnych występują licznie gatunki reofilne (Moretti i in. 1979).

Interesowano się także występowaniem chruścików w jeziorach o różnej trofii. Najbardziej kompleksowa jest praca Spurisa (1967) dotycząca jezior Łotwy, w której autor uwzględnił osiem typów troficznych jezior. Mankamentem tego opracowania jest to, że jego podstawą są imagines, a nie larwy. Dlatego związek występowania chruścików z typem troficznym jezior był słabo widoczny, nieco wyraźniej wyróżniała się fauna jezior o charakterze dystroficznym i torfowiskowym. W mniejszym stopniu problem ten był poruszany w pracach Bagge (1982, 1987a), Czachorowskiego (1995b) oraz Krno (1988). Publikacje te pozwalają stwierdzić, że trofia ma wpływ na rozmieszczenie larw chruścików.

Dotychczasowe badania wskazują, że zmniejsza się liczba gatunków *Trichoptera* wraz z obniżaniem się pH w jeziorach europejskich oraz brak takiej zależności w jeziorach Ameryki Północnej (Harvey i McArdle 1986; Leuven i in. 1987). Rozbieżność obserwacji wynikać może z faktu uwzględnienia chruścików w randze rzędu, bez szczegółowego analizowania wpływu pH na poszczególne gatunki. Tylko nieliczne gatunki wykazują tolerancję na skrajnie niskie pH.

W wielu opracowaniach można odnaleźć dane dotyczące występowania chruścików na tle siedliskowego zróżnicowania jezior. Do najciekawszych można zaliczyć prace poświęcone rozmieszczeniu chruścików w zbiorowisku osoki (*Stratiotes aloides*), z uwzględnieniem głębokości i stadium sukcesyjnego (Higler 1968a, 1969; Higler i Brantjes 1970). Badania te uwiarykowały strefowość rozmieszczenia larw w profilu od brzegu do środka zbiornika oraz podają model zmian w trakcie zarastania jeziora. Liczne prace odnoszą się do rzędu jako całości lub poszczególnych gatunków i wskazują na relatywnie duże związanie chruścików z poszczególnymi siedliskami jeziornymi (Lepneva 1928; Karassowska i Mikulski 1966; Opaliński 1971; Bagge 1987b; Resh i in. 1983; Cianficconi i in. 1988; Kornijów 1988, 1989a, b; Czachorowski 1992, 1994a, b; Czachorowski i Kornijów 1993).

Przedstawione piśmiennictwo jest bogate, jednakże brakuje w nim całościowej syntezy odnoszącej się do rozmieszczenia larw w jeziorach, jeśli nie liczyć prób podejmowanych ostatnio (Czachorowski 1994a, 1997a). Opublikowane dane sugerują pewne prawidłowości siedliskowego rozmieszczenia larw, lecz nie przedstawiają szerszego i spójnego uogólnienia. Dotychczasowe piśmiennictwo pozwala sądzić, że na rozmieszczenie chruścików w jeziorach w największym stopniu wpływ ma trofia oraz zróżnicowanie siedliskowe w jeziorach.

1.4. CEL I ZAKRES PRACY

Celem niniejszej pracy jest podsumowanie dotychczasowych badań własnych i innych autorów nad dotychczas słabo poznanym zagadnieniem rozmieszczenia chruścików w jeziorach na przykładzie Polski, z uwzględnieniem składu gatunkowego oraz charakterystyk rozmieszczenia. Podjęto się próby odpowiedzi na pytania: jakie gatunki występują w jeziorach Polski, jaki jest stopień związania chruścików z jeziorami (pytanie o specyficzność fauny jeziornej), czy są różnice w rozmieszczeniu larw chruścików w jeziorach różniących się trofią, położeniem w różnych regionach kraju oraz jakie są prawidłowości w rozmieszczeniu larw. Zadano pytanie o pochodzenie współczesnej fauny *Trichoptera* zasiedlającej jeziora Polski, zarówno z uwzględnieniem regionów, środowisk, siedlisk, jak i strategii życiowych gatunków kolonizujących jeziora w Europie Środkowej oraz rozważano, jak zmieniała się fauna chruścików w trakcie sukcesji jezior. Na podstawie zebranych danych i przeprowadzonych analiz zaproponowano ogólny model rozmieszczenia larw *Trichoptera* w jeziorach Polski.

Niniejsza praca po raz pierwszy podaje pełną charakterystykę rozmieszczenia larw w jeziorach Polski i jest pierwszą pracą tego typu w odniesieniu do jezior Europy. Syntetyczne opracowanie ułatwi zaplanowanie dalszych badań i weryfikację rodzących się kolejnych hipotez. Z uwagi na fakt relatywnie słabego poznania

prawidłowości w rozmieszczeniu innych grup bezkręgowców w litoralu, niniejsze opracowanie otwiera dyskusję nad zasadami rozmieszczenia makrobentosu w jeziorach.



Zebranie bogatego materiału pochodzącego z całej Polski i z długiego okresu badawczego nie byłoby możliwe, gdyby nie pomoc wielu osób. Niniejszym chciałbym podziękować dr Wandzie Szczepańskiej ze Stacji Hydrobiologicznej Instytutu Ekologii PAN w Mikołajkach za udostępnienie bogatej kolekcji chruścików zebranych przez nią w jeziorach Pojezierza Mazurskiego, prof. dr. hab. Bogusławowi Zdanowskiemu z Instytutu Rybactwa Śródlądowego w Olsztynie za przekazanie prób z jezior Czarna Kuta, Warniak i Mamry oraz pomoc w zebraniu chruścików w Jeziorze Żarnowieckim, prof. dr. hab. Ryszardowi Szadziowskiemu z Uniwersytetu Gdańskiego za przekazanie chruścików zebranych nad jeziorem Oświn, mgr. Andrzejowi Kordylasowi z Damnicy za pomoc w zebraniu larw z jezior lobeliowych, mgr. Pawłowi Buczyńskiemu z Uniwersytetu im. Marii Curie-Skodowskiej i mgr. Robertowi Stryjeckiemu z Akademii Rolniczej w Lublinie za przekazanie chruścików z jezior Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego oraz mgr Annie Grochowskiej-Kamińskiej za pomoc w zebraniu materiału z jeziora Skanda.

Chciałbym podziękować także doc. dr. hab. Bronisławowi Szczęsnemu z Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie za sprawdzenie poprawności oznaczeń larw i imagines wielu gatunków chruścików oraz za oznaczenie imagines *Oxyethira distinctella*. Dziękuję także dr. Hansowi Malicky'emu z Austrii za sprawdzenie poprawności oznaczeń imagines *Phryganea grandis*, jak również dr. Hennemu Timmowi z Tallina za informacje o występowaniu larw chruścików w jeziorach Estonii oraz wszystkim osobom, które poprzez dyskusję i krytyczne uwagi pomogły w powstaniu niniejszej pracy.

2. MATERIAŁ i METODY

2.1. WPROWADZENIE

W badaniach uwzględniono jeziora ze wszystkich pojezierzy, jeziora znajdujące się w różnych dzielnicach klimatycznych i krainach geobotanicznych, w różnych typach krajobrazu i należące do wszystkich zasadniczych typów troficznych. W celach porównawczych uwzględniono także niektóre starorzecza i duże limnokreny.

Dla możliwie wszechstronnego i szerokiego ujęcia tematu pozyskiwano i wykorzystano dane z różnych źródeł: a) materiał zebrany samodzielnie (zasadnicza część materiału), b) materiał zebrany przez inne osoby, c) materiał opracowany przez innych autorów.

Na materiał zebrany samodzielnie składają się larwy i imagines zebrane w latach 1985–1997 w jeziorach Pojezierza Mazurskiego, Pojezierza Pomorskiego, Niziny Podlaskiej, Karkonoszy, Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej i Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego. Stosowano głównie ręczny czerpak hydrobiologiczny, rzadziej drągę i czerpacz Ekmana. Część wyników została już opublikowana (Czachorowski 1989a, 1993a, b, c, 1994a, b, d, 1995a, b, 1997c; Czachorowski i Kurzątkowska 1995).

Uzupełnieniem własnych badań terenowych było korzystanie z chruścików zebranych przez inne osoby, w tym również innymi metodami (odłów imagines do pułapek świetlnych, połów larw specjalnymi przyrządami do badań ilościowych) i we wcześniejszych latach. Pozwoliło to na uwzględnienie także innych regionów Polski, innych typów jezior oraz innych okresów badań. Umożliwia to uzyskanie bardziej powtarzalnych rezultatów i ich zobiektywizowanie. W niniejszej pracy wykorzystano larwy i imagines zebrane na Pojezierzu Mazurskim (1951–1969), Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim (1982–1984 i 1987–1988, 1994–1997) oraz w niewielkim stopniu z innych części kraju (1959–1992). Część danych zostało już opublikowanych (Czachorowski 1994c, 1995c, 1997a, b; Czachorowski i Kornijów 1993; Czachorowski i Zawal 1994).

Uwzględniono także dane wcześniej opublikowane przez innych autorów. Odnoszą się one do Pojezierza Wielkopolskiego (Jakubisiakowa 1933; Rzöska 1935; Jaskowska 1961), Pojezierza Pomorskiego (Riedel 1972), Pojezierza Mazurskiego (Demel 1923; Rzöska 1935; Botosaneanu 1960; Kumanski 1975), Gór Świętokrzyskich (Riedel i Majecki 1989), Bieszczadów (Riedel 1966), Tatr (Riedel 1962). Ze względu na relatywnie małą ilość danych z jezior górskich, w pracy uwzględniono dane ze słowackiej części Tatr (Chvojka 1992), zakładając, że fauna chruścików jest taka sama jak w jeziorach polskiej części Tatr. Dane wykorzystane w części autekologicznej, uzupełniono informacjami z bogatego piśmiennictwa, omówionego we wcześniejszym rozdziale. Pełniejsza charakterystyka gatunków chruścików jezior Polski udostępniona jest w Internecie pod adresem <http://www.uhc.lublin.pl/mazury>.

Analizowany materiał obejmuje około 70 tys. larw i imagines zebranych w latach 1951–1997 w ponad 200 zbiornikach, które reprezentują praktycznie wszystkie typy jezior oraz siedliska jeziorne Polski. Ze względu na liczbę jezior, prób, zebranych osobników oraz długi okres badań materiał będący podstawą analizy można uważać za reprezentatywny.

2.2. JEZIORA

Na Pojezierzu Pomorskim badaniami objęto 23 jeziora (tab. 1) znajdujące się na obszarze Niziny Szczecińskiej, Pobrzeża Słowińskiego i Pojezierza Kaszubskiego. Na Pojezierzu Mazurskim badaniami objęto 119 zbiorników (tab. 2) znajdujących się na obszarze Pojezierza Iławskiego, Olsztyńskiego, Mrągowskiego, Krainy Wielkich Jezior Mazurskich i Pojezierza Suwalskiego. Na Pojezierzu Wielkopolskim uwzględniono 48 jezior, w tym 46 ujętych sumarycznie (tab. 3). Na Nizinie Podlaskiej badaniami objęto kilkadziesiąt zbiorników — starorzeczy znajdujących się w dolinie Narwi i Biebrzy (tab. 4). Na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim uwzględniono 13 jezior oraz starorzecza i stawy (tab. 5). Uwzględniono także zbiorniki górskie i wyżynne (tab. 6).

Tabela 1. Jeziora badane na Pojezierzu Pomorskim

1 — nazwa zbiornika; 2 — numer wg katalogu Choińskiego (1991a); 3 — liczba gatunków; 4 — liczba larw. * — w tym imagines, ** — tylko imagines; 5 — lata badań; 6 — literatura: [1] — Czachorowski 1994b, [2] — Czachorowski 1994c, [3] — Czachorowski 1995c, [4] — Czachorowski i Zawal 1994, [5] — Riedel 1972; 7 — charakter analizy: a — występowanie w typie jeziora i regionie, b — występowanie w typach siedlisk, c — analiza współwystępowania, analiza podobieństw między stanowiskami lub siedliskami, d — analiza rozmieszczenia grup troficznych, e — analiza rozmieszczenia w profilu pionowym, 8 — uwagi

l.p.	1	2	3	4	5	6	7	8
1	Woświn	53.1	4	17	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
2	Lechickie	52.5	8	49	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
3	Karskie		10	24	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
4	Nowogardzkie	42.12	3	3	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
5	Kościuszki	42.9	1	4	1985–87	[2, 4]	a	
6	Budziławskie		2	14	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
7	bezimienne		2	7	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
8	Błądkowskie		3	7	1985–87	[2, 4]	a	
9	bezimienne		6	18	1985–87	[2, 4]	a	eutroficzne
10	Domysławskie na wyspie Wolin		2	6**	1964		a	
11	Mesowo	12.76(?)	9	**	1965	[5]	a	
12	Czarne	12.80(?)	2	**	1965	[5]	a	
13	bezimienne	12.83(?)	11	**	1965	[5]	a	
14	Łąkie	18.74	27	1563*	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
15	Łupalickie	12.64	16	180*	1988–92	[1,2,3]	a,b,c,e	lobeliowe
16	Pomysko	18.55	14	216*	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
17	Cechyńskie Mł.	18.53	27	341*	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
18	Cechyńskie Wlk.	18.57	18	156	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	eutroficzne
19	Głębozko	18.51	31	423	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
20	Krzemno	54.47	7	32	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
21	Kaleńskie	54.45	3	12	1988–92	[1, 2]	a,b,c,e	lobeliowe
22	Dołgie Wlk.	1.3	8	28	1995		a, b	eutroficzne
23	Żarnowieckie	3.8	29	1192*	1955, 1988	[2]	a–c	mezotroficzne

Tabela 2. Jeziora badane na Pojezierzu Mazurskim

1 — nazwa zbiornika; 2 — numer wg katalogu Choińskiego (1991b); 3 — liczba gatunków; 4 — liczba larw.
 * — w tym imagines, ** — tylko imagines; 5 — lata badań; 6 — literatura (dane opublikowane w całości lub częściowo): [1] — Botosaneanu 1960, [2] — Czachorowski 1988, [3] — Czachorowski 1989a, [4] — Czachorowski 1993a, [5] — Czachorowski 1993b, [6] — Czachorowski 1994d, [7] — Czachorowski 1995b, [8] — Czachorowski 1995c, [9] — Czachorowski 1997b, [10] — Czachorowski i Kurzałkowska 1995, [11] — Czachorowski i inni 1993, [12] — Czachorowski i inni 1998, [13] — Demel 1923, [14] — Kumanski 1975, [15] — Rżóska 1935, 7 — charakter analizy: a — występowanie w regionach i typach jezior, b — obecność w siedliskach, c — analiza współwystępowania, analiza podobieństw między stanowiskami lub siedliskami, d — analiza rozmieszczenia grup troficznych, e — analiza rozmieszczenia w profilu pionowym; 8 — uwagi

Lp.	1	2	3	4	5	6	7	8
24	k. Żabięgo Rogu		16	747	1991	[10]	a,b,c	zanikające, torfowiskowe
25	Szeląg Wlk.	33.35	13	99	1987	[3]	a,e	eutroficzne
26	Jakuba	33.33	1	7	1993		a,b,c	miejskie, pozaklasowe
27	Kajkowskie	33.42	7	77	1993		a,b,c	miejskie, II klasa
28	Morliny	33.32	9	67	1993		a,b,c	miejskie, III klasa
29	Perskie	33.43	2	8	1993		a,b,c	miejskie, pozaklasowe
30	Jeziorak	32.41	3	13*	1985		a,b,c	eutroficzne
31	Sement Mł.	33.46	3	16	1966		a,b,c	
32	Pierzchalskie		15	60	1985–86	[2]	a,b	przepływowe
33	stawy na Gizeli		6	9	1986	[11]	a	przepływowe, małe
34	Jasne		5	82*	1996		a,b	śródlęsne
35	Kociotek		3	5	1996		a,b	dystroficzne
36	Czarne	44.5	6	40*	1987		a,b	eutroficzne
37	Dłużek	44.16	7	44	1987		a,b	eutroficzne
38	Gim	43.67	6	64	1987		a,b	mezotroficzne
39	Kośno	44.17	9	32*	1992		a,b	
40	Kortowskie	34.49	5	38	1989,97		a,b	miejskie
41	Długie	34.55	2	2			a	politroficzne
42	Skanda	34.60	45	3314*	1987–96	[3,5,6,7]	a–e	eutroficzno-politroficzne
43	Relax 1		6	29*	1985–93		a,b	małe, miejskie
44	Relax 2		4	30	1990		a,b	małe, miejskie
45	Redykajny	34.40	13	199	1989		a,b,c	torfowiskowe

Lp.	1	2	3	4	5	6	7	8
46	Wadąg	34.61	3	19			a,b	eutroficzne
47	Wulpińskie	34.32	20	187*	1987	[3]	a,b,e	eutroficzne
48	Sasek	44.65	2	9	1957		a	politroficzne
49	Szczycieńskie	44.70	2	3*	1964		a	politroficzne
50	k. Jonkowa		12	124	1989-93		a,b	torfowiskowe
51	k. Wrzesiny		4	27	1987		a,b	dystroficzne, torfowiskowe
52	glinianka k. Biskupca		5	44	1990		a	glinianka
53	DII		6	126	1986-92		a	dystroficzne
54	DIII		11	247	1988-94		a	zanikające torfowiskowe
55	k. Purdy Leśnej		1	1	1992		a	torfowiskowe, dystroficzne
56	Jelguń	43.62	35	456*	1995-96	[12]	a,b,c,d	mezotroficzne
57	Galik	43.61	13	155*	1995-96	[12]	a,b,c,d	torfowiskowe
58	Oczko	43.63	24	132*	1995-96	[12]	a,b,c,d	śródleśne, eutroficzne
59	bezimienne	44.35	8	34	1987-90		a,b	eutroficzne
60	Narckie	44.29	46	6678*	1987-90	[4,5,6,7]	a-e	mezotroficzne
61	Brajnickie	44.42	32	1840*	1987-90	[4,5,6,7]	a-e	politroficzne
62	Warchałdzkie	44.40	38	4273*	1987-90	[4,5,6,7]	a-e	eutroficzne
63	k. Jęcznika		1	1**	1988		a	
64	k. Pityn		1	1**	1988		a	
65	Majdy		1	2**	1988		a,b	
66	Mikołajskie	37.1	43	6292*	1951-69		a,b,c,e	eutroficzne
	Mikołajskie	37.1	52	**		[14]	a	eutroficzne
67	Tałtowisko	26.58	37	2133	1958-66		a-e	mezotroficzne
68	Skonał		40	1672*	1953-66		a,b,c,c	torfowiskowe, zanikające
69	Beldany	36.87	28	943*	1957-64		a,b,c,e	eutroficzne
70	Śniardwy	37.7	27	8460*	1956-66		a-e	eutroficzne, polimiktyczne

Lp.	1	2	3	4	5	6	7	8
	Śniardwy	37.7	46	**		[1,8]	a	eutroficzne, polimiktyczne
71	Oświn	6.11	27	366**	1993-94	[9]	a	torfowiskowe
72	Jagodne	27.9	8	47*			a,b,c	eutroficzne
73	Tajty	27.8	16	68	1950		a,b,c	eutroficzne
74	Babięty Wlk.	36.5	29	335	1958-65		a,b,c	mezotroficzne
75	Babięty Mł.	36.6	4	5	1958-59		a,b,c	śródleśne
76	Białe	36.29	9	35	1959		a,b,c	śródpolne
77	Borówko	36.18	1	2	1959		a,b,c	
78	Dłużec	36.24	9	28	1959, 64		a,b,c	śródleśne
79	Duś	45.22	2	3	1996		a	eutroficzne
80	Gant	36.27	7	108	1959		a,b,c	
81	Gardyńskie	36.78	4	58	1959		a,b,c	
82	Gielądzkie	26.3	9	52	1959		a,b,c	
83	Janowskie	36.19	6	120	1959		a,b,c	
84	Kielbonki	36.41	4	11	1959		a,b,c	
85	Kołowin	36.56	1	1	1959		a,b,c	
86	Krawno	36.16	1	2	1959		a,b,c	
87	Krutyńskie	36.61	6	20	1996		a,b,c	eutroficzne
88	Kujno	36.20	8	62	1959		a,b,c	
89	Lampasz	36.12	11	68	1959		a,b,c	
90	Lampackie	36.8	5	21	1959		a,b,c	eutroficzne
91	Lisunie	36.75	16	250	1958-66		a,b,c	eutroficzne
92	Majcz Mł.	36.63	5	216	1958		a,b,c	eutroficzne
93	Majcz D.	36.64	12	58	1958		a,b,c	mezotroficzne
94	Miętkie	36.9	6	104	1959		a,b,c	
95	Mokre	36.50	15	17*	1996		a,b	mezotroficzne
96	Nawiaty	36.36	6	72	1959		a,b,c	
97	Pitakno	36.11	11	39	1959-64		a,b,c	mezotroficzne
98	Płociczne	36.71	9	225	1958		a,b,c	eutroficzne
99	Pupskie	45.9	3	35	1959		a,b,c	

l.p.	1	2	3	4	5	6	7	8
100	Słupek	36.7	7	50	1959		a,b,c	
101	Świecajno		4	15	1957		a,b,c	eutroficzne
102	Uplik	45.15	5	211	1959		a,b,c	
103	Warpuny		10	34	1959		a,b,c	
104	Zelwążek	36.37	5	18	1953-58		a,b,c	eutroficzne
105	Zyzdrój Wlk.	45.5	6	17	1957-59		a,b,c	
106	Mojtyny	36.45	6	25	1959		a,b,c	
107	Rańskie	36.91?	6	19	1959		a,b,c	
108	Fłosek		11	88	1956-64		a,b,c	dystroficzne
109	Smolak		3	6	1990		a,b	
110	Ublik	27.26	16	384	1959		a,b,c	
111	Wąrnjak	16.20	1	5	1989		a,b,c	
112	Wileze		2	221	1965		a,b,c	
113	Mamry	16.2	17	36	1957		a,b	oligotroficzne
114	Kotek	27.4	6	606	1961-66		a,b,c	eutroficzne
115	Czarna Kuta	16.40	7	15			a,b	
116	Dgał Mały	16.18	1	1			a,b,c	
117	Mieruńskie	17.59	5	262	1966		a,b,c	mezotroficzne
118	Hańcza	9.20	18	308	1995-57		a,b,c	oligotroficzne
119	Wigierskie	19.1	9	59	1955		a,b,c	mezotroficzne
	Wigierskie	19.1	28		1922, 1928-30	[13.15]	a	mezotroficzne
120	Berżnik	19.79	3	12	1966		a,b,c	
121	Boezniel	19.31	2	6	1965		a,b,c	eutroficzne
122	Dowcień	19.67	2	6	1966		a,b,c	
123	Gieret	19.58	1	5	1966		a,b,c	
124	Holny	19.85	4	37	1966		a,b,c	
125	Pierty	19.9	1	4	1966		a,b,c	
126	Pomorze	19.62	2	24	1966		a,b,c	
127	Sanowo	19.47	3	18	1965		a,b,c	
128	Zelwa	19.75	3	20	1966		a,b,c	

Lp.	1	2	3	4	5	6	7	8
129	Serwy	30.17	4	25	1966		a,b,c	
130	Białe Filipowskie	18.5	1	20	1965-66		a,b,c	
131	Bitkowskie	8.15	3	157	1966		a,b,c	
132	Jemieliste	18.12	3	29	1966		a,b,c	
133	Kościelne	9.7	1	42	1965		a,b,c	
134	Krzywe Filip.		2	4	1966		a,b,c	
135	Garbaś	18.1	3	6	1966		a,b,c	
136	Głębokie		1	1	1966		a,b,c	
137	Przerośl	9.3	5	80	1955		a,b,c	
138	Rospuda Filip.	9.1	3	52	1966		a,b,c	
139	Szurpily	9.35	2	8	1966		a,b,c	
140	Rybojady Wlk.		2	10	1965		a,b,c	
141	Rzeczyca		4	13	1965		a,b,c	
142	Chłop		2	2	1965		a,b,c	
143	Bełżyńskie		3	21	1965		a,b,c	
144	Żdory		6	16	1957		a,b	torfiak

Tabela 3. Jeziora badane na Pojezierzu Wielkopolskim

1 — nazwa jeziora; 2 — numer katalogowy wg Choińskiego (1992); 3 — liczba gatunków (taksonów); 4 — liczba larw; 5 — lata badań; 6 — literatura: [1] — Czachorowski 1997c; [2] — Jakubisiakowa 1933; [3] — Jaskowska 1961; [4] — Rżóska 1935; 7 — charakter analizy: a — występowanie w regionach i typach jezior; b — uwzględnienie siedlisk; 8 — uwagi

145	Kierskie		29		1928-30	[2, 4]	a, b	mezotroficzne
146	46 jezior badanych sporadycznie		34		1952-54	[3]	a	
147	Łagowskie	51.12	2	2	1997	[1]	a, b	eutroficzne

Tabela 4. Zbiorniki badane na Nizinie Podlaskiej

1 — nazwa zbiornika; 2 — liczba gatunków (taksonów); 3 — liczba larw; 4 — lata badań; 5 — literatura: [1] — Czachorowski 1995a; 6 — charakter analizy: a — występowanie w regionach i typach jezior, b — uwzględnienie siedlisk, c — analiza współwystępowania, analiza podobieństw między stanowiskami lub siedliskami; 7 — uwagi

Lp.	1	2	3	4	5	6	7
148	jez. Nieciecz	13	220	1985–86		a,b	eutroficzne, starorzecze
149	starorzecza Doliny Narwi	18	741	1985–92		a,b	starorzecza, eutroficzne
150	starorzecza Doliny Biebrzy	21	353	1992–93	[1]	a,b,c	starorzecza, eutroficzne, dystroficzne

Tabela 5. Jeziora badane na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim

1 — nazwa zbiornika; 2 — numer wg katalogu Chojńskiego (1992); 3 — liczba gatunków (taksonów); 4 — liczba osobników, larwy, * — w tym imagines; 5 — lata badań; 6 — literatura: [1] — Czachorowski i Komijów 1993; 7 — charakter analizy: a — występowanie w regionach i typach jezior, b — występowanie w typach siedlisk, c — analiza współwystępowania, analiza podobieństw między stanowiskami lub siedliskami, d — analiza rozmieszczenia grup troficznych, e — analiza rozmieszczenia w profilu podłużnym; 8 — uwagi

Lp.	1	2	3	4	5	6	7	8
151	Głębokie	60.168	14	361	1983–92	[1]	a–e	eutroficzne
152	Piaseczno	60.186	19	827	1983–92	[1]	a–e	mezotroficzne
153	Rogóźno	60.178	7	24	1987–92		a,b,c	eutroficzne
154	Głębokie Uścim.	60.173	9	100	1987–92		a,b,c	eutroficzne
155	Rotecze	60.201	7	18	1987–92		a,b,c	mezo-eutroficzne
156	Łukietek		2	4	1992–97		a,b,c	dystroficzne, torfowiskowe
157	Bikecze	60.190	1	2	1987		a,b,c	eutroficzne
158	Uścimowskie		2	5	1987–92		a,b,c	eutroficzne
159	Długie	60.205?	2	10	1987–92		a,b,c	eutroficzne
160	Łukie	60.196	5	22*	1987–97		a,b,c	eutroficzne
161	Wytyckie	60.209	6	20*	1996–97		a,b,c	eutroficzne, zbiornik retencyjny
162	Moszne	60.202	1	2	1992		a,b,c	eutro-dystroficzne
163	Czarne Sosnow.	60.187	1	1	1996–97		a,b,c	torfowiskowe, eutroficzne
164	stawy i trofianki		12	39*	1965–97		a	
165	starorzecza		12	88	1997		a	10 starorzeczy

Tabela 6. Zbiorniki badane w górach i na wyżynach

1 — nazwa zbiornika; 2 — liczba gatunków; 3 — liczba larw, * — w tym imagines, ** — tylko imagines; 4 — lata badań; 5 — literatura: [1] — Chvojka 1992, [2] — Czachorowski 1990, [3] — Czachorowski 1991, [4] — Czachorowski 1993c, [5] — Riedel 1962, [6] — Riedel 1966, [7] — Riedel 1972, [8] — Riedel i Majecki 1989; 6 — charakter analizy: a — występowanie w regionach i typach jezior, b — uwzględnienie siedlisk, c — analiza współwystępowania; 7 — uwagi

l.p.	1	2	3	4	5	6	7
166	Limnokreny Wyz. Krak.-Częst.	17	364	1985–87	[2]	a,b,c	15 limnokrenów
167	zbiornik zaporowy	9	**	1966	[7]	a	staw, Złoty Potok
168	Góry Świętokrzyskie	17	**		[8]	a	starorzecza, zbiorniki zaporowe
169	Karkonosze	24	310*	1984–86	[3, 4]	a	jeziora wysokogórskie i dolinne – eutroficzne
170	Tatry, Staw Toporowy	3	10*	1964–65		a	oligotroficzne
171	Tatry	30	*		[5]	a	oligotroficzne
172	Tatry Słowackie	22			[1]	a	43 alpejskie, 17 subalpejskich
173	Bieszczady, Jez. Duszatyńskie	4	*		[6]	a	zaporowe

2.3. METODY ANALIZY MATERIAŁU, ZASTOSOWANE METODY STATYSTYCZNE

W analizie materiału starano się uchwycić niejednorodność przestrzenną środowiska i zmienność czasową. W ekologicznej charakterystyce gatunków wykorzystano dane zebrane samodzielnie, jak i informacje z piśmiennictwa. Dla potrzeb niniejszej pracy gatunki podzielono na trzy grupy różniące się stopniem związania z siedliskami jeziornymi (Czachorowski 1997a): limnebionty (charakterystyczne dla jezior), limnefile (jeziorolubne, żyjące w jeziorach oraz innych siedliskach) i limnekseny (przypadkowe, właściwym siedliskiem są inne typy wód). Za charakterystyczne (typowe) dla danego typu jezior, strefy lub siedliska uznano gatunki wyłączne lub preferujące dany typ jeziora czy siedliska.

W analizie współwystępowania w miarę możliwości starano się uwzględnić możliwe najmniejsze układy, w tym pojedyncze próby. Teoretycznie wydaje się, że im mniejsza analizowana próba, tym większa gradientowość dendrytów i tym

większe zbliżenie do nisz poszczególnych gatunków. Im próba większa, tym zgrupowania liczniejsze, a dendryt układa się bardziej skupiskowo. Stwierdzenie to jest słuszne jedynie w odniesieniu do gatunków o wąskiej walencji ekologicznej. U gatunków bardziej eurytopowych zachodzi możliwość innego kształtowania się charakterystyk współwystępowania w różnych jeziorach, w zależności od lokalnych sytuacji.

Zgrupowania wyodrębniano na podstawie siedlisk. Chruściki nie są jedynymi organizmami zasiedlającymi litoral, dlatego wydzielenie zgrupowań wyłącznie w oparciu o chruściki byłoby zabiegiem sztucznym, w przyszłości utrudniającym uwzględnienie innych grup makrobentosu. Bazując na siedliskach i cechach środowiska możliwe jest łatwe porównanie ze zgrupowaniami innych bezkręgowców. Po drugie zakładam, że zgrupowania *Trichoptera* nie istnieją jako układy quasi-organizmalne, lecz kształtują się jako skutek kolonizacji i konkurencyjnego wypierania w różnych układach siedliskowych. W konsekwencji wyodrębnianie zgrupowań należy traktować jako orientacyjne grupowanie gatunków związanych z danymi parametrami środowiska, typem siedliska itp. Jest to więc krok wstępny w określaniu rzeczywistych czynników decydujących o rozmieszczeniu chruścików i kształtowaniu się zgrupowań.

W części synekologicznej pracy wykorzystano dwa odmienne podejścia. Z jednej strony oparto się na analizie rozmieszczenia larw chruścików w arbitralnie wyróżnionych zbiorach, odpowiadających arbitralnie wyróżnionym układom ekologicznym (np. typ jeziora, strefa w jeziorze, siedlisko). Takie podejście obarczone jest pewnym błędem metodycznym: nie ma pewności, czy apriorycznie wyróżnione układy są rzeczywiście naturalnymi, wyodrębniającymi się i w pewnym stopniu samodzielnymi układami, czy też są zbiorami przypadkowo połączonych prób i gatunków. Drugim podejściem metodycznym wykorzystanym w pracy było grupowanie prób i gatunków w oparciu o obiektywne metody numeryczne. Za pomocą podobieństw faunistycznych, współwystępowania oraz porządkowania dendrytem wrocławskim grupowano układy niższego rzędu w układy wyższego poziomu hierarchicznego. Wadą tego podejścia jest to, że wyodrębnionym układom dopiero przy interpretacji przyporządkowywane są konkretne właściwości środowiska. W tej sytuacji zachodzi możliwość nieodróżnienia zjawisk przyczynowo-skutkowych od zjawisk niezależnych i przypadkowo współistniejących. Dwa wyżej omówione podejścia metodyczne wzajemnie się uzupełniają i weryfikują, przez co umożliwiają eliminowanie błędów wynikających z niedoskonałości pojedynczej metody.

Za podstawę do analiz zebranego materiału przyjęto pojedynczą próbę. Próba jest najmniejszą porcją informacji charakteryzującą się cechami środowiska (data, zbiornik, stanowisko, głębokość, siedlisko) oraz cechami biologicznymi (gatunki potraktowano jako cechy, a ich liczebności jako wartości cech). Próby były następnie grupowane w zbiory wyższego poziomu hierarchicznego za pomocą

dwóch wyżej opisanych metod. W grupowaniu starano się, żeby uzyskać zbiory odpowiadające realnie istniejącym układom ekologicznym.

Zbiory analizowano w grupach cechujących się podobną metodą zbioru, czasem zbioru lub intensywnością badań. Zebrany materiał analizowano w różnych wariantach: porównując pomiędzy sobą fauny poszczególnych zbiorników, stanowisk, siedlisk, stref głębokości, regionów, typów jezior.

W analizie podobieństw pomiędzy układami (jeziora, stanowiska, grupy siedliskowe itd.) taksony są potraktowane jako równoważnościowe cechy. W takim podejściu kryje się pewne przekłamanie. Nie w całości wszystkie wyróżnione taksony pokrywają się z odrębnymi gatunkami, np. takson *Oxyethira* sp. lub *Cynus* sp. juv. może zawierać w sobie kilka gatunków z tego rodzaju. Z drugiej strony traktowanie wszystkich gatunków jako równorzędne cechy niesie za sobą inny błąd: nie wszystkie gatunki mają te same zakresy tolerancji ekologicznej. Ponadto niektóre gatunki występujące przypadkowo i nielicznie mogą zaciemniać obraz rzeczywistych sytuacji ekologicznych. A więc nie można ich traktować jako jednakowo ważne cechy charakteryzujące środowisko. Wszystkie wyżej wymienione zastrzeżenia zostały uwzględnione w doborze formuł statystycznych oraz zostały uwzględnione przy interpretacji wyników i wyciąganiu wniosków.

Dominację, frekwencję i klasy dominacji przyjęto zgodnie z powszechnie używanymi standardami, podobieństwa faunistyczne i współwystępowania gatunków wyliczono według powszechnie znanej formuły Jaccarda oraz formuły Jaccarda zmodyfikowanej o liczebności larw, wyliczenia porządkowano metodą najkrótszego dendrytu (dendryt wrocławski) oraz diagramu Czekanowskiego (dokładniej opisane w pracach: Czachorowski 1988, 1994d, 1995b; Czachorowski i Kornijów 1993; Czachorowski i Szczepańska 1991). Podobieństwa faun jezior różnych regionów wyliczono także za pomocą formuły Jaccarda zmodyfikowanej o wskaźnik znaczenia ekologicznego:

$$P_{xy} = \frac{\sum_{i=1}^s W_c}{n} 100\%$$

gdzie:

- P_{xy} — podobieństwa faunistyczne między dwoma porównywanymi zbiorami x i y ,
 s — liczba gatunków wspólnych dla x i y ,
 n — łączna liczba gatunków występująca w zbiorach x i y ,
 W_c — współczynnik znaczenia ekologicznego równy 4 dla limneobiontów, 2 — dla limnefili oraz 1 — dla limneksenów.

Układ systematyczny w przeglądzie gatunków przyjęto za Szczęsnym (1991). W tabelach — dla wygody czytelnika — zastosowano alfabetyczną kolejność gatunków, zaś w niektórych grupowano dodatkowo z uwzględnieniem charakterystyk ekologicznych.

3. PRZEGLĄD CHRUŚCIKÓW WYSTĘPUJĄCYCH W JEZIORACH POLSKI

3.1. WPROWADZENIE

Na podstawie zebranych danych oraz piśmiennictwa można wykazać związek z jeziorami 154 gatunków chruścików występujących w Polsce. W jeziorach Polski stwierdzono obecność 127 gatunków, w tym 48 zaliczono do limnebiotów, 32 do limnefilii i 47 do limneksenów. Kolejnych 27 gatunków prawdopodobnie występuję w jeziorach Polski, w tym jeden limnebiot, 7 limnefilii i 19 limneksenów. Łącznie 49 gatunków zaliczono do limnebiotów, 39 do limnefilii, a 66 do limneksenów. Spośród badanych gatunków dwa okazały się halofilami (związane z wodami słonawymi), zaś 22 wykazują związek z wodami dystroficznymi i torfowiskowymi (6 tyrfobiotów i 16 tyrfofilii).

Układ systematyczny rodzin, rodzajów i gatunków przyjęto za Szczęsnym (1991). W spisie uwzględniono gatunki stwierdzone w jeziorach Polski oraz występujące w Polsce i stwierdzone w jeziorach innych części Europy (gatunki oznaczone numerami: 3–5, 8, 9, 11, 26, 49, 60, 71, 80, 89, 91, 93, 106, 107, 121, 125–130, 137, 141, 147). Przy gatunkach wyszczególniono numery jezior (opisy zawarto w tab. 1–6), w których taksony zostały stwierdzone oraz siedliska (w nawiasach podano liczby złowionych okazów). W charakterystyce ekologicznej w odniesieniu do typów jezior i danych siedliskowych uwzględniono także uzupełniające dane z literatury, omówione w poprzednich rozdziałach. Bardziej szczegółowa charakterystyka z uwzględnieniem piśmiennictwa udostępniona jest w Internecie pod adresem: <http://www.uhc.lublin.pl/mazury>, zaś w postaci syntetycznej zestawiono także w tabeli 7 i 15.

3.2. PRZEGLĄD SYSTEMATYCZNY GATUNKÓW

Rodzina: *Rhyacophilidae*

Larwy drapieżne, bezdomkowe (*Rhyacophila*) lub larwy detrytusofagiczne i polifagiczne budujące dysymetryczne, przenośne domki (*Glossosoma*, *Agapetus*).

1. *Rhyacophila dorsalis* Curtis, 1834

Jeziro: 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen. Reobiont sporadycznie spotykany na dnie kamienistym w jeziorach górskich i przepływowych. Występuje w środkowej i południowej Europie.

2. *Rhyacophila nubila* (Zetterstedt, 1840)

Jeziro: 168, 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen. Reobiont sporadycznie spotykany w jeziorach przepływowych i starorzeczach górskich na dnie kamienistym, gatunek euroazjatycki.

3. *Glossosoma holtoni* Curtis, 1834

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, występujący na dnie kamienistym i piaszczystym jezior mezotroficznych i przepływowych. Zasiedla wody bieżące, występuje w całej Europie.

4. *Agapetus fuscipes* Curtis, 1834

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, zasiedla oczerety jezior oligotroficznych, mezotroficznych i przepływowych. Występuje w środkowej i południowej Europie. Larwy zasiedlają wody bieżące.

Rodzina: *Hydroptilidae*

Larwy budują przenośne domki, są glonopijnymi rozdrabniaczami.

5. *Hydroptila angulata* Mossely, 1922

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: potamofilny limneofil. Gatunek euroazjatycki, zasiedla dno kamieniste i jeziora o niskiej trofii.

6. *Hydroptila cornuta* Mossely, 1922

Jezioro: 66, 70. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen o rozmieszczeniu północnoeuropejskim, spotykany w jeziorach lobeliowych i eutroficznych.

7. *Hydroptila dampfi* Ulmer, 1929

Jezioro: 70. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiont. Gatunek bardzo rzadki o rozmieszczeniu środkowoeuropejskim, występujący w jeziorach eutroficznych.

8. *Hydroptila forcipata* Eaton, 1873

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen, występuje w jeziorach oligotroficznych i lobeliowych, zasiedla całą Europę.

9. *Hydroptila lotensis* Mosely, 1930

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek wód bieżących, obecny w jeziorach lobeliowych i oligotroficznych, euroazjatycki.

10. *Hydroptila pulchricornis* Pictet, 1834

Jezioro: 70. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiont, preferuje elodeidy jezior lobeliowych i eutroficznych. Występuje w prawie całej Europie.

11. *Hydroptila simulans* Mossely, 1922

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen. Gatunek euroazjatycki, występuje w jeziorach oligotroficznych.

12. *Hydroptila sparsa* Curtis, 1934

Jezioro: 66, 70. Siedlisko: brak danych

Ekologia: potamofilny limneksen. Gatunek euroazjatycki spotykany na dnie kamienistym w jeziorach eutroficznych.

13. *Hydroptila tineoides* Dalman, 1819

Jezioro: 39, 70, 146. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnefil. Larwy uważane za eurytopowe. Częściej spotykane w jeziorach mezotroficznych i oligotroficznych. Gatunek występuje w całej Europie.

14. *Orthotrichia angustella* (McLachlan, 1865)

Jezioro: 11. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen. Gatunek rzadki, spotykany w jeziorach mezotroficznych, występuje w Europie bez części północno-wschodnich.

15. *Orthotrichia costalis* (Curtis, 1834)

Jezioro: 56, 57, 61, 66, 70, 146.

Siedlisko: dno niezarośnięte (30), napływkę (4), szuwały (7), oczerety (251), nimfeidy (51), izoetidy (2), elodeidy (1564), peryfiton (899).

Ekologia: limnebiont, gatunek euroazjatycki, najliczniej i najczęściej spotykany w jeziorach eutroficznych i politroficznych w strefie elodeidów oraz helofitów.

16. *Agraylea multipunctata* Curtis, 1834

Jezioro: 13, 17, 23, 25, 27, 28, 42, 47, 56, 60–62, 66–68, 70, 71, 119, 145, 167.

Siedlisko: napływkę (12), dno niezarośnięte (25), kłody i gałęzie (89), szuwały (20), oczerety (326), nimfeidy (35), elodeidy (285), peryfiton i glony nitkowate (634).

Ekologia: limnebiont zasiedlający strefę helofitów i elodeidów wszystkich typów jezior, rzadko występujący w dystroficznych i torfowiskowych. Gatunek holarktyczny, nie występuje w Islandii i południowej Europie.

17. *Agraylea sexmaculata* Curtis, 1834

Jezioro: 66, 70, 146. Siedlisko: szuwały (1), rdestnice (16), osoka (10).

Ekologia: limnebiont, występuje w strefie helofitów i elodeidów jezior mezotroficznych i eutroficznych. Gatunek euroazjatycki preferujący elodeidy.

18. *Tricholeiochiton fagesii* (Guinnard, 1879)

Jezioro: 14, 68. Siedlisko: szuwały (1), elodeidy (1).

Ekologia: limnebiont, być może tyrfofilny. Gatunek występujący w całej Europie, rzadki w Polsce, raczej drobnozbiornikowy preferujący siedliska torfowiskowe i bagienne, zasiedla helofity.

19. *Oxyethira flavicornis* (Pictet, 1834)

Jezioro: 56, 66, 70, 71, 98, 145. Siedlisko: napływkę (1), wywłócznik (7).

Ekologia: limnebiont preferujący elodeidy, obecny w jeziorach o niskiej i wysokiej trofii. Rozmieszczenie tego gatunku nie obejmuje północnej Europy.

20. *Oxyethira frici* Klapalek, 1891

Jezioro: 60, 145. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: potamofilny limneksen o rozmieszczeniu środkowoeuropejskim. Larwy występują w jeziorach oligotroficznym w strefie elodeidów.

21. *Oxyethira distinctella* McLachlan, 1884

Jezioro: 14. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiont, obecny w elodeidach jezior lobeliowych i oligotroficznym. Gatunek o rozmieszczeniu północnoeuropejskim.

Rodzina: Philopotamidae

Larwy bezdomkowe, budują sieci łowne, detrytusofagiczne, są filtratorami,

22. *Philopotamus ludificatus* McLachlan, 1878

Jezioro: 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, zasiedla strefę rhitralu. Gatunek górski, występuje w środkowej Europie. Larwy występują w jeziorach oligotroficznym na dnie kamienistym.

23. *Philopotamus montanus* (Donovan, 1813)

Jezioro: 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, zasiedla strefę rhitralu. Gatunek górski, występuje w całej Europie z wyjątkiem Islandii. Larwy występują w jeziorach oligotroficznym na dnie kamienistym.

Rodzina: *Ecnomidae*

Larwy drapieżne, budują sieci łowne.

24. *Ecnomus tenellus* (Rambur, 1842)

Jezioro: 12, 15–17, 19, 25, 42, 58, 60–62, 66–70, 73, 74, 91, 93, 108, 115, 146, 151, 152, 155.

Siedlisko: szuwary (1), najpłytszy litoral niezarośnięty (94), izoetidy (27), oczerety (201), dno muliste w strefie elodeidów (24), nimfeidy (4), elodeidy (268), peryfiton (25).

Ekologia: limnebiont obecny we wszystkich typach jezior, często i licznie w dystroficznych i torfowiskowych, głównie w strefie elodeidów. Gatunek palearktyczny, acidotolerancyjny.

Rodzina: *Polycentropodidae*

Larwy drapieżne, budują sieci łowne.

25. *Holocentropus dubius* (Rambur, 1842)

Jezioro: 14, 17, 24, 42, 45, 50, 60, 62, 67–70, 80, 81, 82, 89–91, 93, 98, 102, 104, 110, 146, 149, 150–153, 171–173.

Siedlisko: najpłytszy niezarośnięty litoral (8), oczerety (4), elodeidy (672), dno muliste (18), peryfiton (1).

Ekologia: tyrfofilny limnebiont, preferuje elodeidy oraz jeziora małe, zanikające, torfowiskowe. Gatunek eurosyberyjski. Larwy obecne głównie w strefie elodeidów.

26. *Holocentropus insignis* Martynov, 1924

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiont, występuje w jeziorach torfowiskowych. Gatunek eurosyberyjski występujący w północnej Europie.

27. *Holocentropus picicornis* (Stephens, 1836)

Jezioro: 13, 14, 60, 67, 68, 70, 74, 76, 78, 80, 81, 83, 91–93, 98, 102, 148–151, 154, 165, 167.

Siedlisko: szuwary (6), oczerety (50), elodeidy (412).

Ekologia: tyrfofilny limnebiont, częściej spotykany w małych śródleśnych i zanikających jeziorach, głównie w strefie elodeidów oraz helofitach. Gatunek o rozmieszczeniu holarktycznym, w Europie nie występuje na południu oraz w Islandii.

28. *Holocentropus stagnalis* (Albarda, 1874)

Jezioro: 68, 98, 150. Siedlisko: osoka (4), dno piaszczyste (2).

Ekologia: limnefil. Gatunek eurosyberyjski, liczniej występujący w jeziorach torfowiskowych i drobnych zbiornikach, w tym okresowych, głównie w elodeidach.

29. *Cyrnus crenaticornis* (Kolenati, 1859)

Jezioro: 15, 17, 19, 27, 28, 31, 40, 49, 56, 57, 60–62, 67–70, 74, 75, 91–94, 97, 98, 100–102, 104, 107, 109, 110, 113, 118, 119, 145, 151–155, 161.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (36), napływki i kłody (2), szuwary (4), oczerety (13), izoetidy (4), elodeidy (1964), dno muliste w strefie elodeidów (388), nimfeidy (101), peryfiton (3).

Ekologia: limnebiont preferujący jeziora mezotroficzne oraz strefę elodeidów, występuje w całej Europie.

30. *Cyrnus flavidus* McLachlan, 1864

Jezioro: 1, 13–20, 25, 27, 31, 32, 34, 42, 45, 57–62, 66–70, 72–74, 76, 80, 83, 85, 91–93, 97, 98, 101, 107–110, 113, 118, 119, 145, 146, 149–155.

Siedlisko: szuwary (23), napływki (8), litoral niezarośnięty (52), kłody (3), oczerety (130), izoetidy (57), elodeidy (1623), dno muliste w strefie elodeidów (163), nimfeidy (42), peryfiton (40).

Ekologia: limnebiont, preferuje elodeidy i jeziora eutroficzne, acidotolerancyjny. Gatunek eurosyberyjski nie występujący w południowej Europie i Islandii.

31. *Cyrnus insolutus* McLachlan, 1878

Jezioro: 25, 45, 50, 60, 62, 66–69, 74, 93, 98, 108, 119, 152, 153.

Siedlisko: oczerety (2), nimfeidy (26), elodeidy (147), dno muliste (11).

Ekologia: limnebiont, preferuje strefę elodeidów i jeziora torfowiskowe oraz eutroficzno-dystroficzne, gatunek występuje w zachodniej i północnej Europie.

32. *Cyrnus trimaculatus* (Curtis, 1834)

Jezioro: 11, 30, 56–58, 66–68, 70, 74, 116, 119, 145, 168, 172, 173.

Siedlisko: dno kamienisto-piaszczyste (20), ujście strumyka (6).

Ekologia: potamofilny limnefil, preferuje najpłytszy litoral niezarośnięty, najczęściej spotykany w jeziorach o niższej trofii, gatunek euroazjatycki.

33. *Polycentropus flavomaculatus* (Pictet, 1834)

Jezioro: 70, 118, 119, 146, 168, 172. Siedlisko: dno kamieniste (16).

Ekologia: limnefil zasiedlający dno kamieniste jezior górskich i jezior o niskiej trofii, występuje w całej Europie. Larwy licznie występują w strefie potamału.

34. *Polycentropus irroratus* (Curtis, 1835)

Jeziro: 18, 20, 66, 168. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen, występuje w prawie całej Europie. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych, eutroficznych i starorzeczach.

35. *Neureclipsis bimaculata* (Linnaeus, 1761)

Jeziro: 23, 39, 70, 96. Siedlisko: dno piaszczyste (46), elodeidy (75), nimfeidy (12).

Ekologia: potamofilny limneksen. Larwy preferują wypływy z jezior, spotykane w jeziorach mezotroficznych i eutroficznych. Gatunek holarktyczny.

36. *Plectrocnemia conspersa* (Curtis, 1834)

Jeziro: 19, 166, 169. Siedlisko: dno muliste (8), dno piaszczyste (15).

Ekologia: krenofilny limneksen, występuje w całej Europie. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych i lobeliowych.

Rodzina: Psychomyiidae

Larwy budują norki, glonożerne zdrapywacze.

37. *Lype phaeopa* (Stephens, 1836)

Jeziro: 14, 17, 56, 58, 70. Siedlisko: szuwary (1), napływk (1), trzciny (7).

Ekologia: reofilny limnefil. Larwy preferują oczerety i najpłytszy niezarośnięty litoral, łowione w jeziorach ciągu harmonicznego i przepływowch. Gatunek rozmieszczony w całej Europie.

38. *Lype reducta* (Hagen, 1868)

Jeziro: 14, 19, 21, 56–58, 168. Siedlisko: dno kamieniste (7), napływk (1), oczerety (1).

Ekologia: limneksen, zasiedla rhytral i potamal. Gatunek obecny w całej Europie. Larwy spotykane w jeziorach lobeliowych i eutroficznych.

39. *Psychomyia pusilla* (Fabricius, 1781)

Jeziro: 66, 67, 70, 91, 95, 106, 112, 117, 119, 146, 167, 168.

Siedlisko: kamienie (2), oczerety (35), elodeidy (2), nimfeidy (101), peryfiton (7270).

Ekologia: limnefil występujący także w rzekach. Gatunek euroazjatycki, element fauny naroślinnej. Preferuje strefę helofitów jezior dużych oraz o niskiej trofii. W jeziorach o wyższej trofii zastępowany jest przez *Tinodes waeneri*.

40. *Tinodes waeneri* (Linnaeus, 1758)

Jeziro: 18, 23, 25, 30, 42, 46, 49, 56, 60, 62, 66–68, 70, 74, 76, 93, 95–97, 101, 110, 112, 119, 120, 137, 141, 142, 145.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (189), napływki (1), szuwary (5), oczerety (211), nimfeidy (214), izoetidy (3), elodeidy (17), peryfiton (1387).

Ekologia: limnebiont, gatunek eurytopowy, występuje w całej Europie. Larwy preferują jeziora eutroficzne zasiedlając podłoże twarde: kamienie, kłody bądź osiedlając się na łodygach trzciny. W jeziorach o niższej trofii zastępowany jest przez *Psychomyia pusilla*.

Rodzina: Hydropsychidae

Larwy wszystkożerne, budują sieci łowne, filtratorzy.

41. *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834)

Jeziro: 23, 37, 42, 69, 145, 146, 152, 168, 171.

Siedlisko: napływki (1), dno piaszczyste (2), ujście strumyka (7), elodeidy (2).

Ekologia: limneksen, potamobiont, występuje w całej Europie. Spotykany w jeziorach wszystkich typów poza dystroficznymi i torfowiskowymi.

42. *Hydropsyche instabilis* (Curtis, 1834)

Jeziro 166. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, potamobiont. Gatunek euroazjatycki. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych.

43. *Hydropsyche pellucidula* (Curtis, 1834)

Jeziro 71, 90, 166. Siedlisko: dno niezarośnięte (13), szuwary (1).

Ekologia: limneksen, potamobiont, obecny w całej Europie. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych i eutroficznych.

Rodzina: *Phryganeidae*

Larwy budują przENOŚNE domki, fitofagiczne rozdrabniacze, w starszych stadiach drapieżne.

44. *Agrypnia obsoleta* (Hagen, 1858)

Jeziro: 15, 16, 24, 34, 42, 54, 68, 119, 144, 145, 148, 149, 171, 172.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (2), oczerety (42), elodeidy (7).

Ekologia: limnebiont, typowy acidobiont, tyrfofil. Preferuje małe, śródleśne zbiorniki z brzegami torfowiskowymi oraz jeziora górskie, zasiedla strefę helofitów.

Gatunek euroazjatycki nie występujący w południowej Europie.

45. *Agrypnia pagetana* Curtis, 1835

Jeziro: 24, 67, 70, 79, 91, 119, 144, 145, 149, 150, 152, 154, 157, 165, 167.

Siedlisko: szuwały (3), oczerety (405), elodeidy (32).

Ekologia: limnebiont, preferuje małe zbiorniki śródleśne i torfowiskowe oraz starorzeczà, gatunek holarktyczny, zasiedla helofity i elodeidy.

46. *Agrypnia picta* Kolenati, 1848

Jeziro: 69?, 164. Siedlisko: elodeidy (3).

Ekologia: limnefil, gatunek palearktyczny, w Europie głównie na północy, w Polsce bardzo rzadki. Larwy spotykane w elodeidach i jeziorach torfowiskowo-dystroficznych (w tym „jeziorkach węglanowych” na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim).

47. *Agrypnia varia* (Fabricius, 1793)

Jeziro: 13, 15, 18, 42, 43, 60, 68, 71, 155, 157, 171.

Siedlisko: trzciny (10), ramienice (5).

Ekologia: tyrfofilny limnebiont, gatunek euroazjatycki. Larwy spotykane w prawie wszystkich typach jezior, najczęściej w torfowiskowych i dystroficznych, w strefie elodeidów i helofitów.

48. *Hagenella clathrata* (Kolenati, 1848)

Jeziro: 66? Siedlisko: trzciny (1).

Ekologia: limnefil, tyrfobiont. W Polsce bardzo rzadki. Zasiedla jeziora i zbiorniki torfowiskowe, gatunek palearktyczny.

49. *Oligostomis reticulata* (Linnaeus, 1767)

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen, obecny w jeziorach dystroficznych. Zasiadla środkową i północną Europę.

50. *Oligotricha striata* (Linnaeus, 1758)

Jezioro: 1, 24, 45, 50, 51, 53, 144, 164, 165, 169–173.

Siedlisko: dno muliste (20), helofity (57).

Ekologia: limnebiont. Larwy preferują jeziora górskie, małe zbiorniki dystroficzne i torfowiskowe, zasiedlają strefę helofitów. Gatunek występuje w całej Europie z wyjątkiem Półwyspu Iberyjskiego i Apenińskiego.

51. *Trichostegia minor* (Curtis, 1834)

Jezioro: 8, 49, 32, 150, 165. Siedlisko: szuwary (8).

Ekologia: limneksen, typowy dla astatycznych śródlęśnych drobnych zbiorników, zasiedla całą Europę. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych, mezotroficznych i starorzeczach w strefie szuwarów (helofity).

52. *Phryganea bipunctata* Retzius, 1783

Jeziora: 2, 14–16, 22, 24, 36, 41–43, 45, 51, 54–56, 60, 61, 66–70, 145, 146, 149–151, 160, 171, 172.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (4), napływki (1), kłody (3), szuwary (4), oczerety (82), elodeidy (49), dno muliste (3).

Ekologia: limnebiont. Preferuje jeziora duże oraz strefę helofitów, młodsze stadia larwalne występują także w strefie elodeidów, obserwowana jest sezonowa wędrówka larw ze strefy elodeidowej (zimowanie) ku brzegowi. Gatunek o rozmieszczeniu palearktycznym, nie występuje w Hiszpanii, na Bałkanach i Islandii.

53. *Phryganea grandis* Linnaeus, 1761

Jeziora: 13, 22, 32, 34, 42, 60–62, 66–70, 73, 91, 92, 108, 119, 145, 151–153, 164, 165, 171.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (2), napływki (4), kamienie i kłody (9), szuwary (6), oczerety (11), dno z grubym detrytusem (1), elodeidy (13), nimfeidy (19), dno muliste (11).

Ekologia: limnebiont. Larwy preferują duże jeziora oraz strefę helofitów, stwierdzone w jeziorach mezotroficznych, eutroficznych, politroficznych i przepływowych. Żyje w Europie poza jej częścią południową i Islandią.

Rodzina: Brachycentridae

Larwy budują przenośne domki, są drapieżnymi filtratorami.

54. *Brachycentrus subnubilus* Curtis, 1834

Jezioro: 32. Siedlisko: helofity (1).

Ekologia: limnoksen, palearktyczny potamobiont. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych i przepływowych na dnie kamienistym.

Rodzina: Goeridae

Larwy budują przenośne domki, są glonożernymi zdrapywaczami.

55. *Goera pilosa* (Fabricius, 1775)

Jezioro: 30, 46, 56, 66, 70, 73, 74, 78, 83, 88, 93, 110, 118, 119, 143, 145, 168, 171.
Siedlisko: dno piaszczysto-kamieniste (139), napływkki (5), kłody (2), szuwary (3),
elodeidy (4).

Ekologia: limnefil. Larwy preferują dno kamieniste najpłytszego litoralu oraz brzeg zadrzewiony jezior o niższej trofii. Larwy zasiedlają także rhytral i potamal.
Gatunek obecny w całej Europie.

56. *Lithax niger* Hagen, 1859

Jezioro: 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnoksen obecny tylko w jeziorach górskich. Larwy występują w strefie krenalu i rhytralu. Gatunek górski, południowo- i środkowoeuropejski.

Rodzina: Linnephillidae

Larwy budują przenośne domki, są detrytofagiczne lub polifagiczne, rozdrabniacze.

57. *Ironoquia dubia* (Stephens, 1837)

Jezioro: 165, 166. Siedlisko: dno niezarośnięte z detrytusem (2).

Ekologia: potamofilny limnoksen. Larwy spotykane w jeziorach torfowiskowych w helofitach. Gatunek palearktyczny, nie występuje w południowej Europie, Irlandii i Islandii.

58. *Apatania auricula* (Forslund, 1930)

Jeziro: 70. Siedlisko: dno piaszczyste (1).

Ekologia: limnebiont charakterystyczny dla jezior o niskiej trofii i psammolitoralu, występuje w północnej części Europy. Larwy stwierdzane najczęściej w jeziorach mezotroficznym, rzadziej w eutroficznym, w najpłytszym litoralu na dnie piaszczystym.

59. *Apatania fimbriata* (Pictet, 1834)

Jeziro: 171, 172. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen zasiedlający źródła i rhytal. Gatunek górski, środkowoeuropejski. Larwy obecne w jeziorach oligotroficznym, na dnie piaszczystym.

60. *Ecclisopteryx dalecarlica* Kolenati, 1848

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofitny limneksen, gatunek europejski borealno-górski. Larwy zasiedlają głównie strefę rhytal, stwierdzane w jeziorach oligotroficznym na dnie kamienistym.

61. *Drusus biguttatus* (Pictet, 1834)

Jeziro: 169. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek górski, środkowoeuropejski. Larwy zasiedlają strefę rhytal, spotykane w jeziorach górskich na dnie kamienistym.

62. *Drusus monticola* McLachlan, 1876

Jeziro: 169, 171, 172. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek górski środkowoeuropejski. Larwy zasiedlają strefę rhytal, spotykane w jeziorach górskich w najpłytszym niezarośniętym litoralu.

63. *Drusus trifidus* McLachlan, 1868

Jeziro: 166, 172. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, górski, środkowoeuropejski. Larwy zasiedlają strefę rhytal i krenału, spotykane w jeziorach górskich na dnie kamienistym.

64. *Anabolia brevipennis* (Curtis, 1834)

Jeziro: 150. Siedlisko: szuwary (5), napływki (4), gałęzie (1).

Ekologia: limnoksen. Larwy typowe dla drobnych, śródleśnych zbiorników astatycznych, spotykane w jeziorach oligotroficznych, eutroficznych, dystroficznych i torfowiskowych oraz starorzeczach. Gatunek palearktyczny, nie występuje w południowej Europie i Islandii.

65. *Anabolia laevis* (Zetterstedt, 1840)

Jezioro: 10, 14, 17, 19, 32, 33, 39–42, 47, 56–58, 60–62, 66, 67, 69, 70, 74, 78, 88, 89, 94, 97, 103, 104, 118, 119, 149, 150, 165.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (395), napłyvky (75), klody i gałęzie (138), szuwary (521), oczerety (461), dno z grubym detrytusem (9), dno torfowe (2), izoetidy (15), elodeidy (63), dno muliste (25), nimfeidy (7).

Ekologia: limneobiont. Larwy występują w strefie helofitów na brzegu zadrzewionym, we wszystkich typach jezior (poza dystroficznymi). Gatunek występuje w środkowej i północnej Europie.

66. *Anabolia nervosa* (Curtis, 1834)

Jezioro: 119?, 146? Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneofil lub limneobiont, występuje w prawie całej Europie (poza Bałkanami). Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych.

67. *Grammotaulius nigropunctatus* (Retzius, 1783)

Jezioro: 42, 71, 146, 148, 169, 171.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (5), szuwary (6), oczerety (45).

Ekologia: limneofil preferujący strefę helofitów, gatunek palearktyczny. Larwy spotykane w jeziorach eutroficznych i starorzeczach.

68. *Grammotaulius nitidus* (Mueller, 1764)

Jezioro: 3, 42, 54, 66, 71, 150.

Siedlisko: dno piaszczyste (1), szuwary (14), trzciny (31).

Ekologia: limnoksen, gatunek drobnozbiornikowy. Larwy preferują zbiorniki śródleśne, astatyczne, spotykane w jeziorach mezotroficznych, eutroficznych i starorzeczach w strefie helofitów. Gatunek euroazjatycki, w Europie nie występuje na południu, Islandii i Skandynawii.

69. *Glyphotaelius pellucidus* (Retzius, 1783)

Jezioro: 17, 19, 20, 24, 36, 39, 42, 56, 58, 60, 62, 66, 67, 71, 87, 113, 119, 164, 165.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (20), szuwary (23), napływki (17), gałęzie i kłody (5), oczerety (61), elodeidy (3), dno muliste (1).

Ekologia: limnefil. Larwy preferują drobne zbiorniki śródlądowe, występują w prawie wszystkich typach jezior. Gatunek eurosyberyjski, spotykany w jeziorach śródlądowych na dnie z opadłymi liśćmi.

70. *Nemotaulius punctatolineatus* (Retzius, 1783)

Jezioro: 42, 54, 60, 62, 71, 91, 149.

Siedlisko: szuwary (8), oczerety (42), elodeidy (27).

Ekologia: limnefil eurosyberyjski, preferuje strefę helofitów oraz małe jeziora i starorzecza.

71. *Rhadicoleptus alpestris* (Kolenati, 1848)

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: tyrfofilny limneksen, zasiedla strefę rhytralu, gatunek eurosyberyjski. Larwy z przenośnymi domkami zasiedlają strumienie.

72. *Limnephilus affinis* Curtis, 1834

Jezioro: 146. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnefil, salinobiont (halofit). Gatunek palearktyczny występujący we wszystkich typach wód. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznym w strefie helofitów.

73. *Limnephilus auricula* Curtis, 1834

Jezioro: 1, 3, 18, 33, 37, 42, 43, 59, 60, 62, 64, 71.

Siedlisko: napływki (5), szuwary (118), oczerety (13).

Ekologia: limneksen drobnozbiornikowy. Gatunek euroazjatycki, preferuje zbiorniki okresowe śródlądowe, stwierdzany w jeziorach lobeliowych, eutroficznym i starorzeczach, w strefie helofitów.

74. *Limnephilus binotatus* Curtis, 1834

Jezioro: 14-16, 24, 56, 68, 74, 113, 118, 144.

Siedlisko: szuwary (178), napływki (31), litoral niezarośnięty (8), izoetidy (73), oczerety (7), elodeidy (2), dno muliste (1), dno torfowe (2).

Ekologia: limnefil. Larwy preferują strefę szuwarów i jeziora śródlądowe, stwierdzane w jeziorach ciągu harmonicznego i dysharmonicznego. Gatunek euroazjatycki, nie występuje w Europie Południowej i Islandii.

75. *Limnephilus bipunctatus* Curtis, 1834

Jezioro: 33, 71, 169. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnoksen, gatunek wód bieżących, śródleśnych, występuje w prawie całej Europie.

76. *Limnephilus borealis* (Zetterstedt, 1840)

Jezioro: 3, 14, 18, 19, 42, 61, 62, 66–71, 74, 105, 113, 149, 150, 159, 166.

Siedlisko: dno niezarośnięte (4), szuwary (139), napłyvky (14), oczerety (18), elodeidy (7).

Ekologia: limnebiont, preferuje strefę szuwarów, gatunek północno-palearktyczny. Larwy występują w jeziorach ciągu harmonicznego i starorzeczach w strefie helofitów.

77. *Limnephilus centralis* Curtis, 1834

Jezioro: 14, 36, 37.

Siedlisko: napłyvky (9), szuwary (22), trzciny (12).

Ekologia: limnefil, występuje w prawie całej Europie. Larwy preferują strefę helofitów, stwierdzane w jeziorach oligotroficznym, lobeliowym i eutroficznym.

78. *Limnephilus coenosus* Curtis, 1834

Jezioro: 169, 171, 172. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: tyrfofilny limnefil, acidotolerancyjny. Gatunek euroszyberyjski, nie występuje na Półwyspie Iberyjskim, Apenińskim, Grecji, Prowincji Pontyjskiej, Islandii.

79. *Limnephilus decipiens* (Kolenati, 1848)

Jezioro: 3, 7, 9, 24, 42, 56, 60, 62, 63, 66–68, 70, 71, 74, 82, 87, 89, 91, 103, 105, 110, 113, 119, 145, 146, 148, 161, 164, 165.

Siedlisko: dno niezarośnięte najpłytszego litoralu (19), napłyvky (6), dno z grubym detrytusem (35), szuwary (14), oczerety (173), elodeidy (10).

Ekologia: limnebiont, preferuje roślinność wynurzona strefy szuwarowej i oczeretowej oraz dno bogate w gruboziarnisty detrytus. Gatunek euroszyberyjski, w Europie nie występuje w Hiszpanii, Włoszech i strefie tundry, stwierdzany w jeziorach eutroficznym i starorzeczach.

80. *Limnephilus dispar* McLachlan, 1875

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: tyrfofilny limnefil lub limnebiont, gatunek północnopalearktyczny, w Polsce bardzo rzadki, potamofil. Larwy wykazywane dla jezior torfowiskowych i dystroficznych.

81. *Limnephilus elegans* Curtis, 1834

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnefil, tyrfofilny lub tyrfobiontyczny, w Polsce rzadki, gatunek euroszyberyjski, borealno-górski. Larwy stwierdzane w jeziorach dystroficzno-torfowiskowych.

82. *Limnephilus externus* Hagen, 1861

Jezioro: 71. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiont, tyrfobiont, gatunek północnopalearktyczny bardzo rzadki w Polsce. Larwy głównie występują w jeziorach torfowiskowych, rzadziej eutroficznych, w strefie helofitów.

83. *Limnephilus extricatus* McLachlan, 1865

Jezioro: 33, 71, 172. Siedlisko: oczerety (4).

Ekologia: tyrfofilny i reofilny limnefil, gatunek północnopalearktyczny. Larwy spotykane w jeziorach ciągu harmonicznego i dysharmonicznego, w strefie helofitów.

84. *Limnephilus flavicornis* (Fabricius, 1787)

Jezioro: 1, 3, 4, 8, 9, 16–20, 24, 33, 36–38, 42, 45, 47, 50, 54, 56, 59–62, 66–68, 71, 74, 76, 87, 89, 103, 108, 113, 118, 145, 146, 148–151, 154, 158, 159, 163–165. Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (102), szuwary (191), napływki (37), kłody i gałęzie (159), oczerety (847), izoetidy (2), elodeidy (106), dno muliste (28). Ekologia: limnefil (lokalnie nawet limnebiont), preferuje strefę helofitów oraz dno z grubym detrytusem, spotykany we wszystkich typach jezior. Gatunek euroszyberyjski nie występuje w Islandii i Hiszpanii.

85. *Limnephilus fuscicornis* Rambur, 1842

Jezioro: 18, 19, 37, 38, 42, 56, 58, 60–61, 67, 68, 70, 105, 118.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (190), napływki (26), szuwary (19), izoetidy (96), oczerety (54), elodeidy (4), dno muliste (3).

Ekologia: limnebiont, preferuje płytki litoral zadrzewionych brzegów jezior ciągu harmonicznego. Gatunek euroszyberyjski, nie występuje w południowej Europie i Islandii.

86. *Limnephilus fuscinervis* (Zetterstedt, 1840)

Jeziro: 14, 19, 54. Siedlisko: szuwary (10).

Ekologia: limneksen, drobnozbiornikowy, preferuje strefę szuwarową, spotykany w jeziorach lobeliowych i eutroficznych. Gatunek euroazjatycki, występuje w Europie w części środkowej i północnej.

87. *Limnephilus germanus* McLachlan, 1875

Jeziro: 39, 53. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, prawdopodobnie tyrfofilny lub preferujący zbiorniki dystroficzne, gatunek borealno-górski.

88. *Limnephilus griseus* (Linnaeus, 1758)

Jeziro: 3, 42, 53, 59, 61, 66, 71, 165, 169. Siedlisko: szuwary (682), oczerety (5).

Ekologia: limneksen. Gatunek palearktyczny typowy dla śródpolnych zbiorników astatycznych, spotykany w jeziorach oligotroficznych, eutroficznych, politroficznych i starorzeczach, w helofitach.

89. *Limnephilus hirsutus* (Pictet, 1834)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek euroazjatycki w Polsce bardzo rzadki, zasiedla rzeki i strumienie.

90. *Limnephilus ignavus* McLachlan, 1865

Jeziro: 56, 66, 71. Siedlisko: szuwary (2), kłody i gałęzie (12), oczerety (3).

Ekologia: reofilny limnefil, występuje prawie w całej Europie. Larwy łowione w jeziorach oligotroficznych i mezotroficznych, głównie przy brzegu zadrzewionym w strefie helofitów.

91. *Limnephilus incisus* Curtis, 1834

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: potamofilny limnefil, gatunek palearktyczny.

92. *Limnephilus lunatus* Curtis, 1834

Jeziro: 39, 42, 61, 66-68, 71, 74, 119, 146, 150.

Siedlisko: szuwały (2), najpłytszy litoral (3), gałęzie (1), dno z grubym detrytusem (3), oczereoty (11), elodeidy (1).

Ekologia: potamofilny limneofil. Gatunek euroazjatycki, preferuje strefę helofitów, wykazywany dla jezior eutroficznych, politroficznych i starorzeczy.

93. *Limnophilus luridus* Curtis, 1834

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneofil, prawdopodobnie tyrfofil, występuje także w rzekach. Gatunek północnoeuropejski, w Polsce bardzo rzadki. Larwy stwierdzane w jeziorach torfowiskowo-dystroficznych, w strefie helofitów.

94. *Limnophilus marmoratus* Curtis, 1834

Jezioro: 17–19, 22, 42, 45, 50, 56, 57, 60–62, 66–68, 71, 73, 74, 88, 108, 110, 113, 119, 146.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (18), napłyvky (7), szuwały (22), oczereoty (113), dno z grubym detrytusem (21), kłody i gałęzie (4), elodeidy (6).

Ekologia: limneobiont, acidotolerancyjny. Larwy zasiedlają strefę helofitów i brzegi zadrzewione, wykazywane dla jezior ciągu harmonicznego i dysharmonicznego. Gatunek europejski, nie występuje w południowo-wschodniej Europie, Arktyce i Islandii.

95. *Limnophilus nigriceps* (Zetterstedt, 1840)

Jezioro: 14–17, 19, 24, 34, 42, 50, 56, 58, 61, 66, 74, 119, 144, 146, 148, 164, 165.

Siedlisko: szuwały (183), napłyvky (16), dno niezarośnięte (1), kłody i gałęzie (13), izoetidy (27), oczereoty (21), nimfeidy (1), elodeidy (1).

Ekologia: limneobiont. Larwy preferują strefę helofitów i zadrzewione brzegi, stwierdzane we wszystkich typach jezior. Gatunek holarktyczny, nie występuje w południowej Europie.

96. *Limnophilus politus* McLachlan, 1865

Jezioro: 2, 5, 14–19, 24, 39, 42–44, 54, 56–58, 60–62, 66–70, 73, 74, 76, 82, 89, 91, 103, 119, 145, 146, 160, 164, 168.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (50), szuwały (58), napłyvky (4), oczereoty (208), dno z grubym detrytusem (6), izoetidy (69), elodeidy (37).

Ekologia: limneobiont. Gatunek eurosyberyjski, nie występuje w południowej części Europy i Islandii. Larwy preferują małe jeziora śródlądowe i jeziora lobeliowe, zasiedlają strefę helofitów oraz elodeidów.

97. *Limnephilus rhombicus* (Linnaeus, 1758)

Jezioro: 2, 8, 9, 14, 17, 18, 32, 36, 42, 45, 50, 52, 54, 56–58, 60–62, 66–70, 103, 113, 118, 119, 146, 149, 150, 154, 165, 166, 169, 172, 173.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (100), szuwary (5), napływki (32), oczerety (148), kłody (37), izoetidy (1), elodeidy (48), nimfeidy (1), dno muliste (2).

Ekologia: reofilny limnefil. Larwy preferują litoral bagienny i zanikający. występują w strefie helofitów, spotykane w jeziorach wszystkich typów. Gatunek holarktyczny, nie występuje w Islandii.

98. *Limnephilus sericeus* (Say, 1824)

Jezioro: 14. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen lub limnefil występujący także w wodach bieżących. Gatunek rzadki, holarktyczny w Europie ma rozmieszczenie borealno-górskie, stwierdzany w jeziorach oligotroficznym, lobeliowych i torfowiskowych.

99. *Limnephilus sparsus* Curtis, 1834

Jezioro: 14, 172. Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (2), szuwary (5), napływki (4).

Ekologia: limneksen (w górach może być limnefilem), charakterystyczny dla drobnych zbiorników okresowych, gatunek raczej rzadki, palearktyczny. Larwy spotykane w jeziorach ciągu harmonicznego.

100. *Limnephilus stigma* Curtis, 1834

Jezioro: 14, 18, 19, 24, 32, 40, 42, 45, 51, 53, 54, 56–58, 60, 67, 68, 71, 74, 148, 149, 150, 160, 164–166, 169.

Siedlisko: najpłytszy litoral (11), napływki (1), szuwary (97), oczerety (2), elodeidy (1).

Ekologia: limneksen, typowy dla turzycowych zbiorników okresowych i astatycznych, gatunek holarktyczny, w Europie nie występuje we Włoszech, południowych Bałkanach i Islandii. Larwy obecne w jeziorach oligotroficznym, lobeliowych, torfowiskowych i starorzeczach, w strefie helofitów.

101. *Limnephilus subcentralis* Brauer, 1857

Jezioro: 165. Siedlisko: szuwary (2).

Ekologia: limneksen, drobnozbiornikowy, gatunek eurosyberyjski, nie występuje w południowej Europie. Larwy preferują strefę szuwarów, stwierdzane w jeziorach oligotroficznym i torfowiskowych.

102. *Limnephilus vittatus* (Fabricius, 1798)

Jeziro: 19, 42, 43, 53, 54, 60, 71, 146, 149, 150.

Siedlisko: najpłytszy litoral (3), napływki (1), szuwar (116).

Ekologia: limneksen, preferuje śródpolne drobne zbiorniki okresowe. Gatunek euroszyberyjski, występuje w całej Europie bez obszarów tundry i Islandii. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych, lobeliowych, torfowiskowych i starorzeczach, w szuwarach.

103. *Chaetopterygopsis maclachlani* Stein, 1874

Jeziro: 169. Siedlisko: dno kamieniste (2).

Ekologia: limneksen, występuje w środkowej i północnej Europie. Larwy obecne w jeziorach oligotroficznych

104. *Chaetopteryx villosa* (Fabricius, 1798)

Jeziro: 39, 148, 150, 166, 169, 171, 172.

Siedlisko: dno kamienisto-piaszczyste (10), gałęzie (2).

Ekologia: limneksen, lokalnie w górach może być uważany za limnefila. Gatunek strefy rhytralu, występuje w północnej i środkowej Europie, spotykany w jeziorach oligotroficznych i starorzeczach.

105. *Mesophylax impunctatus* McLachlan, 1884

Jeziro: 119 (oznaczenie niepewne).

Siedlisko: dno torfowe.

Ekologia: limneksen, zasiedla rhytral, występuje prawie w całej Europie, stwierdzany w jeziorach oligotroficznych i mezotroficznych.

106. *Micropterna lateralis* (Stephens, 1837)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek borealno-górski, larwy spotykane w strumieniach i źródłach, stwierdzane w jeziorach oligotroficznych.

107. *Stenophylax permistus* McLachlan, 1895

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: reofilny limneksen. Gatunek euroazjatycki, larwy zasiedlają strumienie, spotykane w jeziorach oligotroficznych.

108. *Melampophylax nepos* (McLachlan, 1880)

Jezioro: 169. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: górski limnefil, gatunek środkowoeuropejski, występuje w rhytralu, notowany w górskich jeziorach oligotroficznym.

109. *Potamophylax cingulatus* (Stephens, 1837)

Jezioro: 58. Siedlisko: szuwary (1), dno muliste (1).

Ekologia: limneksen, zasiedla strefę rhytralu, rozmieszczony w całej Europie. Larwy spotykane w jeziorach o niskiej trofii.

110. *Potamophylax latipennis* (Curtis, 1834)

Jezioro: 118, 166, 169. Siedlisko: dno piaszczyste (3), ujście strumyka (3).

Ekologia: limneksen występujący w rhytralu, gatunek eurosyberyjski. Larwy sporadycznie łowione w jeziorach oligotroficznym, mezotroficznym i przepływowych.

111. *Potamophylax nigricornis* (Pictet, 1834)

Jezioro: 17, 19, 118, 145?, 166. Siedlisko: dno piaszczyste (1), dno muliste (1).

Ekologia: limneksen, krenobiont, występuje w całej Europie. Larwy stwierdzone w jeziorach oligotroficznym i lobeliowych w najpłytszym niezarośniętym litoralu.

112. *Potamophylax rotundipennis* (Brauer, 1857)

Jezioro: 169. Siedlisko: dno kamieniste (1).

Ekologia: limneksen, zasiedla strefę rhytralu, gatunek eurosyberyjski, nie występuje w Europie Południowej, Bałkanach, Islandii, Skandynawii. Larwy obecne w jeziorach oligotroficznym.

113. *Halesus digitatus* (Schränk, 1781)

Jezioro: 14-20, 42, 46, 50, 56, 58, 59, 66, 74, 88, 89, 97, 105, 113, 118, 145, 171. Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (47), napłytki (14), szuwary (49), kłody i gałęzie (26), oczerety (6), izoetidy (11).

Ekologia: limnefil, potamofil, gatunek euroazjatycki zasiedlający całą Europę. Larwy preferują brzeg zadrzewiony i dno niezarośnięte, występują w jeziorach ciągu harmonicznego i przepływowych.

114. *Halesus radiatus* (Curtis, 1834)

Jezioro: 70, 145. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, zasiedla strumienie i rzeki, występuje w prawie całej Europie. Larwy stwierdzone w jeziorach oligotroficznych.

115. *Halesus tessellatus* (Rambur, 1842)

Jezioro: 56, 119. Siedlisko: dno piaszczysto-kamieniste (15), gałęzie i kłody (5).
Ekologia: limneksen, zasiedla rzeki i strumienie, gatunek palearktyczny. Larwy łowione w jeziorach o niskiej trofii.

116. *Allogamus starmachi* Szczęsny, 1965

Jezioro: 172. Siedlisko: brak danych.
Ekologia: reofilny limnefil, gatunek górski, endemit tatrzański, obecny w jeziorach oligotroficznych.

117. *Allogamus uncatus* (Brauer, 1857)

Jezioro: 171, 172. Siedlisko: brak danych.
Ekologia: reofilny limnefil, gatunek górski (środkowa Europa i Bałkany), obecny w jeziorach oligotroficznych.

118. *Acrophylax vernalis* Dziędzielewicz, 1912

Jezioro 172. Siedlisko: brak danych.
Ekologia: limnefil, gatunek górski, endemit karpacki, zasiedla strefę rhytralu, obecny w jeziorach oligotroficznych.

119. *Acrophylax zerherus* Brauer, 1867

Jezioro: 171, 172. Siedlisko: brak danych.
Ekologia: limnefil zasiedlający rhytral, gatunek górski (środkowa Europa, Pireneje), obecny w jeziorach oligotroficznych.

Rodzina: Sericostomatidae

Larwy budują przenośne domki, są rozdrabniaczami.

120. *Sericostoma personatum* (Spence, 1826)

Jezioro: 169, 171. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, zasiedla rhytal oraz krenal. występuje w całej Europie, spotykany w jeziorach oligotroficznych, mezotroficznych i przepływowych.

Rodzina: *Odontoceridae*

Larwy polifagiczne, rozdrabniacze, budują przenośne domki.

121. *Odontocerum albicorne* (Scopoli, 1763)

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, występuje w strefie rhytalu i krenalu, notowany w prawie całej Europie, stwierdzany w jeziorach oligotroficznych i przepływowych.

Rodzina: *Molannidae*

Larwy budują przenośne domki, są polifagicznymi zbieraczami.

122. *Molanna albicans* (Zetterstedt, 1840)

Jezioro: 30, 70. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limnebiot, prawdopodobnie tyrfofilny. Gatunek eurosyberyjski, występuje w północnej i środkowej Europie, w Polsce rzadki, stwierdzany w jeziorach mezotroficznych, eutroficznych i dystroficzno-torfowiskowych,

123. *Molanna angustata* Curtis, 1834

Jezioro: 2, 12–16, 18–20, 22–25, 33, 35, 38, 39, 42, 47, 52, 56–62, 65–70, 72, 74, 75, 78, 82, 88–91, 93, 94, 97, 100, 103, 106–108, 112, 113, 115, 119, 145, 146, 154, 161, 168.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (178), napływk (19), szuwary (78), gałęzie (1), izoetidy (18), oczerety (86), dno z grubym detrytusem (17), nimfeidy (12), elodeidy (125), dno muliste (85).

Ekologia: limnebiot, gatunek eurosyberyjski, nie występuje w południowej Europie oraz Islandii. Larwy preferują dno niezarośnięte, choć obecne także w helofitach i elodeidach, spotykane w jeziorach ciągu harmonicznego.

124. *Molannodes tinctus* (Zetterstedt, 1840)

Jezioro: 66–68, 70, 171, 172.

Siedlisko: dno piaszczyste (4), izoetidy (38), oczerety (3).

Ekologia: reofilny limneofil, prawdopodobnie tyrfofil, gatunek eurosyberyjski, w Polsce rzadki. Larwy stwierdzone w jeziorach oligotroficznych, mezotroficznych i torfowiskowych.

Rodzina: Beraeidae

Larwy budują przENOŚNE domki, są detrytusofagami.

125. *Baraeodes minutus* (Linnaeus, 1761)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, występuje w całej Europie, larwy eurytopowe, wykazywany dla jezior oligotroficznych.

126. *Beraea pullata* (Curtis, 1834)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: krenofilny limneksen, występuje w całej Europie, stwierdzany w jeziorach oligotroficznych i starorzeczach.

Rodzina: Leptoceridae

Larwy budują przENOŚNE domki, są fitofagami i rozdrabniaczami (*Triaenodes*, *Leptocerus*, *Erotosis*), detrytusofagicznymi zbieraczami (*Mystacides*), fito- i detrytusofagicznymi rozdrabniaczami (*Athripsodes*), rozdrabniaczami odżywiającyymi się gąbkami (*Ceraclea*) lub drapieżne (*Oecetis*).

127. *Ylodes detruncatus* (Martynov, 1924)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneofil o rozmieszczeniu północnym, larwy zasiedlają strumienie i jeziora, w Polsce bardzo rzadki. Wykazywany dla jezior mezotroficznych, eutroficznych i torfowiskowych.

128. *Ylodes kawraiskii* (Martynov, 1909)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek euroazjatycki, występuje w środkowej i południowej Europie, larwy zasiedlają rzeki i strumienie, spotykane w jeziorach oligotroficznych.

129. *Ylodes reuteri* (McLachlan, 1880)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: potamofilny limnefil, halofil, gatunek palearktyczny, stwierdzany w jeziorach mezotroficznych w strefie elodeidów.

130. *Ylodes simulans* (Tieder, 1929)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, gatunek o rozmieszczeniu północno- i środkowoeuropejskim, larwy zasiedlają rhytal i potamal, obecne w jeziorach oligotroficznych.

131. *Triaenodes bicolor* (Curtis, 1834)

Jeziro: 6, 7, 9, 13–17, 19, 21–25, 36, 38, 42, 44, 47, 50, 54, 57, 59, 60, 62, 66–69, 74, 78, 81, 87, 100, 101, 105, 106, 110, 114, 144–146, 148–150, 152, 156, 158, 160–162, 165, 165, 167, 171.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (19), napływki (20), szuwały (345), oczerety (1235), izoetidy (47), dno torfowe (2), dno muliste (8), elodeidy (443), peryfiton (1), nimfeidy (30).

Ekologia: limnebiont, występuje głównie w strefie helofitów, czasami w strefie elodeidów w pobliżu brzegów, preferuje jeziora małe i eutroficzne oraz starorzecza. W Europie nie występuje na Półwyspie Iberyjskim, Islandii, południowych Bałkanach obszarach tundry.

132. *Triaenodes conspersus* (Rambur, 1842)

Jeziro: 14, 16, 17, 19, 152.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (1), szuwały (5), izoetidy (23), elodeidy (152), dno muliste (17).

Ekologia: limnebiont charakterystyczny dla strefy elodeidowej oraz dla jezior o niższej trofii, gatunek środkowoeuropejski.

133. *Erotesis baltica* McLachlan, 1877

Jeziro: 45, 60, 66, 110. Siedlisko: osoka (15), rdestnice (1).

Ekologia: limnebiont, tyrfofil związany z litoralem zanikającym i zbiorowiskami osoki, bardzo rzadki w Polsce, obecny w prawie całej Europie. Larwy stwierdzane w jeziorach oligotroficznych, mezotroficznych, eutroficznych i torfowiskowych wśród elodeidów.

134. *Mystacides azurea* (Linnaeus, 1761)

Jezioro: 14, 15, 17–22, 24, 56, 64, 66, 69, 70, 73, 145, 168, 172.
Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (69), napływki (14), szuwary (14), izoetidy (77), oczerety (18), dno torfowe (1), elodeidy (22), nimfeidy (14).
Ekologia: limnebiont związany z elodeidami i dnem niezarośniętym, preferuje jeziora śródleśne i lobeliowe. Gatunek euroazjatycki wykazywany dla jezior oligotroficznych, lobeliowych, eutroficznych, przepływowych i starorzeczy.

135. *Mystacides longicornis* (Linnaeus, 1758)

Jezioro: 1, 2, 4, 6, 9, 11, 13, 17, 18, 22, 23, 25, 26, 28–30, 35, 40, 42, 47, 52, 56, 58, 60–62, 66–70, 73, 74, 75, 78, 80, 82, 84, 86, 87, 89–91, 93, 94, 96, 97, 99, 100, 104–108, 110, 112, 114, 115, 118, 140, 141, 145, 146, 148, 149, 151, 152, 155, 161, 165, 168, 169.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (107), napływki (48), szuwary (136), izoetidy (52), oczerety (221), gałęzie i kłody (17), dno z grubym detrytusem (15), elodeidy (1492), dno muliste (76), nimfeidy (37), peryfiton (1).

Ekologia: limnebiont, preferuje strefę elodeidową, gatunek eurosyberyjski. Larwy obecne we wszystkich typach jezior, poza dystroficznymi i torfowiskowymi.

136. *Mystacides nigra* (Linnaeus, 1758)

Jezioro: 2–4, 14, 23, 25, 37, 38, 42, 47, 56, 58, 60, 62, 64, 66, 67, 69, 70, 89, 103, 119, 145, 146, 152, 168.

Siedlisko: najpłytszy litoral (21), napływki (24), szuwary (8), oczerety (41), elodeidy (70), dno muliste (41), nimfeidy (6).

Ekologia: limnebiont, związany ze strefą elodeidów, gatunek palearktyczny. Larwy stwierdzane najczęściej w jeziorach mezotroficznych, obecne także w oligotroficznych, eutroficznych i politroficznych.

137. *Athripsodes albifrons* (Linnaeus, 1758)

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, potamobiont, występuje w prawie całej Europie, stwierdzany w jeziorach oligotroficznych.

138. *Athripsodes aterrimus* (Stephens, 1836)

Jezioro: 11, 13, 17–19, 22–24, 27, 32, 38, 42–44, 47, 52, 56, 58, 60–62, 66–70, 74–76, 78, 88, 89, 91, 95, 109, 110, 115, 118, 119, 122, 145, 146, 148–152, 160, 164, 165, 167, 169.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (192), napływki (23), gałęzie i pale (29), dno z grubym detrytusem (33), szuwary (17), oczerety (298), izoetidy (103), elodeidy (851), peryfiton (15), nimfeidy (6).

Ekologia: limnebiont, występuje w strefie elodeidów i helofitów. Gatunek euro-syberyjski, preferujący jeziora eutroficzne i starorzecza, obecny także w innych jeziorach ciągu harmonicznego.

139. *Athripsodes bilineatus* (Linnaeus, 1758)

Jeziro: 2. Siedlisko: dno piaszczyste (1).

Ekologia: limneksen. Występuje w Europie, z wyjątkiem Skandynawii i Islandii. Larwy zasiedlają strefę rhytralu i potamału, spotykane w jeziorach eutroficznych i przepływowych na dnie piaszczystym.

140. *Athripsodes cinereus* (Curtis, 1834)

Jeziro: 2, 10, 11, 13, 14, 17, 19, 23, 25, 30, 32, 42, 47, 56, 58, 60–52, 66, 67, 70, 72, 78, 82, 93, 95, 96, 103, 110, 113, 115, 118, 119, 145, 152, 167.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (175), szuwary (3), napływki (24), gałęzie i kłody (1), izoetidy (536), oczerety (109), elodeidy (186), peryfiton (3), nimfeidy (3).

Ekologia: limnebiont, związany z dnem piaszczystym i jeziorami niższej trofii. Jest gatunkiem euroazjatyckim, stwierdzanym w jeziorach mezotroficznych, lobeliowych, eutroficznych i politroficznych.

141. *Ceraclea alboguttata* (Hagen, 1860)

Jeziro: brak danych. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: potamofilny limneksen, gatunek europejsko-zachodniosyberyjski. Larwy spotykane w jeziorach oligotroficznych i eutroficznych na dnie piaszczystym.

142. *Ceraclea annulicornis* (Stephens, 1836)

Jeziro: 60, 66, 69, 70, 113, 145, 118, 145, 146.

Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (56), izoetidy (6), kamienie i gałęzie (4), oczerety (1), elodeidy (9), nimfeidy (1).

Ekologia: limnebiont. Gatunek holarktyczny, nie występuje w południowej Europie i Islandii. Larwy preferują jeziora o niższej trofii oraz litoral piaszczysty, występują w zbiorowiskach ramienie.

143. *Ceraclea dissimilis* (Stephens, 1836)

Jeziro: 70. Siedlisko: brak danych.

Ekologia: limneksen, występuje w prawie całej Europie (z wyjątkiem Półwyspu Iberyjskiego, zachodnich Bałkanów, Islandii), stwierdzany w jeziorach oligotroficznym i mezotroficznym.

144. *Ceraclea excisa* Morton, 1904

Jezioro: 68, 91, 103 (oznaczenia niepewne). Siedlisko: izoetidy (2), elodeidy (2). Ekologia: limnefil, gatunek północnopalearktyczny. Larwy stwierdzane w jeziorach eutroficznym i torfowiskowym, występują także w rhytalu.

145. *Ceraclea fulva* (Rambur, 1842)

Jezioro: 3, 70, 146, 171. Siedlisko: brak danych. Ekologia: potamofilny limnefil, gatunek europejsko-zachodniosyberyjski, nie występuje w południowej Europie, Islandii. Larwy stwierdzane w jeziorach oligotroficznym i przepływowym.

146. *Ceraclea senilis* (Burmeister, 1839)

Jezioro: 68, 70, 49, 149, 165. Siedlisko: brak danych. Ekologia: limnebiont, euroazjatycki, nie występuje na Półwyspie Iberyjskim, Apenińskim, Pirenejach i Islandii, wykazywany z jezior eutroficznym.

147. *Setodes punctatus* (Fabricius, 1839)

Jezioro: brak danych. Siedlisko: brak danych. Ekologia: limneksen stwierdzany w jeziorach oligotroficznym. Gatunek euroazjatycki, nie występuje w Skandynawii i Islandii, larwy zasiedlają potamal.

148. *Leptocerus tineiformis* Curtis, 1834

Jezioro: 17, 19, 25, 27, 42, 47, 50, 56, 57, 60–62, 69–71, 80, 89, 111, 115, 145, 146, 150–153, 165.

Siedlisko: napływk (1), dno niezarośnięte (15), oczerety (3), izoetidy (2), nimfeidy (1), elodeidy (1081).

Ekologia: limnebiont, preferuje strefę elodeidów i jeziora mezotroficzne, występuje w prawie całej Europie z wyjątkiem Półwyspu Iberyjskiego, Islandii i Skandynawii.

149. *Oecetis furva* (Rambur, 1842)

Jezioro: 13, 14, 17, 24, 32, 42, 47, 60, 61, 66–70, 74, 91, 94, 97, 101, 104, 146, 151, 152, 154, 155, 160, 161, 164, 167.

Siedlisko: szuwały (4), dno niezarośnięte (2), oczerety (9), elodeidy (106).
Ekologia: limnebiont, palearktyczny, w Europie nie występuje w Hiszpanii i południowej części Bałkanów. Larwy preferują strefę elodeidów.

150. *Oecetis lacustris* (Pictet, 1834)

Jezioro: 11, 14, 15, 17, 19, 23, 28, 61, 66, 68, 70, 146, 152, 167, 169.
Siedlisko: najpłytszy litoral niezarośnięty (26), szuwały (7), kłody i gałęzie (2), izoetidy (28), oczerety (1), elodeidy (7), nimfeidy (11), dno muliste (5).
Ekologia: limnebiont związany ze strefą izoetidów i głębszym litoralem oraz niską trofią. Gatunek palearktyczny, w Europie nie występuje na Półwyspie Iberyjskim, Bałkanach i Islandii.

151. *Oecetis notata* (Rambur, 1842)

Jezioro: 11. Siedlisko: brak danych.
Ekologia: limneofil, potamofil, gatunek euroszyberyjski, rzadki w Polsce. Larwy stwierdzane w jeziorach eutroficznym wśród elodeidów.

152. *Oecetis ochracea* (Curtis, 1825)

Jezioro: 25, 28, 60–62, 67, 69–71, 108, 165.
Siedlisko: najpłytszy litoral (4), napłytki (1), szuwały (6), izoetidy (1), oczerety (3), elodeidy (48), dno muliste (7).
Ekologia: limnebiont, holarktyczny. Larwy występują w jeziorach eutroficznym i politroficznym głównie w strefie elodeidów.

153. *Oecetis testacea* (Curtis, 1834)

Jezioro: 15, 17, 18, 56. Siedlisko: dno piaszczyste (3), napłytki (2), izoetidy (1), dno muliste (4).
Ekologia: limnebiont, preferuje jeziora oligotroficzne, lobeliowe i śródleśne. Gatunek holarktyczny, nie występuje w południowej Europie.

154. *Oecetis tripunctata* (Fabricius, 1793)

Jezioro: 44. Siedlisko: oczerety (2).
Ekologia: limnebiont, gatunek bardzo rzadki o rozmieszczeniu euroszyberyjskim. Larwy łowione w jeziorach eutroficznym w strefie helofitów.

3.3. CHARAKTERYSTYKA CHRUŚCIKÓW JEZIORNÝCH

Na około 260 gatunków chruścików wykazanych w Polsce (Szczęsny 1991) z jeziorami związane są 154 gatunki, w tym silniej (limnebioanty i limnefile) aż 88 (34% wszystkich gatunków występujących w Polsce). We wcześniejszej pracy wykazywano związek z jeziorami 172 gatunków (Czachorowski 1997a), jednakże po dokładniejszej rewizji odrzucono kilkanaście limneksenów, których obecność w jeziorach wykazywano tylko w oparciu o imagines. Także po przeanalizowaniu pełniejszych danych kilka kolejnych gatunków — poprzednio zaliczanych do limneksenów — zaklasyfikowano do limnefilei.

Spośród 17 rodzin *Trichoptera* obecnych w Polsce, w jeziorach stwierdzono przedstawicieli 16. Wśród chruścików obecnych w jeziorach najliczniej reprezentowana jest rodzina *Limnephilidae* — 62 gatunki. Licznie reprezentowane są rodziny: *Leptoceridae* — 28 gatunków, *Hydroptilidae* — 17, *Polycentropodidae* — 12 i *Phryganeidae* — 10.

Spośród 49 limnebioantów prawie wszystkie to gatunki o szerokich zasięgach występowania (45). Są to głównie gatunki palearktyczne (kilka ma węższe lub nierozpoznane dokładnie zasięgi występowania), związane z nizinami, w tym kilka jest północnopalearktycznych. Najwięcej limnebioantów zasiedla strefę elodeidów (32 gatunki), liczne strefę helofitów (25) i nieliczne najpłytszy litoral (8).

Wśród limnefilei aż 31 ma szerokie zasięgi występowania, zaś cztery są związane z górami Europy. Najwięcej limnefilei związanych jest ze strefą potamału (25 gatunków), mniej ze strefą rhytralu (7), drobnymi zbiornikami (4) czy torfowiskami (2). Limnefile zasiedlają głównie najpłytszy niezarośnięty litoral (10) i strefę helofitów (15), rzadziej strefę elodeidów (5).

W grupie limneksenów blisko połowa gatunków odznaczyła się szerszymi zasięgami (38), wyraźnie węższe, górskie zasięgi wykazało 8. Z krenalem związanych jest 7 limneksenów, ze strefą rhytralu — 20, potamału — 23, z drobnymi zbiornikami dalszych 10, zaś 6 gatunków z wodami torfowiskowymi. Wyraźnie najwięcej gatunków związanych jest z najpłytszym niezarośniętym litoralem (30), mniej ze strefą helofitów — 15, i tylko cztery występują w strefie elodeidów.

W celu odpowiedzi na pytanie, czy charakterystyki rozmieszczenia geograficznego oraz przywiązanie do jednego typu środowiska wodnego wśród chruścików jeziornych są specyficzne, czy też takie same jak wśród chruścików innych typów wód, porównano faunę chruścików jezior i faunę strumieni (Czachorowski 1997a). Analizując na podstawie podobnych danych faunę chruścików jezior oraz faunę strefy rhytralu okazało się, że fauna jeziorna odznacza się dużo większą eurytopowością (w jeziorach tylko 22% gatunków ściśle związanych z jeziorami, zaś aż 50% chruścików rhytralu silnie związana jest z tym typem środowiska). Chruściki jezior odznaczają się wyraźnie mniejszym endemizmem (tylko 30% chruścików jeziornych wykazało węższe zasięgi występowania, zaś aż 60% gatunków strefy rhytralu odznaczyło się wąskimi zasięgami geograficznego występowania). Ponadto

fauna jeziorna odznacza się szerszymi zasięgami występowania i bardziej północnym rozmieszczeniem. Przeprowadzone porównanie wskazuje, że wymienione charakterystyki wynikają ze specyfiki środowiska jezior, a w znacznie mniejszym stopniu z ogólnych właściwości biologicznych *Trichoptera*.

Faunę chruścików jezior można więc określić jako relatywnie eurytopową i o szerokich zasięgach występowania z licznymi gatunkami o rozmieszczeniu północnym (północnopalearktyczne). Najbardziej specyficzna fauna jeziorna zasiedla głębszy litoral (strefa elodeidów), w mniejszym stopniu strefę helofitów. Najwięcej gatunków przypadkowych obecnych jest w najpłytszym litoralu niezarośniętym (głównie w jeziorach górskich i o niskiej trofii).

Obecna fauna spotykana w jeziorach rekrutuje się z gatunków górskich (powstałych w górach Europy), borealnych i strefy lasów liściastych. Zagadnienie to dokładniej zostanie omówione w rozdziale 6.

4. CHARAKTERYSTYKA ROZMIESZCZENIA CHRUŚCIKÓW W JEZIORACH POLSKI

4.1. WPROWADZENIE

Wydaje się, że zebrano już wystarczającą ilość danych, aby pokusić się o sformułowanie wniosków ogólnych oraz scharakteryzować rozmieszczenie larw chruścików w jeziorach. Tak jak już wcześniej zostało zauważone (Czachorowski 1997a) oraz jak potwierdzają prezentowane badania, w charakterystyce rozmieszczenia larw można dostrzec trzy poziomy zróżnicowania: geograficzny, krajobrazowy (typy jezior oraz wpływ bezpośredniego otoczenia) i wewnątrzjeziorny. Zostaną one omówione niżej.

Zróżnicowanie geograficzne wynikać może z różnic klimatycznych i historycznych (polodowcowa dyspersja gatunków). Zróżnicowaniu na poziomie krajobrazu przypisać można wpływ migracji fauny z sąsiadujących z jeziorami siedlisk wodnych (np. z rzek, torfowisk, drobnych zbiorników) i interpretować także jako adaptację do życia w zmiennym krajobrazie, jako możliwość do życia w siedliskach różnych typów sąsiadujących środowisk wodnych krajobrazu pojeziernego (jeziora, rzeki, zbiorniki okresowe). Zebrane do tej pory dane dotyczące występowania chruścików w jeziorach, drobnych zbiornikach oraz rzekach nizinnych pozwalają sądzić, że różnice między siedliskami jezior, zbiorników okresowych i cieków nizinnych nie są duże, dzięki czemu gatunki o szerokich preferencjach siedliskowych, gatunki relatywnie eurytopowe mogą bytować w różnych typach wód. Cechami tej strategii życia w zmiennym krajobrazie są szerokie zasięgi występowania geograficznego (świadczące o dużej dyspersyjności i eurytopowości), szerokie preferencje siedliskowe (eurytopowość, oportunizm ekologiczny), co w konsekwencji pozwala na bytowanie w siedliskach jeziornych, rzecznych czy zbiornikach okresowych, w następujących po sobie okresach, w zależności od dostępności tych siedlisk. W rezultacie jest to adaptacja do siedlisk, nie zaś do środowisk apriorycznie wyróżnianych przez badacza (jezioro, rzeka, strumień). Dla występowania chruścików ważniejsze jest zróżnicowanie siedliskowe w jeziorach niż „jeziorność” (specyficzne cechy zbiornika jeziornego w porównaniu do innych typów wód), niż wyodrębnianie się jezior z innych typów wód, co niżej zostanie omówione.

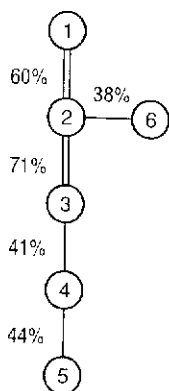
Celowe jest rozpatrzenie istotności wszystkich wymienionych wyżej czynników. W niniejszym rozdziale podjęta zostanie próba charakterystyki fauny chruścików w kontekście regionalnym, typów jezior i typów siedlisk oraz próba sformułowania ogólnego schematu rozmieszczenia larw w jeziorach.

4.2. GEOGRAFICZNE (REGIONALNE) ZRÓŻNICOWANIE FAUNY CHRUŚCIKÓW

Dotychczasowe badania wskazują, że fauna jeziorna chruścików Polski ma prawie w całości północny charakter (Czachorowski 1997a). Można by zatem sądzić, że fauna jezior północnej części kraju będzie bogatsza. W części potwierdzają to niniejsze badania, gdyż najwięcej gatunków stwierdzono na Pojezierzu Mazurskim (92 gatunki). Należy jednak wziąć pod uwagę zróżnicowaną intensywność badań w różnych regionach Polski. W konsekwencji rzeczywiste różnice jakościowe między regionami są zapewne mniejsze. W dalszych badaniach spodziewać się można stwierdzenia nowych gatunków, lecz dotyczyć to będzie raczej limnoksenów lub gatunków rzadkich. Niniejsze badania wykazują, że jeziora Pojezierza Mazurskiego i Pomorskiego mają najbogatszą faunę, odpowiednio 92 i 63 gatunki. Wyraźniej widoczne jest to w przypadku uwzględnienia gatunków limnebiontycznych — typowo jeziornych. Dużo gatunków, bo 64, obecnych jest w zbiornikach górskich i wyżynnych, jednakże związane jest to z dużą liczbą limnoksenów. Mniej gatunków stwierdzono na relatywnie słabo zbadanym Pojezierzu Wielkopolskim (56 gatunków) oraz na Podlasiu (40) i najmniej na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim (32).

Różnice geograficzne po części wynikać mogą z faktu, iż niektóre gatunki osiągają południowe granice występowania właśnie na obszarze północnej Polski. Są to: *Molanna albicans*, *Oxyethira distinctella* i *Limnephilus externus*. Być może *Hydroptila dampfi* ma podobne rozmieszczenie lub występuje tylko w Krainie Wielkich Jezior Mazurskich, na co wskazują dotychczasowe dane. Gatunki z plemienia *Limnephilini* (rodzaje *Limnephilus*, *Anabolia*, *Grammotaulius*, *Glyphotaelius*) liczniejsze są w jeziorach północnej części kraju. Także obecność *Psychomyia pusilla* w jeziorach ograniczona jest tylko do północnych pojezierzy. W innych częściach kraju występuje jedynie w ciekach. Zróżnicowanie regionalne wynikać może także z regionalnego zróżnicowania siedlisk jeziornych, np. w jeziorach górskich więcej jest siedlisk związanych z dnem kamienistym oraz z oligotrofią.

Słabo zaznaczający się gradient regionalny północ-południe potwierdza analiza podobieństw fauny chruścików różnych regionów (rys. 1-3). Za najbardziej „północne” można uznać Pojezierze Mazurskie (zwłaszcza Pojezierze Suwalskie), ze względu na fakt, iż należy do najchłodniejszych dzielnic klimatycznych. Z pojezierzy najbardziej południowe położenie ma Pojezierze Łęczyńsko-Włodaw-



Rys. 1. Dendryt podobieństw faunistycznych między regionami

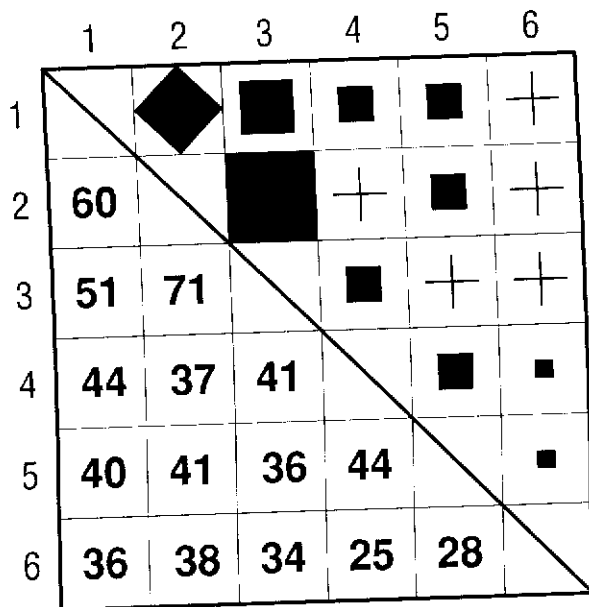
1 — Poj. Pomorskie, 2 — Poj. Mazurskie, 3 — Poj. Wielkopolskie, 4 — Poj. Łęczyńsko-Włodawskie, 5 — Podlasie, 6 — jeziora górskie.

skie. Jedynie fauna góraska nieco odbiega od tego schematu, lecz należy podkreślić, iż jest to zgodne z ogólną zasadą rozmieszczenia borealno-górskiego, w których gatunki zimnolubne występują zarówno na północy, jak i w górach. Przy obliczaniu podobieństw faunistycznych z uwzględnieniem współczynnika znaczenia ekologicznego wartości podobieństw wyraźniej zostały „wygładzone” (rys. 3). Podobieństwa między fauną pojezierzy okazały się większe i na podobnym poziomie (ok. 50%), zaś wyraźniej wyodrębniła się fauna zbiorników górskich. Większe podobieństwo między fauną Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego a Niziną Podlaską wynika z faktu uwzględnienia na tych terenach starorzeczy.

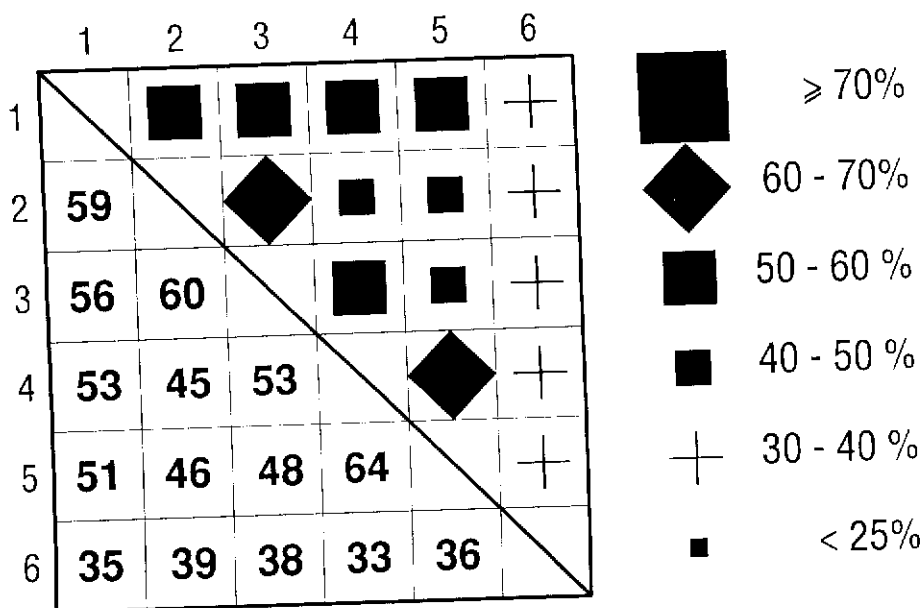
Należy podkreślić, że różnice regionalne dotyczą niewielu gatunków. O podobieństwach zdecydowały głównie gatunki silniej związane z jeziorami (limnebionty i limnefile), zaś o różnicach głównie gatunki przypadkowe (limneksen), co można interpretować także jako efekt zróżnicowania na poziomie krajobrazu (migracje z otaczających typów wód, ta kwestia dokładniej zostanie omówiona w dalszej części pracy).

W jeziorach górskich występuje wiele gatunków typowo górskich (14). Nie są one obecne w jeziorach innych niż karpackie czy sudeckie. Pośród tych gatunków są takie, które można uznać za limnefile (5), więcej jest jednak limneksenów (8). Wśród chrzączek ograniczonych do jezior górskich należy wymienić: *Melampophylax nepos*, gatunki z rodzajów: *Allogamus*, *Acrophylax* i *Drusus*.

Na Pojezierzu Pomorskim jedynie *Oxyethira distinctella* może być uznana za gatunek występujący wyłącznie w tym regionie. Jest to chrzączka o rozmieszczeniu borealnym i preferujący jeziora typu lobeliowego. Raczej nie należy oczekiwać jego występowania na Pojezierzu Mazurskim. Jakkolwiek wskazać można jeszcze kilka gatunków złowionych tylko w jeziorach tego regionu, to dane te odnoszą się albo do imagines (*Oecetis notata*, *Orthotrichia angustella*), albo limneksenów



Rys. 2. Diagram Czekanowskiego podobieństw faunistycznych między regionami
 1 — Poj. Pomorskie, 2 — Poj. Mazurskie, 3 — Poj. Wielkopolskie, 4 — Poj. Łęczyńsko-Włodawskie, 5 — Podlasie,
 6 — jeziora górskie; oznaczenia jak na rys. 3.



Rys. 3. Diagram Czekanowskiego podobieństw faunistycznych między regionami,
 formuła Jaccarda z modyfikacją uwzględniającą wskaźnik znaczenia ekologicznego
 1 — Poj. Pomorskie, 2 — Poj. Mazurskie, 3 — Poj. Wielkopolskie, 4 — Poj. Łęczyńsko-Włodawskie, 5 — Podlasie,
 6 — jeziora górskie.

(*Athripsodes bilineatus*), nie można więc ich traktować jako elementy wyróżniające. Ogólnie fauna chruścików najbardziej podobna jest do fauny chruścików jezior Pojezierza Mazurskiego.

Na Pojezierzu Mazurskim jedynie cztery gatunki: *Hydrotilla dampfi*, *Molanna albicans*, *Apatania auricula*, *Limnephilus externus* można uznać za związane z czynnikiem regionalnym. „Wylączność” kolejnych wynika najprawdopodobniej z występowania w rzadkich siedliskach (*Erotosis baltica*, *Beraeodes minutus*, *Oecetis tripunctata*, *Limnephilus germanus*) i ich obecności można spodziewać się na innych pojezierzach. Cechą szczególną fauny Pojezierza Mazurskiego może być także występowanie w jeziorach kilku gatunków reofilnych: *Polycentropus flavomaculatus*, *Psychomyia pusilla* oraz dużej liczby gatunków z plemien *Limnephilinae* (rodzaje: *Limnephilus*, *Grammotaulius*, *Glyphotaelius*, *Anabolia*).

Jedynie na Pojezierzu Wielkopolskim stwierdzono *Limnephilus luridus* i *L. affinis*, jednakże można mieć wątpliwości co do poprawności oznaczeń. Ogólnie fauna jest bardzo podobna do fauny chruścików Pojezierza Pomorskiego i Mazurskiego.

Za gatunek wyróżniający jeziorną faunę Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego można uznać *Agrypnia picta* i wiąże się to najprawdopodobniej z obecnością specyficznych siedlisk torfowiskowych (jeziorka węglanowe). W zbiornikach Niziny Podlaskiej nie stwierdzono gatunków wyłącznych (występują głównie starorzecza, o uproszczonej względem jezior strukturze siedliskowej).

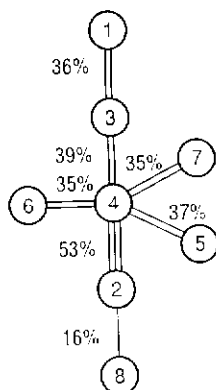
Chruściki występujące wyłącznie w jeziorach górskich to głównie limnekseny pochodzące z rhitralu: *Melampophylax nepos* i przedstawiciele rodzajów *Drusus*, *Allogamus* i *Acrophylax* oraz gatunki występujące w całym kraju, lecz preferujące wody okresowe, źródła i rzeki, np. *Limnephilus coenosus*, *Molannodes tinctus*, *Plectrocnemia conspersa*, *Cyrnus trimaculatus* i *Polycentropus flavomaculatus*. Dwa ostatnie spotykane są także w zimnych jeziorach północnej Polski o niskiej trofii.

W odniesieniu do Polski zróżnicowanie regionalne trichopterofauny jest słabo zaznaczone i w większości sprowadza się do różnic w siedliskowym wykształceniu jezior tych regionów. Ważniejszym czynnikiem wydaje się zróżnicowanie krajo-brazowe. Tym można tłumaczyć relatywnie dużą odrębność fauny chruścików jezior górskich — poprzez obecność gatunków reofilnych o rozmieszczeniu górskim, pochodzących z licznych w górach potoków. To samo odnosi się do gatunków przypadkowych w innych regionach.

4.3. FAUNA CHRUSCIKÓW RÓŻNYCH TYPÓW JEZIOR

4.3.1. Wprowadzenie

Podobieństwa faunistyczne między typami jezior (rys. 4) są wyraźnie mniejsze niż podobieństwa między faunami jezior różnych regionów (rys. 1), co świadczy o większym różnicującym znaczeniu typów jezior. W dendrycie podobieństw faunistycznych najwyraźniej wyodrębniają się chruściki jezior eutroficznycych i mezotroficznycych. Trichopterofauna jezior eutroficznycych zajęła centralną pozycję w dendrycie. Największą odrębnością cechuje się fauna jezior przepływowych (rys. 4). Jeziora oligotroficzne odznaczyły się największą liczbą gatunków (104), bogata fauna chruścików występuje w jeziorach eutroficznycych (75), mezotroficznycych (60) i lobeliowych (50). Mniej gatunków wykazano w jeziorach dystroficznycych i torfowiskowycych (45) oraz starorzeczach (38). Najmniej gatunków stwierdzono w jeziorach politroficznycych (27) i przepływowycych (19) (tab. 7).



Rys. 4. Dendryt podobieństw faunistycznych między jeziorami różnego typu
1 — jez. oligotroficzne, 2 — mezotroficzne, 3 — lobeliowe, 4 — eutroficzne, 5 — politroficzne, 6 — dystroficzne,
7 — starorzecza, 8 — jez. przepływowe.

Zróżnicowanie występowania w jeziorach różnych typów wydaje się ważne dla rozmieszczenia chruścików w jeziorach Polski. W związku z powyższym celowe jest podanie charakterystyki chruścików jezior różnych typów, z wykorzystaniem danych prezentowanych w niniejszej pracy i danych uzupełniających z piśmiennictwa odnoszących się do jezior Europy (tab. 7).

Tabela 7. Występowanie chrzączek w jeziorach różnych typów

LB — limnebiot, LF — limnefil, LK — limneksen, g — gatunek górski; 1 — oligotroficzne, w tym górskie i północne; 2 — mezotroficzne; 3 — lobeliowe; 4 — eutroficzne; 5 — politroficzne; 6 — dystroficzne, torfowiskowe, śródlądne; 7 — starorzecza; 8 — przepływowce; + — występuje; ++ — często lub często; ? — dane niepewne; uwzględniono dane własne oraz dane z literatury

Gatunek	Grupa ekologiczna	Typy jezior							
		1	2	3	4	5	6	7	8
		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Agraylea multipunctata</i>	LB	+	+	+	+	+	+		
<i>Agraylea sexmaculata</i>	LB	?	+		+				
<i>Agrypnia obsoleta</i>	LB	+		+	+		++	+	
<i>Agrypnia pagetana</i>	LB	+			+		++	++	
<i>Agrypnia varia</i>	LB	+	+	+	+		++		+
<i>Anabolia laevis</i>	LB	+	+	+	+	+		+	
<i>Apatania auricula</i>	LB	?	++		+				
<i>Athripsodes aterrimus</i>	LB	+	+	+	++	+		++	
<i>Athripsodes cinereus</i>	LB		++	+	+	+			
<i>Ceraclea annulicornis</i>	LB	+	++						
<i>Ceraclea senilis</i>	LB				+				
<i>Cyrnus crenaticornis</i>	LB	+	++	+	+	+			
<i>Cyrnus flavidus</i>	LB	+	+	++	++	+	+	+	
<i>Cyrnus insolutus</i>	LB		+		+		+		
<i>Ecnomus tenellus</i>	LB	+		+	+	+	+		
<i>Erotesis baltica</i>	LB	+	+		+		+		
<i>Holocentropus dubius</i>	LB	+	+	+	+			+	
<i>Holocentropus insignis</i>	LB	+					+		
<i>Holocentropus picicornis</i>	LB	+	+	+	+		+	+	
<i>Hydroptila dampfi</i>	LB				+				
<i>Hydroptila pulchricornis</i>	LB		+		+		?		
<i>Leptocerus tineiformis</i>	LB	+	++	+	+	+		+	
<i>Limnephilus borealis</i>	LB	+		+	+	+		+	
<i>Limnephilus decipiens</i>	LB				+			+	
<i>Limnephilus externus</i>	LB				+		++		

		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Limnephilus fuscicornis</i>	LB	+	+	+	+	+			
<i>Limnephilus marmoratus</i>	LB	+	+	+	+	+	+		
<i>Limnephilus nigriceps</i>	LB	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Limnephilus politus</i>	LB	++	+	++	+	+	+	+	
<i>Molanna albicans</i>	LB		+		+		+		
<i>Molanna angustata</i>	LB	+	+	+	+	+			
<i>Mystacides azurea</i>	LB	+		++	+			+	+
<i>Mystacides longicornis</i>	LB	+	+	+	+	+		+	+
<i>Mystacides nigra</i>	LB	+	++		+	+			
<i>Oecetis furva</i>	LB		+	+	+	+	+		
<i>Oecetis lacustris</i>	LB	+	++	+	+	+			
<i>Oecetis ochracea</i>	LB				+	+			
<i>Oecetis testacea</i>	LB	++		+					
<i>Oecetis tripunctata</i>	LB				+				
<i>Oligotricha striata</i>	LB			+			+	+	
<i>Orthotrichia costalis</i>	LB		+		++	++	+		
<i>Oxyethira distinctella</i>	LB	+		+					
<i>Oxyethira flavicornis</i>	LB	+	+		+		+		
<i>Phryganea bipunctata</i>	LB		+	+	+	+	+	+	
<i>Phryganea grandis</i>	LB		+		+	+			+
<i>Tinodes waeneri</i>	LB	+	+	+	++				
<i>Trienodes bicolor</i>	LB		+	+	++			++	
<i>Trienodes conspersus</i>	LB	++	++	+					
<i>Tricholeiochiton fagesii</i>	LB	+		+			+		
<i>Limnephilus flavicornis</i>	LF LB?	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Anabolia nervosa</i>	LF-LB	+							
<i>Acrophylax vernalis</i>	LF, g	+							
<i>Acrophylax zerberus</i>	LF, g	+							
<i>Agrypnia picta</i>	LF							+	
<i>Allogamus starmachi</i>	LF, g	+							
<i>Allogamus uncatu</i>	LF, g	+							

		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ceraclea excisa</i>	LF				+		+		
<i>Ceraclea fulva</i>	LF	+							+
<i>Cyrnus trimaculatus</i>	LF	+	+		+			+	
<i>Glyphotaelius pellucidus</i>	LF	+	+	+	+		+		
<i>Goera pilosa</i>	LF	+	+		+				
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	LF				+			+	
<i>Hagenella clathrata</i>	LF						+	+	
<i>Halesus digitatus</i>	LF	+	+	+	+				+
<i>Holocentropus stagnalis</i>	LF				+		+	+	
<i>Hydroptila angulata</i>	LF	+							
<i>Hydroptila tineoides</i>	LF	+	+						
<i>Limnephilus affinis</i>	LF	+							
<i>Limnephilus binotatus</i>	LF	+	+	+	+		+		
<i>Limnephilus centralis</i>	LF	+		+	+				
<i>Limnephilus coenosus</i>	LF	?							
<i>Limnephilus dispar</i>	LF						+		
<i>Limnephilus elegans</i>	LF						+		
<i>Limnephilus extricatus</i>	LF	+	+		+		+		
<i>Limnephilus ignavus</i>	LF	+	+						
<i>Limnephilus incisus</i>	LF				?				
<i>Limnephilus lunatus</i>	LF				+	+		+	
<i>Limnephilus luridus</i>	LF						+		
<i>Limnephilus rhombicus</i>	LF	+	+	+	+	+	+		+
<i>Lype phaeopa</i>	LF	+	+	+	+				+
<i>Melanophylax nepos</i>	LF, g	+							
<i>Molannodes tinctus</i>	LF	+	+				+		
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	LF		+		+		+	+	
<i>Oecetis notata</i>	LF				+				
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	LF	++	+	+	+			+	
<i>Psychomyia pusilla</i>	LF	+	++					+	
<i>Ylodes detruncatus</i>	LF		+		+		+		

		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Ylodes reuteri</i>	LF		+						
<i>Limnephilus sericeus</i>	LK-LF?	+		+			+		
<i>Limnephilus sparsus</i>	LK-LF?	+			+	+			
<i>Agapetus fuscipes</i>	LK	+	+						+
<i>Anabolia brevipennis</i>	LK	+			+		+	+	
<i>Apatania fimbriata</i>	LK, g	+							
<i>Athripsodes albifrons</i>	LK	+							
<i>Athripsodes bilineatus</i>	LK				+				+
<i>Beraea pullata</i>	LK	+						+	
<i>Beraeodes minutus</i>	LK	+							+
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	LK	+							+
<i>Ceraeola alboguttata</i>	LK	+			+				
<i>Ceraeola dissimilis</i>	LK	+	+						
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i>	LK	+							
<i>Chaetopteryx villosa</i>	LK	+						+	
<i>Drusus biguttatus</i>	LK, g	+							
<i>Drusus monticola</i>	LK, g	+							
<i>Drusus trifidus</i>	LK, g	+							
<i>Eccisopteryx dalecarlica</i>	LK, g	+							
<i>Glossosoma boltoni</i>	LK		+						+
<i>Grammotaulius nitidus</i>	LK		+		+			+	
<i>Halesus radiatus</i>	LK	+							
<i>Halesus tessellatus</i>	LK	+							
<i>Hydropsyche angustipennis</i>	LK	+	+		+			+	+
<i>Hydropsyche instabilis</i>	LK	+							
<i>Hydropsyche pellucidula</i>	LK	+			+				
<i>Hydroptila cornuta</i>	LK				+	+			
<i>Hydroptila forcipata</i>	LK	+			+				
<i>Hydroptila lotensis</i>	LK	+			+				
<i>Hydroptila simulans</i>	LK	+							
<i>Hydroptila sparsa</i>	LK					+			

		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Isonychia dubia</i>	LK	?					+		
<i>Limnephilus auricula</i>	LK			+	+			+	
<i>Limnephilus bipunctatus</i>	LK	?							
<i>Limnephilus fuscineris</i>	LK			+	+				
<i>Limnephilus germanus</i>	LK						+		
<i>Limnephilus griseus</i>	LK	+			+	+		+	
<i>Limnephilus hirsutus</i>	LK	?					+		
<i>Limnephilus stigma</i>	LK	+		+			+	+	
<i>Limnephilus subcentralis</i>	LK	+					+		
<i>Limnephilus vittatus</i>	LK	+		+			+	+	
<i>Lithax niger</i>	LK	+							
<i>Lype reducta</i>	LK			+	+				
<i>Mesophylax impunctatus</i>	LK	+	+						
<i>Micropterna lateralis</i>	LK, g	+							
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	LK		+		+				
<i>Odontocerum albicorne</i>	LK	+							+
<i>Oligostomis reticulata</i>	LK								
<i>Orthotrichia angustella</i>	LK		+				+		
<i>Oxyethira frici</i>	LK	+							
<i>Philopotamus ludificatus</i>	LK, g	+							
<i>Philopotamus montanus</i>	LK, g	+							
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	LK	+		+					
<i>Polycentropus irroratus</i>	LK	+			+			+	
<i>Potamophylax cingulatus</i>	LK	+							
<i>Potamophylax latipennis</i>	LK	+	+						+
<i>Potamophylax nigricornis</i>	LK	+	?	+					
<i>Potamophylax rotundipennis</i>	LK	+							
<i>Rhadicoleptus alpestris</i>	LK	?							
<i>Rhyacophila dorsalis</i>	LK, g	+							+
<i>Rhyacophila nubila</i>	LK								+
<i>Sericostoma personatum</i>	LK	+	+				+	+	
									+

		1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Setodes punctatus</i>	LK	+							
<i>Stenophylax permistus</i>	LK	+							
<i>Trichostegia minor</i>	LK	+		+				+	
<i>Ylodes kawraiskii</i>	LK	+							
<i>Ylodes simulans</i>	LK	+							
Łącznie:		104	60	50	75	27	45	38	19

4.3.2. Chruściki jezior oligotroficznych

Za typowe jeziora tej grupy można uznać jez. Hańcza (nr 118) oraz jeziora górskie w Tatrach (nr 170, 172). Także jeziora lobeliowe Pojezierza Pomorskiego nawiązują do jezior oligotroficznych (nr 14–17, 19–21). Łącznie w jeziorach oligotroficznych zanotowano 104 gatunki występujące w Polsce (7 kolejnych prawdopodobnie występuje). W tej liczbie 33 to limnebioanty, 24 limnelile, a zdecydowana większość to limnekseny, głównie reofile (tab. 7). Duża liczba reofilnych limneksenów jest związana z jeziorami góorskimi.

Cechą charakterystyczną jezior oligotroficznych jest relatywna ubogość roślinności, zwłaszcza helofitowej. Na dnach kamienistych jez. Hańcza spotykane są gatunki reofilne, np. *Polycentropus flavomaculatus*, *Potamophylax latipennis*, *Halesus digitatus*, *Goera pilosa*. Zdarzają się także krenobionty — *Potamophylax nigricornis* (choć jest to raczej wpływ obecności źródeł sąsiadujących z jeziorem). Obecne są gatunki strefy elodeidowej: *Cyrmus crenaticornis* i *C. flavidus*, *Athripsodes aterrimus* oraz dna piaszczystego: *Athripsodes cinereus*, *Ceraclea annulicornis*. Wśród chruścików strefy helofitów spotykane są gatunki preferujące brzegi zadrzewione i wody o charakterze lekko dystroficznym, np. *Limnephilus binotatus*. Z jeziorami oligotroficznymi gór łączy je występowanie dużej liczby reofili, zaś z jeziorami lobeliowymi obecność gatunków preferujących brzegi zadrzewione i wody o charakterze dystroficznym, torfowiskowym. Jeziora górskie odznaczają się występowaniem wielu gatunków reofilnych. Tylko w jeziorach górskich o charakterze oligotroficznym spotykane są chruściki z rodzaju *Drusus*, *Allogamus*, *Acrophylax*, także *Melampophylax nepos*, *Potamophylax rotundipennis*, *P. latipennis*, *Chaetopteryx villosa*, *Plectrocnemia conspersa*, *Apatania fimbriata*. W jeziorach górskich spotykane są także gatunki wód zimnych, licznie występujące na innych terenach w zbiornikach okresowych, np. *Limnephilus griseus*. W niższych położonych jeziorach górskich (strefa lasu) fauna jest bardziej zbliżona do fauny jezior eutroficznych, zanikają reofile na korzyść gatunków typowych dla mezotrofii i eutrofii (np. *Athripsodes aterrimus*, *Mystacides longicornis*). W jeziorach strefy lasu liczniej występują: *Polycentropus flavomaculatus*, *Holocentropus dubius*.

Tabela 8. Chruściki złowione w jez. Hańcza (nr 118)

LB — limnebiont, LF — limnefil, LK — limneksen; 1 — jez. Hańcza; 2 — litoral przy ujściu strumyka

Takson	Grupa ekologiczna	1	2
<i>Anabolia</i> sp. (<i>laevis</i>)	LB	26	1
<i>Athripsodes aterrimus</i>	LB	28	
<i>Athripsodes cinereus</i>	LB	47	1
<i>Ceraclea annulicornis</i>	LB	3	
<i>Ceraclea</i> sp.		1	
<i>Cyrnus crenaticornis</i>	LB	4	
<i>Cyrnus flavidus</i>	LB	19	
<i>Goera pilosa</i>	LF	5	
<i>Halesus digitatus</i>	LF	26	18
<i>Hydropyula</i> sp.		3	
<i>Limnephilus binotatus</i>	LF	1	
<i>Limnephilus flavicornis</i>	LF-LB?	1	
<i>Limnephilus fuscicornis</i>	LB	5	
<i>Limnephilus rhombicus</i>	LF	21	
<i>Limnephilus</i> sp. juv.		1	
<i>Mystacides longicornis</i>	LB	1	
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	LF	7	
<i>Potamophylax latipennis</i>	LK	2	
<i>Potamophylax nigricornis</i>	LK	1	35

Cyrnus trimaculatus, *Agrypnia obsoleta*, *Mystacides azurea*, *Molannodes tinctus*. Faunistycznie bardziej podobne są do jezior Suwalszczyzny o niskiej trofii. W jeziorach górskich o kwaśnej wodzie i cechach zbiorników torfowiskowych licznie występuje *Oligotricha striata* i *Limnephilus coenosus*.

W jeziorach lobeliowych zanotowano występowanie 50 gatunków, w tym 31 limnebiontów, 8 limnefilii i 11 limneksenów. Dla jezior lobeliowych charakterystyczne jest występowanie: *Oxyethira distinctella*, *Tricholeiochiton fagesii*, *Oecetis testacea*, *Triaenodes conspersus*. Zaznacza się także obecność reofili: *Polycentropus flavomaculatus*, *Plectrocnemia conspersa*, *Lype* spp. Gatunki strefy elodei-

dów typowe dla jezior mezotroficznych i eutroficznych (*Cyrnus crenaticornis*, *C. flavidus*, *Leptocerus tineiformis*) występują, lecz nie są liczne. Często i licznie występują gatunki typowe dla wód torfowiskowych lub dystroficznych: *Oligotricha striata*, *Agrypnia varia*, *A. obsoleta*. Obecne są także jeziorne gatunki z rodzaju *Phryganea*, licznie występuje *Ecnomus tenellus*, mniej licznie *Holocentropus dubius*. Wśród gatunków strefy helofitów powszechnie występuje *Limnephilus politus*, *L. nigriceps*, *L. borealis*, *L. bipunctatus*. Spotykane są także: *Trichostegia minor* i *Glyphotaelius pellucidus*. Za końcowe stadium tego ciągu sukcesyjnego można uznać zgrupowania obecne w jeziorkach torfowiska Zehlau koło Kaliningradu w Rosji (Czachorowski 1996), jako pośrednie można uznać zgrupowania występujące w zbiornikach torfowiskowych Pojezierza Mazurskiego (nr 24, 45, 50).

4.3.3. Chruściki zbiorników dystroficznych i torfowiskowych

Za typowe jeziora tego rodzaju można uznać zarastające jeziorka torfowiskowe (nr 24, 50, 51, 55, 57, 68, 108, 156) lub zatoki z litoralem zanikającym (45, 60). W zbiornikach tego typu stwierdzono występowanie 45 gatunków, z których 21 to limnebioanty, 16 — limnefile i 8 — limnekseny. Liczne są chruściki tyrfofilne lub tolerujące kwaśną wodę (gatunki acidotolerancyjne — 17). Za charakterystyczne należy uznać relatywnie dużą liczbę gatunków z rodziny *Polycentropodidae* (*Holocentropus*, *Cyrnus*). Za typowe można uznać występowanie: *Holocentropus dubius*, *H. picicornis*, czasem *H. stagnalis*, *Cyrnus insolutus*. Siedlisk tych nie omijają także *Cyrnus flavidus*, *C. crenaticornis*. Obecny jest również *Leptocerus tineiformis*, gatunki z rodzaju *Ceraclea*, *Tricholeiochiton fagesii*, *Ecnomus tenellus*, *Oligotricha striata*, *Agrypnia obsoleta*, *A. varia*, *Oecetis furva*, *Triaenodes bicolor*. Wyłącznie w tych typach zbiorników występuje rzadka *Erotosis baltica*. Wśród roślinności przybrzeżnej często spotykane są: *Limnephilus nigriceps*, *L. marmoratus*, *L. rhombicus*, *Glyphotaelius pellucidus*, *Anabolia brevipennis*. Prawdopodobnie z takimi jeziorami związana jest *Molanna albicans*. W zbiornikach zanikających i płytkich fauna elodeidowa jest zubożała (nieliczne *Holocentropus dubius* i *Cyrnus insolutus*), zaś gatunki helofitów są liczne (m.in. *Limnephilus nigriceps*, *L. binotatus*, *L. flavicornis*, *Agrypnia pagetana*, *A. obsoleta*, *Triaenodes bicolor*, *Oligotricha striata*).

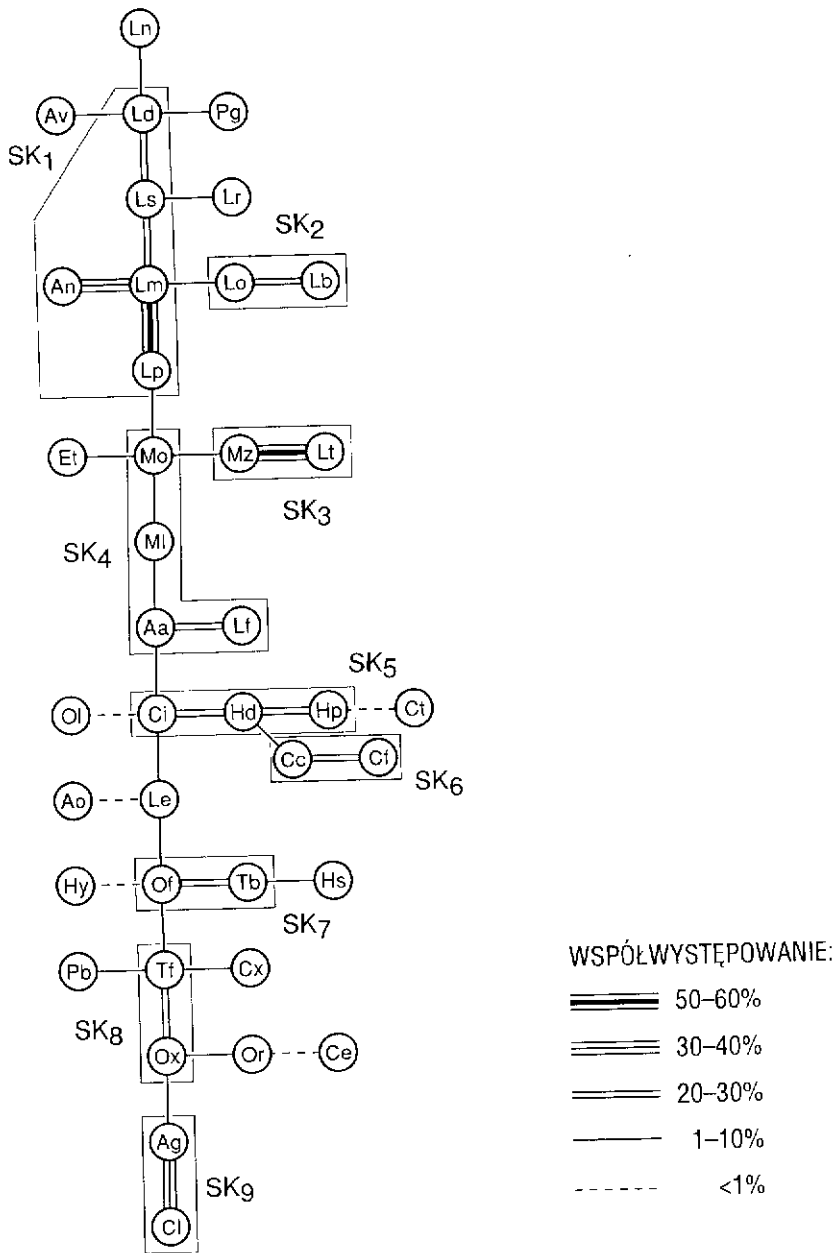
Za ostatnie stadium z tego ciągu sukcesyjnego można uznać zbiorniki torfowiska Zehlau (Czachorowski 1996), z dominującym *Holocentropus dubius*, licznymi: *Agrypnia obsoleta*, *Limnephilus externus*, nielicznym: *Cyrnus insolutus*, *Ecnomus tenellus*, *Phryganea* sp., *Agrypnia pagetana* i *Oligotricha striata*.

**Tabela 9. Chruściki zebrane w jeziorach torfowiskowych
Pojezierza Olsztyńskiego**

LB — limnebiot, LF — limnefil, LK — limneksen; 1 — litoral zanikający jez. Redykajny (nr 45); 2 — jeziorko torfowiskowe koło Jonkowa (nr 50); 3 — zanikające jeziorko torfowiskowe we Wrzesinie (nr 51); 4 — śródlądne jeziorko k. Purdy Leśnej (nr 55)

Takson	Grupa ekologiczna	Jeziora			
		1	2	3	4
<i>Cyrnus flavidus</i>	LB	4			
<i>Cyrnus insolutus</i>	LB	1	6		
<i>Erotosis baltica</i>	LB	4			
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>	LF	1			
<i>Grammotaulius</i> sp. juv.	LK	16			
<i>Halesus digitatus</i>	LF		1		
<i>Holocentropus dubius</i>	LB	2	11		
<i>Leptocerus tineiformis</i>	LB		1		
<i>Limnephilus flavicornis</i>	LF-LB	12	6		
<i>Limnephilus marmoratus</i>	LB	7	2		
<i>Limnephilus nigriceps</i>	LB		6		
<i>Limnephilus rhombicus</i>	LF	8	9		
<i>Limnephilus</i> sp.		5			
<i>Limnephilus</i> sp. juv.		43			
<i>Limnephilus stigma</i>	LK	6		5	
<i>Oligotricha striata</i>	LB	3	1	15	
<i>Oxyethira</i> sp.	LB?			1	
<i>Phryganea bipunctata</i>	LB	7		6	1
<i>Phryganea grandis</i>	LB		3		
<i>Phryganea</i> sp. juv.			5		
<i>Triaenodes bicolor</i>	LB		75		

Ilustracją zgrupowań występujących w tym typie jezior mogą być chruściki jeziora Skonał (nr 68). W dendrycie współwystępowania liczonych wg formuły Jaccarda na poziomie współwystępowania powyżej 20% wyodrębniło się 9 zgrupowań (SK₁–SK₉). Gatunki i wyróżnione zgrupowania układały się w ciąg zgodnie z preferencjami siedliskowymi: helofity — osoka i elodeidy — peryfiton (rys. 5).



Rys. 5. Dendryt współwystępowania gatunków w jez. Skonał

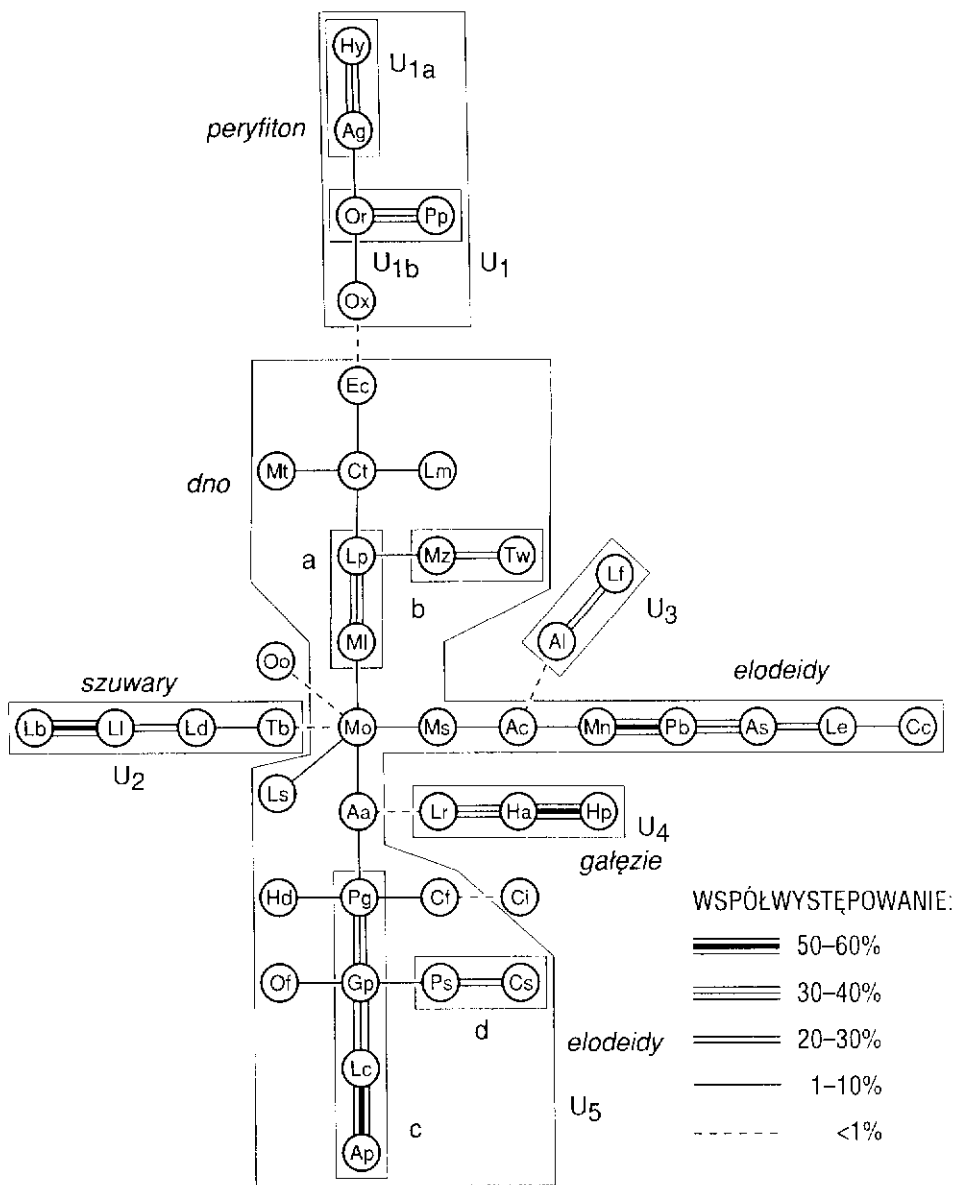
SK₁-SK₉ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ag — *Agralyea multipunctata*, An — *Anabolia laevis*, Ao — *Agrypnia obsoleta*, Av — *A. varia*, Cc — *Cyrnus crenaticornis*, Ce — *Ceraclea senilis*, Cf — *Cyrnus flavidus*, Ci — *C. insolutus*, Cl — *Ceraclea* sp., Ct — *Cyrnus trimaculatus*, Cx — *Ceraclea exisa*, Et — *Ecnomus tenellus*, Hd — *Holocentropus dubius*, Hp — *H. picicornis*, Hs — *H. stagnalis*, Hy — *Hydroptila* sp., Lb — *Limnephilus borealis*, Le — *Leptocerus tineiformis*, Lf — *Limnephilus flavicornis*, Ld — *L. decipiens*, Ln — *L. marmoratus*, Lm — *L. nigriceps*, Lo — *L. binotatus*, Lp — *L. politus*, Lr — *L. rhombicus*, Ls — *L. sp.*, Lt — *L. stigma*, Ml — *M. longicornis*, Mo — *Molanna angustata*, Mz — *Molannodes tinctus*, Of — *Oecetis furva*, Ol — *O. lacustris*, Or — *Orthotrichia* sp., Ox — *Oxyethira* sp., Pb — *Phryganea bipunctata*, Pg — *Phryganea grandis*, Tb — *Triaenodes bicolor*, Tf — *Tricholeiichiton fagesti*.

- SK₁ — *Limnephilus decipiens*, L. sp. juv., *L. marmoratus*, *L. politus* i *Anabolia* sp.,
 SK₂ — *Limnephilus borealis* i *L. binotatus*,
 SK₃ — *Limnephilus stigma* i *Molannodes tinctus* (?),
 SK₄ — *Mystacides longicornis*, *Molanna angustata*, *Athripsodes aterrimus*, *Limnephilus flavicornis*,
 SK₅ — *Cyrnus insolutus*, *Holocentropus dubius*, *H. picicornis*,
 SK₆ — *Cyrnus flavidus* i *C. crenaticornis*,
 SK₇ — *Oecetis furva* i *Triaenodes bicolor*,
 SK₈ — *Oxyethira* sp., *Tricholeiochiton fagesii*,
 SK₉ — *Agraylea* sp. i *Ceraclea* sp.

W wyodrębnionych zgrupowaniach stosunkowo wyraźnie grupują się gatunki z rodzaju *Holocentropus* z *Cyrnus insolutus*, a także *C. flavidus* z *C. crenaticornis*. Pierwszą z wymienionych grup można powiązać z siedliskami o charakterze dystroficznym zanikającego litoralu, drugą grupę z siedliskami elodeidowymi jezior eutroficznych i mezotroficznych.

4.3.4. Chruściki jezior mezotroficznych

Do mezotroficznych zaliczono jeziora nr 23, 38, 56, 60, 67, 74, 93, 95, 119, 145, 152, znajdujące się na Pojezierzu Pomorskim, Mazurskim, Wielkopolskim i Łęczyńsko-Włodawskim. W jeziorach mezotroficznych stwierdzono obecność 60 gatunków, z których 34 to limnebionty, 16 limnefile, a 10 to limnekseny. Za typowe należy uznać liczne występowanie grupy gatunków strefy elodeidowej. Liczniej występuje *Cyrnus crenaticornis* w porównaniu do *C. flavidus*. W dużej liczbie reprezentowany jest *Leptocerus tineiformis*. W niektórych jeziorach występuje *Triaenodes conspersus* — nawiązujący do zgrupowań jezior lobeliowych. Liczne są: *Athripsodes aterrimus*, gatunki z rodzaju *Mystacides* (*M. azurea* raczej w jeziorach śródleśnych), *Agraylea multipunctata*, *Oxyethira* spp., *Hydroptila* spp. Nielicznie spotykane są gatunki z rodzaju *Holocentropus* (liczniej w zanikającym litoralu, przypominającym jeziora dysharmonicznego ciągu sukcesyjnego). W strefie przybrzeżnej obecne są: *Cyrnus trimaculatus* (zwłaszcza w większych jeziorach), *Goera pilosa*, *Lype reducta* i *L. phaeopa*, często *Psychomyia pusilla*. W śródleśnych jeziorach mezotroficznych występują te same gatunki co i w jeziorach lobeliowych (np. *Lype* spp., *Oecetis testacea*). Dobrze rozwinięty litoral piaszczysty cechuje się częstym występowaniem: *Ceraclea annulicornis*, *Athripsodes cinereus*, *Molanna angustata*, na kamieniach obecny jest *Tinodes waeneri* oraz *Psychomyia pusilla*, czasami *Polycentropus flavomaculatus* i *Cyrnus trimaculatus*. Bardzo licznie reprezentowane są gatunki strefy helofitów: *Anabolia* sp., *Limnephilus ignavus*, *Glyphotaelius pellucidus* oraz wiele gatunków z rodzaju *Limnephilus*.



Rys. 6. Dendryt współwystępowania gatunków w jez. Tałtowisko

U₁-U₅ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ac — *Athripsodes cinereus*, Al — *Anobolia laevis*, Ap — *Agrypnia pagetana*, As — *Athripsodes* sp., Cs — *C.* sp. juv., Ec — *Ecnomus tenellus*, Ha — *Halesus* sp., Lc — *Limnephilus juscicornis*, Li — *L. lunatus*, Mn — *Mystacides nigra*, Ms — *M.* sp. juv., Mi — *Molannodes tinctus*, Oo — *Oecetis ochracea*, Pp — *Psychomyia pusilla*, Ps — *Phryganea* sp. juv., Tw — *Tinodes waeneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).

Tabela 10. Chruściki mezotroficznego Jez. Wigierskiego (nr 119)

1 — dane własne (podano liczby larw); 2 — dane Demela (1923); + — rzadki, ++ — częsty, +++ — bardzo liczny; 3 — dane Rzóski (1935); + — występuje

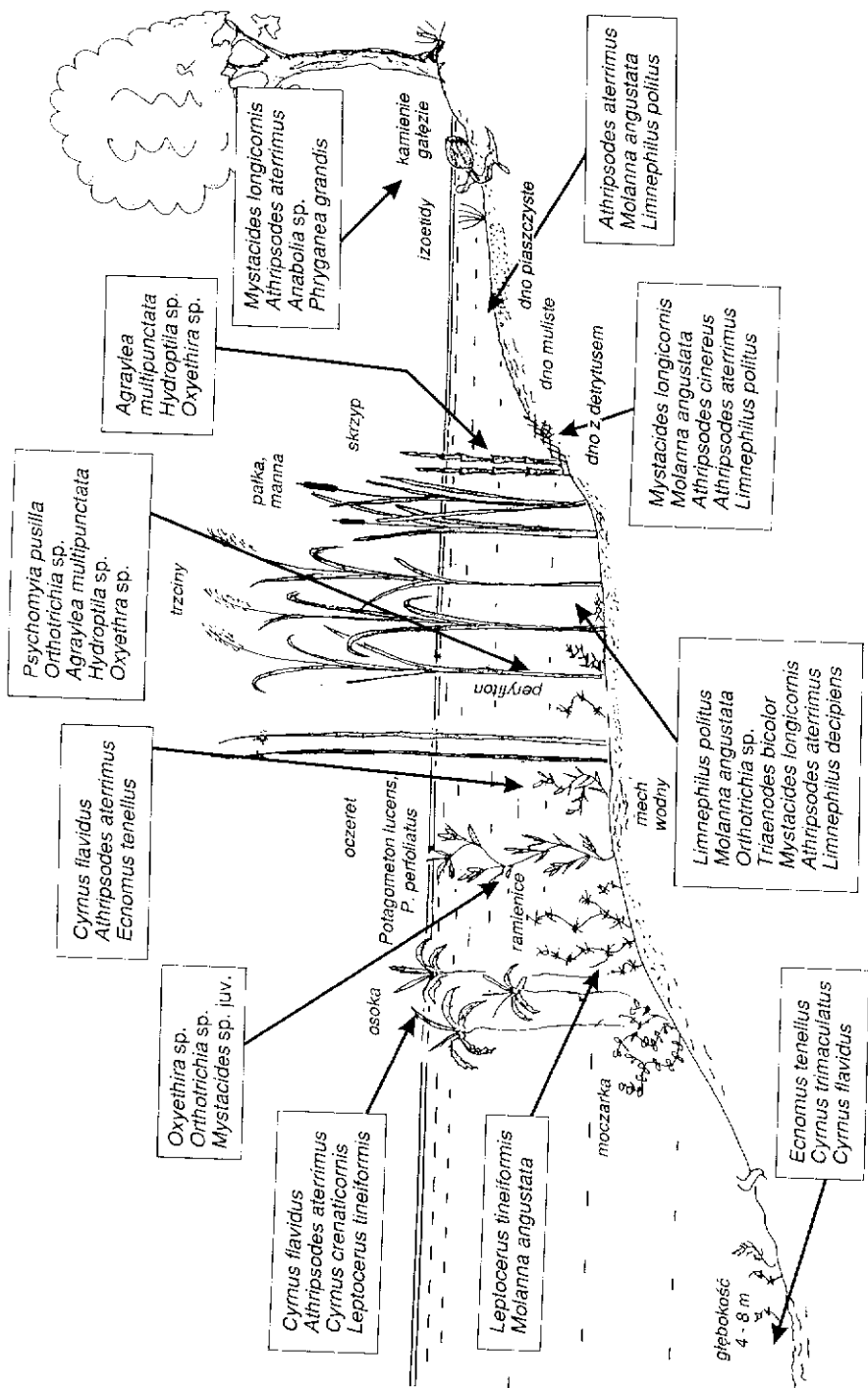
Takson	1	2	3
<i>Agraylea multipunctata</i>		++	
<i>Agraylea</i> sp.	1		
<i>Agrypnia obsoleta</i>		++	+
<i>Agrypnia pagetana</i>		++	
<i>Anabolia nervosa</i> (?)		+++	
<i>Anabolia</i> sp.	1		
<i>Athripsodes aterrimus</i>	1	+++	+
<i>Athripsodes cinereus</i>		+	
<i>Ceraclea senilis</i>		++	
<i>Cyrnus flavidus</i>		+++	+
<i>Cyrnus insolutus</i> (?)	6		
<i>Cyrnus trimaculatus</i>		+	+
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>		+	
<i>Goera pilosa</i>		++	
<i>Halesus tessellatus</i>		+	
<i>Hydroptila</i> sp.	17	++	
<i>Limnephilus decipiens</i>		+	
<i>Limnephilus lunatus</i>	2	+++	
<i>Limnephilus marmoratus</i>		++	+
<i>Limnephilus nigriceps</i>		+	
<i>Limnephilus politus</i>		+++	
<i>Limnephilus rhombicus</i>		++	
<i>Mesophylax impunctatus</i>		+++	
<i>Molanna angustata</i>		++	+
<i>Mystacides nigra</i>			+
<i>Orthotrichia</i> sp.	3		
<i>Oxyethira</i> sp.	15	++	+
<i>Phryganea grandis</i>		++	

Takson	1	2	3
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>		++	
<i>Potamophylax</i> sp.		+	
<i>Psychomyia pusilla</i>	3		
<i>Tinodes waeneri</i>		+++	

Dla zilustrowania zgrupowań chruścików jezior mezotroficznych, poza wcześniej publikowanymi danymi, posłużyć mogą chruściki Jez. Wigierskiego (tab. 10) oraz jez. Tałtowisko. W dendrycie współwystępowania (rys. 6), na poziomie powyżej 30% wyodrębniły się zgrupowania, które można określić jako „peryfitonowe”: U_{1a} (*Hydroptila* sp. i *Agraylea* sp.) oraz U_{1b} (*Orthotrichia* sp. i *Psychomyia pusilla*). Wymienione gatunki razem z *Oxyethira* sp. wyraźnie wyodrębniały się w dendrycie. Zgrupowanie U_{2a} skupiało gatunki charakterystyczne dla strefy helofitów. Zgrupowanie U₅ tworzyły pary gatunków: *Limnephilus politus* i *Mystacides longicornis*, *Mystacides nigra* i *Phryganea bipunctata* i *Athripsodes* sp. Zgrupowanie U_{5a} — *Phryganea grandis*, *Goera pilosa*, *Limnephilus fuscicornis* i *Agrypnia pagetana* — skupiało taksony charakterystyczne dla siedlisk dna niezarośniętego na brzegu zadrzewionym. Ostatnim wyodrębniającym się zgrupowaniem było U₄ (*Limnephilus rhombicus*, *Halesus* sp. i *Holocentropus picicornis*).

W skonstruowanym dendrycie na poziomie współwystępowania powyżej 10% można wyróżnić 5 zgrupowań, z których U₁ — można uznać za peryfitonowe, U₂ — za szuwarowe, U₃ — właściwe dla płytkiego litoralu i brzegu zadrzewionego, U₄ — właściwe dla siedlisk dna z gałęziami, U₅ to duże zgrupowanie gatunków związanych z dnem i helofitami oraz elodeidami. W tym zgrupowaniu można wyodrębnić gałąź dendrytu skupiającą gatunki szuwarowe i gałąź skupiającą gatunki elodeidowe.

Na podstawie siedliskowego rozmieszczenia, współwystępowania gatunków oraz podobieństw pomiędzy siedliskami wyodrębniono trzy główne grupy gatunków: fauna naroślinna (peryfitonowa), fauna związana z dnem strefy helofitów (zarówno dno niezarośnięte, jak i z helofitami) oraz fauna strefy elodeidów. W faunie naroślinnej zwraca uwagę bardzo liczne występowanie larw *Psychomyia pusilla*, ponadto występowały licznie *Oxyethira* sp., *Orthotrichia* sp., *Hydroptila* sp. i *Agraylea multipunctata*. Sporadycznie występowały *Ecnomus tenellus*, *Cyrnus flavidus*. Dno w strefie helofitów zasiedlały *Limnephilidae*, *Mystacides*, *Athripsodes*, *Phryganeidae*, *Molannidae*, *Goera pilosa*. Strefę elodeidów zasiedlały: *Ecnomus tenellus*, *Cyrnus trimaculatus*, *C. crenaticornis*, *C. flavidus*, *Molanna angustata* (rys. 7).



Rys. 7. Schemat rozmieszczenia siedliskowego chruścików w jez. Taltowisko (nr 67).

4.3.5. Chruściki jezior eutroficznych

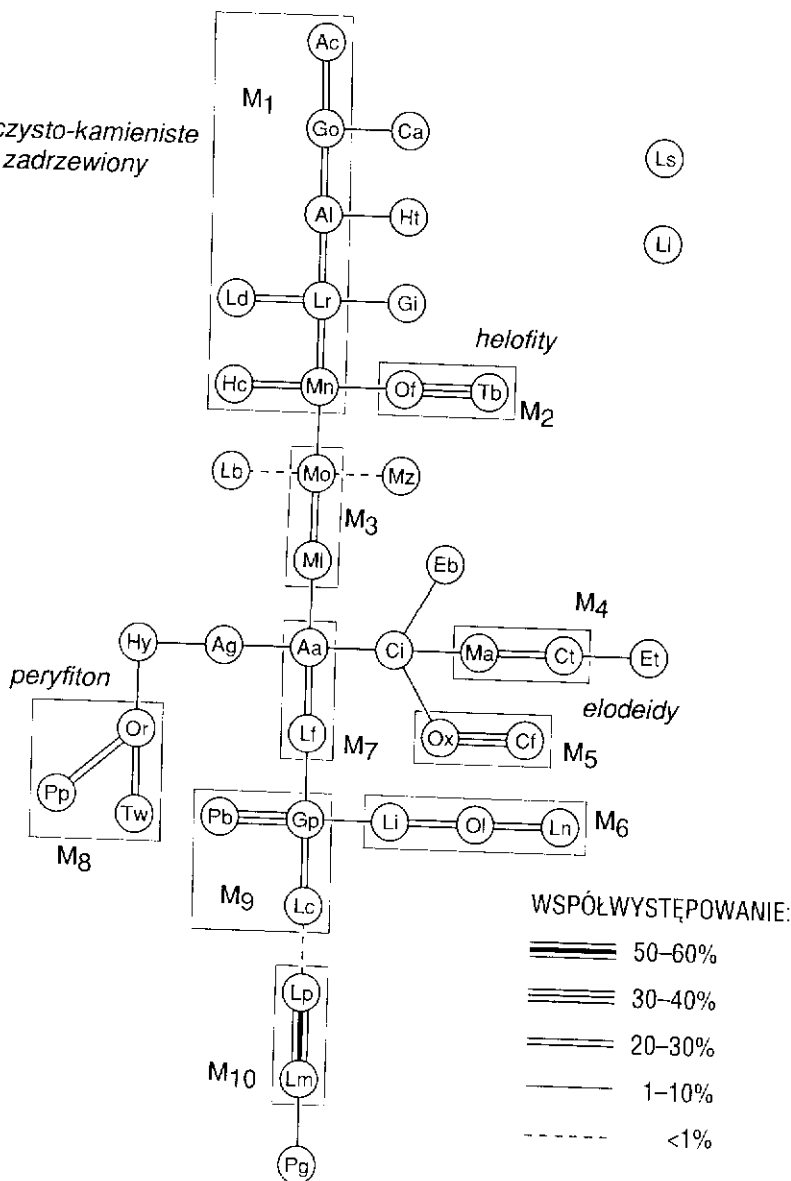
Jest to najczęściej spotykany typ jezior, z których najlepiej zbadane zostały jeziora nr 42, 47, 62, 66, 69, 91, 114, 151. W jeziorach tego typu stwierdzono występowanie 75 gatunków chruścików: limnebioanty — 52, limnefile — 19 i limnekseny — 14.

W strefie elodeidów najliczniejszy jest *Cyrnus flavidus*, licznie występuje także *C. crenaticornis* (choć zanika w jeziorach o większej trofii), mniej liczne są gatunki z rodzaju *Holocentropus*, *Ecnomus tenellus*, *Cyrnus insolutus*. W strefie elodeidów licznie występuje *Leptocerus tineiformis*, *Mystacides longicornis*, *M. nigra*, *Athripsodes aterrimus*, *Orthotrichia* sp., *Hydroptila* spp., bliżej brzegu czasem masowo występuje *Triaenodes bicolor*. Często spotykane są: *Phryganea bipunctata*, *P. grandis*, mniej licznie gatunki z rodzaju *Agrypnia* (częściej w małych jeziorach). Typowe są także: *Molanna angustata*, *Tinodes waeneri*, *Oecetis ochracea*, *O. lacustris*. Bardzo liczne są gatunki strefy helofitów: *Anabolia laevis*, *Limnephilus decipiens*, *L. flavicornis*, *L. lunatus*, *L. politus*, *L. rhombicus*, *Grammotaulius nitidus*, *Nemotaulius punctatolineatus*, rzadziej spotykane są gatunki drobnozbiornikowe np. *Limnephilus auricula*, *L. griseus*, *L. vittatus*, *L. stigma*, *Glyphotaelius pellucidus*. Ogólnie w jeziorach eutroficznych fauna jest relatywnie bogata jakościowo i ilościowo, liczne są gatunki strefy helofitów, jak i strefy elodeidów.

Dla uzupełnienia wcześniej publikowanych danych z jezior eutroficznych warto przedstawić faunę chruścików Jez. Mikołajskiego (nr 66). W dendrycie współwystępowania na poziomie powyżej 30% wyodrębniły się cztery zgrupowania (rys. 8), związane z różnymi typami siedlisk: M_2 (*Triaenodes bicolor* i *Oecetis furva*), M_5 (*Oxyethira*, *Cyrnus flavidus*), M_9 (*Glyphotaelius pellucidus* i *Phryganea bipunctata*), M_{10} (*Limnephilus politus* i *L. marmoratus*). Na poziomie współwystępowania powyżej 20% wyodrębniły się kolejne zgrupowania: M_1 (*Athripsodes cinereus*, *Goera pilosa*, *Anabolia* sp., *Limnephilus rhombicus* i *L. decipiens*, dalej *Mystacides nigra* i *Hagenella clathrata*), w którym gatunki ułożone są liniowo. Kolejne zgrupowania to: M_3 (*Molanna angustata* i *Mystacides longicornis*), M_7 (*Athripsodes aterrimus* i *Limnephilus flavicornis*), M_8 (*Psychomyia pusilla*, *Orthotrichia*, *Tinodes waeneri*, do nich dołączają na niższym poziomie *Hydroptila* sp. i *Agraylea multipunctata*), M_4 (*Cyrnus trimaculatus* i *Mystacides azurea*), M_6 (*Limnephilus ignavus*, *Oecetis lacustris*, *L. nigriceps*).

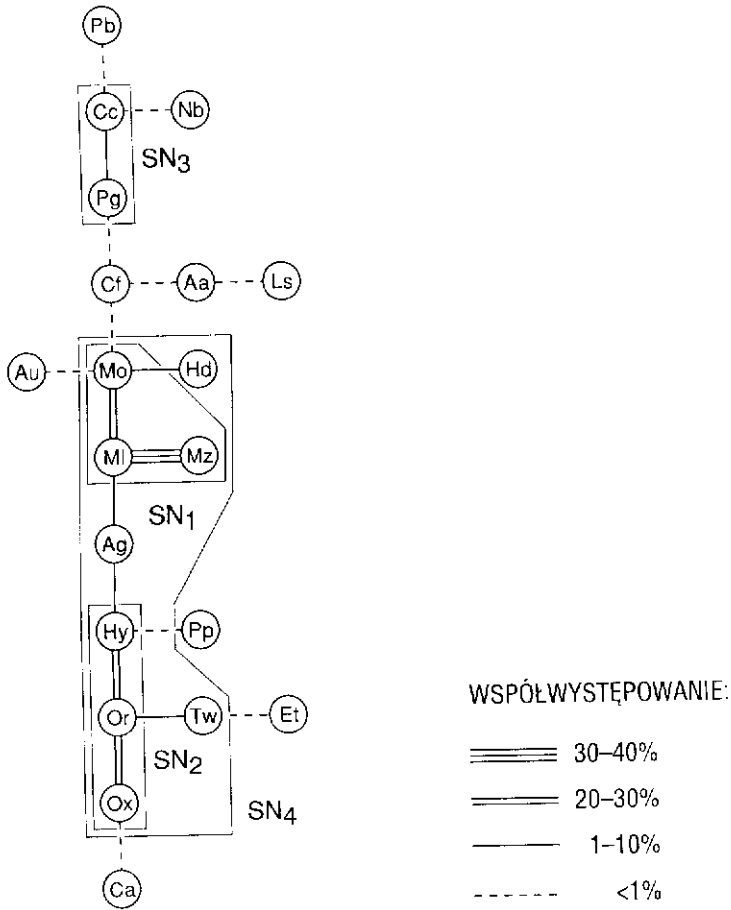
Kolejnym, nie publikowanym przykładem fauny jezior eutroficznych, są chruściki jez. Śniardwy (nr 70). W dendrycie współwystępowania (rys. 9) na poziomie 20% wyodrębniły się dwa zgrupowania, SN_1 — zawierające: *Molanna angustata*, *Mystacides longicornis* i *Molannodes tinctus* (można je uznać za zgrupowanie charakterystyczne dla dna) oraz SN_2 — *Hydroptila* sp., *Orthotrichia* sp., *Oxyethira* sp., charakterystyczne dla siedlisk peryfitonowych. Na poziomie współwystępowania powyżej 10%, wyodrębniają się: SN_3 — *Cyrnus crenaticornis* i *Phryganea grandis* oraz SN_4 — skupiające zgrupowania SN_1 i SN_2 oraz cztery kolejne gatunki:

dno piaszczysto-kamieniste
brzeg zadrzewiony



Rys. 8. Dendryt współwystępowania gatunków w Jez. Mikołajskim

M₁-M₁₀ -- wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ac — *Athripsodes cinereus*, Al — *Anabalia laevis*, Ca — *Ceraclea annulicornis*, Eb — *Erotosis baltica*, Et — *Ecnomus tenellus*, Gi — *Grammotandius nitidus*, Go — *Goera pilosa*, Gp — *Glyptotaelius pellucidus*, Hc — *Hagenella clathrata*, Ht — *Halesius digitatus*, Lc — *Limnephilus fuscicornis*, Li — *L. ignavus*, Ll — *L. lunatus*, Ln — *L. nigriceps*, Ma — *Mystacides azurea*, Mn — *M. nigra*, Pp — *Psychomyia pusilla*, Tw — *Tinodes waeneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).



Rys. 9. Dendryt współwystępowania gatunków w jez. Śniardwy
 SN₁-SN₄ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Au — *Apatania auricula*, Ca — *Ceratocia annulicornis*,
 Nb — *Neurechipsis bimaculata*, Pp — *Psychomyia pusilla*, Tw — *Tinodes waeneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).

Holocentropus dubius, *Agraylea multipunctata*, *Psychomyia pusilla*, *Tinodes waeneri*.

Interesujący jest fakt odwrotnie skorelowanej liczebności *Tinodes waeneri* i *Psychomyia pusilla* oraz *Oxyethira* sp. i *Hydroptila* sp. w kolejnych latach. W roku 1963 bardzo licznie poławiane były *Psychomyia pusilla* (2825 osobników) sporadycznie *Tinodes waeneri* (13 larw). W roku 1966 sytuacja była odwrotna, masowo poławiano larwy *Tinodes waeneri* (1118 osobników), a sporadycznie *Psychomyia pusilla*. W 1963 r. liczniej była łowiona *Hydroptila* sp., zaś w 1964 i 1966 bardzo licznie *Oxyethira* sp. W latach 1961 i 1964 różnice w liczebnościach *Tinodes waeneri* i *Psychomyia pusilla* były mniejsze. Na podstawie zebranych

danych trudno powiedzieć, czy różnice w liczebnościach mają charakter przypadkowy, czy też są odzwierciedleniem zmian warunków siedliskowych w różnych latach. Analiza rozmieszczenia na różnych stanowiskach wskazuje na wzajemne zastępowanie się *Cyrnus flavidus* i *C. crenaticornis* oraz *Tinodes waeneri* i *Psychomyia pusilla*, jak również *Oxyethira* sp. i *Hydroptila* sp. Ponieważ stanowiska różniły się charakterystykami siedliskowymi, przedstawione dane wskazują, że zmiany liczebności wymienionych gatunków w różnych latach mogły wynikać ze zmiany środowiska w kolejnych sezonach, w mniejszym stopniu z przypadkowego pobrania prób. Zakładać należy, że wymienione gatunki konkurują ze sobą, zaś o przewadze jednego lub innego decydują jakieś (jeszcze nie rozpoznane) czynniki środowiskowe.

4.3.6. Chruściki jezior politroficznych

Za typowe jezioro politroficzne można uznać stosunkowo dobrze zbadane Jez. Brajnickie (nr 61), uwzględniono także dane z innych jezior śródmiejskich (26, 28, 29, 41, 49). Zanotowano obecność jedynie 27 gatunków, z których 23 to limnebionty, 3 — limnefile i zaledwie jeden limneksen (tab. 7). Jeziora te cechuje wyraźne zubożenie fauny strefy elodeidów, sporadycznie spotykane są gatunki z rodzaju *Cyrnus*, *Leptocerus tineiformis*. Licznie występuje jedynie *Mystacides longicornis*, *M. nigra*, *Orthotrichia costalis*, czasami *Athripsodes aterrimus*. Często spotykane są także *Molanna angustata* i *Oecetis ochracea*, rzadko *Athripsodes cinereus*, *Ecnomus tenellus*, rodzaj *Phryganea*. Nieliczne są także typowe gatunki strefy helofitów.

4.3.7. Chruściki starorzeczy

Chruściki starorzeczy badane były głównie w dolinie Biebrzy i Narwi oraz południowo-wschodniej Polsce (zbiorniki nr 148, 149, 150, 164). W tabeli 11 przedstawiono trichopterofaunę niektórych starorzeczy. Nie są to zbiorniki typowo jeziorne, jakkolwiek wiele starorzeczy wielkością i strukturą siedliskową przypomina jeziora. Okazuje się też, że fauna chruścików starorzeczy reprezentuje zubożałą faunę jezior, najbardziej zbliżoną do fauny jezior eutroficznych (rys. 4). W starorzeczach stwierdzono występowanie 38 gatunków chruścików, w tym 18 limnebiontów, 8 limnefile i 12 limneksenów (tab. 7). W tego typu zbiornikach występują gatunki preferujące strefę elodeidów (*Cyrnus flavidus*, *Holocentropus dubius*, *H. picicornis* rzadko *H. stagnalis*). Z gatunków jeziornych występuje często *Mystacides longicornis*, *Athripsodes aterrimus*, *Triaenodes bicolor*, *Agraylea multipunctata*, rzadziej rodzaj *Phryganea*. Cechą szczególną jest duże bogactwo gatunków drobnozbiornikowych typowych dla strefy helofitów, dużo gatunków z rodzaju

Tabela 11. Chruściki złowione w starorzeczach

1 — doliny Narwi (nr 149); 2 — doliny Biebrzy (nr 150); 3 — Labelszczyzny (nr 165)

Takson	Grupa ekologiczna	Starorzeczca		
		1	2	3
<i>Agraylea</i> sp.	LB	1		
<i>Agrypnia obsoleta</i>	LB	4		
<i>Agrypnia pagetana</i> (?)	LB	17	1	
<i>Anabolia brevipennis</i>	LK		10	
<i>Anabolia laevis</i>	LB	92	13	1
<i>Athripsodes aterrimus</i>	LB	310	1	30
<i>Ceraclea senilis</i>	LB	2		
<i>Chaetopteryx</i> sp.	LK	7	1	
<i>Cyrnus flavidus</i>	LB	17	44	
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	LF	25		
<i>Grammotaulius nitidus</i>	LK		8	
<i>Halesus</i> sp.		1		
<i>Holocentropus dubius</i>	LB	5	3	1
<i>Holocentropus picicornis</i>	LB	22	30	2
<i>Holocentropus stagnalis</i>	LF		1	1
<i>Leptocerus tineiformis</i>	LB		1	7
<i>Limnephilus borealis</i>	LB	2	1	
<i>Limnephilus decipiens</i>	LB	2		
<i>Limnephilus flavicornis</i>	LF-LB	13	1	4
<i>Limnephilus lunatus</i>	LF		2	
<i>Limnephilus nigriceps</i>	LB	5		
<i>Limnephilus politus</i>	LB	2		
<i>Limnephilus rhombicus</i>	LF	8	7	
<i>Limnephilus stigma</i>	LK	15	56	1
<i>Limnephilus vittatus</i>	LK	2	32	
<i>Mystacides longicornis</i>	LB	23		1
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	LF	7		

Takson	Grupa ekologiczna	Starorzeczca		
		1	2	3
<i>Oecetis furva</i>	LB	2		
<i>Phryganea bipunctata</i>	LB	12	7	
<i>Phryganea grandis</i>	LB			4
<i>Triaenodes bicolor</i>	LB	114	123	30
<i>Trichostegia minor</i>	LK		2	

Limnephilus (*L. decipiens*, *L. flavidus*, *L. politus*, *L. nigriceps*, *L. vittatus*, *L. stigma*, *L. rhombicus*), *Grammotaulius nitidus*, *Nemotaulius punctatolineatus*, *Agrypnia obsoleta*, *A. pagetana*. W starorzeczach obecne są także gatunki reofilne, takie jak *Chaetopteryx villosa*.

4.3.8. Chruściki jezior przepływowych

Fauna chruścików tego typu zbiorników jest słabo zbadana. W badaniach uwzględniono jeziora nr 32, 33, 173. Stwierdzono obecność zaledwie 19 gatunków chruścików, w tym 11 limnoksenów, 4 limnecionty i 4 limnefile (tab. 7). Fauna zbiorników zaporowych stosunkowo najbardziej podobna jest do fauny jezior mezotroficznych. Wśród chruścików reprezentowane były gatunki reofilne, np. *Brachycentrus subnubilus* — gatunek strefy potamału rzek nizinnych. Niewątpliwie jego obecność jest przypadkowa, larwa mogła zostać zniesiona prądem rzeki. Obok gatunków typowo jeziornych obecne były gatunki drobnozbiornikowe (m.in. *Trichostegia minor*). Natomiast niewielkie stawy na rzece Gizeli (nr 33) odznaczyły się przewagą gatunków drobnozbiornikowych preferujących roślinność szuwarową i niewielkim udziałem limneciontów.

Często jeziora przepływowe mają faunę zbliżoną do fauny rzek. Na przykład w Karelii jezioro Wojcezero określone było jako „miejscowe rozszerzenie rzeki Vyga” i zanotowano w nim występowanie: *Polycentropus flavomaculatus*, *P. irroratus*, *Hydropsyche angustipennis*, *H. pellucidula*, *Molanna submarginalis*, *Ceraclea annulicornis*, *C. dissimilis*, *C. senilis*. Gatunki te nie były spotykane w typowych jeziorach (Spuris 1967). W jeziorach przepływowych systemu Plitvice (Jugosławia) bardzo licznie występowały reofile charakterystyczne dla rhytralu (3 taksony) oraz reofile charakterystyczne dla potamału (6 taksonów). Fauna jeziorna była natomiast bardzo uboga: *Mystacides azurea*, *Limnephilus rhombicus*, *Phryganea* sp. (Habdija 1988). W jeziorach wykorzystywanych dla celów energetycznych kontakt z dopływami oraz znaczne wahania poziomu wody powodują powstawanie w jeziorach siedlisk lotycznych, umożliwiającą bytowanie reofilom. Na przykład w jeziorze Piediluco (Włochy) zanotowano występowanie 12 reofili obok licznych gatunków jeziornych (Moretti i in. 1979).

4.3.9. Podsumowanie

Typy troficzne jezior nie w pełni oddają siedliskową różnorodność litoralu. Zróżnicowanie fauny chruścików jezior uzależnione jest także od charakteru otoczenia jeziora, wpływającego na zróżnicowanie litoralu, co zilustrowano przykładem z jezior Krainy Wielkich Jezior Mazurskich (tab. 12). W jeziorach śródleśnych w najpłytszym litoralu liczniejsze są gatunki, dla których bazą troficzną są opadłe liście. Gatunki te występują także w jeziorach z nadbrzeżnymi drzewami, niezależnie od ich trofii (np. *Goera pilosa*, *Anabolia laevis*, *Halesus* sp.). Różnice w faunie dostrzec można w przypadku jezior śródpolnych, przepływowych, a także w jeziorach dużych i małych (tab. 12). Najprawdopodobniej wielkość jeziora ma wpływ na niektóre cechy siedliskowe, m.in. silne falowanie nie sprzyja osadzaniu się dużych ilości detrytus. Ze względu na dużą liczbę możliwych kombinacji cech troficznych, charakteru zadrzewienia i wielkości jeziora pominięto charakterystykę wszystkich możliwych typów jezior. Dokładniej zagadnienia te przedstawiono przy okazji omawiania zróżnicowania siedliskowego.

Tabela 12. Występowanie chruścików w jeziorach o różnej zlewni, Kraina Wielkich Jezior Mazurskich

1 — jeziora śródpolne (11 jezior); 2 — śródleśno-śródpolne (7); 3 — śródleśne (13); 4 — z wpływem osady ludzkiej (3); 5 — jeziora duże (22 jeziora); 6 — jeziora małe (13); cyfry w kolumnach to średnia liczba larw przypadająca na jedną próbę

Gatunek	Charakter zlewni				Wielkość	
	1	2	3	4	5	6
<i>Agraylea multipunctata</i>	1		3	1	1,7	
<i>Agrypnia pagetana</i>			2			2
<i>Anabolia laevis</i>	2	3,3	5,7		4,1	7,7
<i>Athripsodes aterrimus</i>	1,5	5,4	3,1		5,7	4,3
<i>Athripsodes cinereus</i>	1,4	1	2	4,5	2,6	1,5
<i>Athripsodes</i> sp.	3,3	2,3	3		2,3	3
<i>Ceraclea exisa</i>			1			1
<i>Cyrnus crenaticornis</i>	7,8	13,8	15,4		5,3	18,7
<i>Cyrnus flavidus</i>	10,5	5,3	9		9,2	8,4
<i>Cyrnus insolutus</i>	4,5	4	1,3		1,3	2,8
<i>Cyrnus</i> sp.	7,7		1,7	1	1	4,4
<i>Cyrnus trimaculatus</i>			1		1	
<i>Ecnomus tenellus</i>		2,5	3,3		2,3	3,6
<i>Glyphotaelius pellucidus</i>			1		1	

	1	2	3	4	5	6
<i>Goera pilosa</i>	12	7,3	2,4		3,4	6,5
<i>Halesus</i> sp.		9,5	2,3		4,5	3
<i>Holocentropus dubius</i>	3,9	5	6	8	5,7	5,2
<i>Holocentropus picicornis</i>	4,1	16,1	12,5		12,6	8,7
<i>Holocentropus</i> sp.	4					4
<i>Hydropsyche pellucidula</i>				1	1	
<i>Hydropsyche</i> sp.	3	1	2	1	1,6	
<i>Leptocerus tineiformis</i>			1	1	1	
<i>Limnephilus binotatus</i>			2		2	
<i>Limnephilus borealis</i> (?)			2		1,7	3
<i>Limnephilus decipiens</i>	1	1	1,7	1	1,5	1
<i>Limnephilus flavicornis</i>	3	1	2		1,8	3
<i>Limnephilus fuscicornis</i>			1		1	
<i>Limnephilus lunatus</i>			1		1	
<i>Limnephilus marmoratus</i>		1	1		1	1
<i>Limnephilus nigriceps</i>			1		1	
<i>Limnephilus politus</i>	2	1	3,1	1	2,3	2,7
<i>Limnephilus rhombicus</i>	2,3		1,5		1,5	4
<i>Limnephilus stigma</i>			1		1	
<i>Molanna angustata</i>	1,4	4	3,9	7	3	4,2
<i>Mystacides azurea</i>			1,7		1,8	
<i>Mystacides longicornis</i>	3,9	2,3	2,7	8,5	3,9	3,7
<i>Mystacides nigra</i>	2	1	1		1	1,3
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>			3			3
<i>Oecetis furva</i>	1		1		1	1
<i>Oecetis ochracea</i>			1			1
<i>Oecetis</i> sp.	1		1,3		1	1,5

	1	2	3	4	5	6
<i>Orthotrichia</i> sp.	1,5			1	1	1,6
<i>Oxyethira</i> sp.	1,3	1	5	1	1,6	1,6
<i>Phryganea grandis</i>		1	1,3			1,2
<i>Phryganea</i> sp.	1	1	2,6		1	2,4
<i>Psychomyia pusilla</i>	1		1		1	1
<i>Tinodes wueneri</i>	1	1	1,5		1,3	
<i>Triaenodes bicolor</i>	1	2	1		1,3	1

Pojedyncze jeziora mają litoral jednorodny (jednakowy na całej linii brzegowej) lub bardzo zróżnicowany. To zróżnicowanie należy uwzględnić przy charakterystyce chruścików jezior, gdyż czasami w jednym jeziorze spotyka się litoral typowy dla jezior mezotroficznycych, zatoki silnie zeutrofizowane, jak i o charakterze torfowiskowym (np. Jez. Narckie na Pojezierzu Olsztyńskim). Dokładniej zagadnienie to zostało przedstawione przy okazji analizy rozmieszczenia pionowego (Czachorowski 1993a, b). W konsekwencji analizowanie rozmieszczenia larw chruścików tylko z uwzględnieniem typów jezior i jednoczesne traktowanie jezior jako „jednorodnych środowiskowo obiektów”, utrudnia wykrycie rzeczywistych czynników decydujących o rozmieszczeniu larw chruścików. Między innymi z tego powodu nie udało się Spurisowi (1967) doszukać wyraźniejszych prawidłowości występowania *Trichoptera* w zależności od trofii jeziora.

4.4. SIEDLISKOWE ROZMIESZCZENIE CHRUSCİKÓW (ZRÓŻNICOWANIE WEWNĄTRZJEZIORNE)

4.4.1. Wprowadzenie

Dotychczasowe badania pozwalają stwierdzić, że zróżnicowanie siedliskowe jest jednym z najistotniejszych czynników wpływających na rozmieszczenie chruścików w jeziorach. Ze względu na dużą różnorodność typów jezior, jak i większe zróżnicowanie litoralu w stosunku do śródzieżerza, sensowne jest sprecyzowanie charakterystyk występowania właśnie w skali siedlisk i stref jeziora (rys. 7, 16, 17). Obecność określonych siedlisk uzależniona jest od indywidualnego ukształtowania jeziora oraz typu troficznego, jednakże główne typy siedlisk (strefy) występują praktycznie we wszystkich jeziorach. Z uwagi na to, konieczne jest omówienie rozmieszczenia w głównych typach siedlisk, jak i w poszczególnych siedliskach (tab. 15).

Dotychczasowe intensywne badania czterech jezior Pojezierza Olsztyńskiego (nr 42, 60, 61, 62) wykazały, że preferencje siedliskowe gatunku mogą wydawać się

odmienne w różnych jeziorach. Na przykład *Mystacides longicornis* w Jez. Narckim (nr 60) najliczniej spotykany był wśród *Magnocharacetum* (ok. 60% larw), w Jez. Warchałdzkim (nr 62) najliczniej w zbiorowisku z rogatkiem i wywłócznikiem (ok. 60%), w jez. Skanda (nr 42) najliczniej w zbiorowisku z moczarką (ok. 40%) i zbiorowisku z *Potamogeton lucens* (ok. 20%), natomiast w Jez. Brajnickim (nr 61) preferencja larw dotyczyła większej liczby siedlisk: moczarka (ok. 25%), ramienice (20%), rdestnice (ok. 15%) i w mniejszym stopniu kilku innych siedlisk (Czachorowski 1992). Na podstawie tych danych można by sądzić o różnych preferencjach larw *M. longicornis* w strefie elodeidów tych jezior. Lecz przedstawione wyżej preferencje siedliskowe wynikają z różnego ukształtowania siedliskowego jezior (różniących się także trofią). Biorąc to pod uwagę sensowne jest uwzględnienie w charakterystyce siedliskowej także danych z całej Europy, nie ograniczając się tylko do danych z Polski (tab. 15).

Wiele analiz pozwala na wyróżnienie w jeziorze trzech głównych stref istotnych dla rozmieszczenia chrzączek: strefy najpłytszego litoralu niezarośniętego (głównie w jeziorach o niskiej trofi), strefy helofitów (najpłytszy litoral zarośnięty przez roślinność wynurzona) oraz — strefy roślinności elodeidowej (strefy głębszego litoralu). Na takie zróżnicowanie zwracano uwagę już wcześniej (Czachorowski 1992, 1994a, 1997a). Wspomniane grupowanie siedlisk mniej lub bardziej wyraźnie uwidacznia się w dendrytach podobieństw faunistycznych między siedliskami (rys. 10, 11, Czachorowski 1994b), analizie rozmieszczenia w siedliskach (tab. 13, 14, rys. 7; Czachorowski 1994b), grupowaniu się gatunków w dendrytach współwystępowania (rys. 5, 6, 8, 9, 12, 14, 15; Czachorowski 1994b, d; Czachorowski i Kornijów 1993; Czachorowski i Kurzątkowska 1995). Szczególnie wyraźnie trzy główne strefy rozmieszczenia larw uwidaczniają się w rozmieszczeniu larw w profilu pionowym (Czachorowski 1993a, b, 1994b). Znajduje także swoje odzwierciedlenie w analizie strategii życiowych gatunków.

Dla uzupełnienia wcześniej publikowanych danych, w tabeli 13 i 14 przedstawiono przykładowe charakterystyki rozmieszczenia siedliskowego larw w dwóch jeziorach Pojezierza Mazurskiego.

W uzupełnieniu do wcześniej publikowanych analiz podobieństw faunistycznych między siedliskami jeziornymi niżej przedstawiono dendryt podobieństw faunistycznych między siedliskami jezior Pojezierza Mrągowskiego (rys. 10) oraz Pojezierza Suwalskiego (rys. 11).

W pierwszym z wymienionych dendrytów nieco wyraźniej wyodrębniły się siedliska: osoka w litoralu zanikającym, dno z grubym detrytusem, dno piaszczyste w trzcinach, dno kamieniste, trziny i sitowie oraz rdestnice (poza ostatnim wszystkie można uważać za siedliska przybrzeżne). W dendrycie opracowanym na podstawie podobieństw liczonych wg formuły ilościowej wyróżnione siedliska układały się podobnie. Największe podobieństwa zanotowano dla grupy siedlisk: osoka w litoralu zanikającym, dno z detrytusem, ramienice, dno piaszczyste, trziny. W obu dendrytach sąsiedztwo siedlisk w strukturze litoralu słabo się

Tabela 13. Rozmieszczenia siedliskowe larw w Jez. Mikołajskim (nr 66)

A -- dno piaszczyste, B — kamienie, gałęzie, C — dno muliste, D — zbiorowisko z *Carex, Glyceria*, E -- dno między trzcinami, F — maty glonowe, G — peryfiton (hodygi trzcin), H -- zbiorowisko z *Polygonum amphibium*, I — zbiorowisko z rdestnicami, J — ramienice i łąki podwodne

Takson	Najpłytszy litoral		Dno muliste	Strefa helofitów				Nimfeidy	Strefa elodeidów	
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
<i>Agraylea multipunctata</i>		89		2	66	14	48	12	3	
<i>Anabolia laevis</i>	12	17	7	6	2					3
<i>Athripsodes aterrimus</i>	2	52	1	1	9				1	12
<i>Athripsodes cinereus</i>	9	5			2			1		
<i>Ceraclea annulicornis</i>	1	4	2		1		1			
<i>Cyrnus flavidus</i>		5	1		2	13			5	4
<i>Cyrnus insolutus</i>			1						5	13
<i>Ecnomus tenellus</i>		6					2	4	2	5
<i>Erotesis baltica</i>									1	
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>					3					
<i>Goera pilosa</i>	2	25								
<i>Grammotaulius nitidus</i>	1									
<i>Hagenella clathrata</i> (?)					1					
<i>Halesus digitatus</i>		3	7		1					
<i>Hydrotilla</i> sp.	2	1			13	29	139	6	7	
<i>Limnephilus borealis</i>										1
<i>Limnephilus decipiens</i>	3		2	3						
<i>Limnephilus flavicornis</i>	11	4			14					
<i>Limnephilus ignavus</i>		2								
<i>Limnephilus lunatus</i>		1								
<i>Limnephilus marmoratus</i>		1			14				1	
<i>Limnephilus nigriceps</i>				1						
<i>Limnephilus politus</i>					20					
<i>Limnephilus rhombicus</i>	5		2	2						1
<i>Limnephilus</i> sp. juv.	4		17							
<i>Molanna angustata</i>	4	5	4		6				6	9
<i>Mystacides azurea</i>				2	7					1

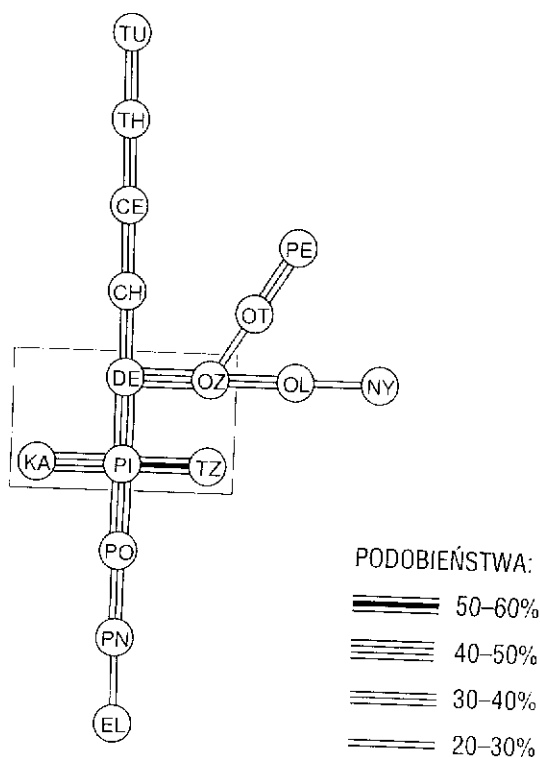
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
<i>Mystacides longicornis</i>	2	21	7		9				7	3
<i>Mystacides nigra</i>					1					5
<i>Oecetis furva</i>					1					1
<i>Oecetis lacustris</i>		2		1	1			1		
<i>Orthotrichia</i> sp. (<i>costalis</i> ?)	2	34	1	2	8		232	45		1
<i>Oxyethira</i> sp.		12	2		4	1	19	1	1	5
<i>Phryganea bipunctata</i>					2					
<i>Phryganea grandis</i>					1					
<i>Psychomyia pusilla</i>		2	50		1		3880	101		
<i>Tinodes waeneri</i>		7			3		219	214		3
<i>Triaenodes bicolor</i>					2					1

Tabela 14. Siedliskowe rozmieszczenie larw chruścików w Tałtowisku (nr 67)

A — dno piaszczyste, B — kamienie i gałęzie, C — dno muliste, D — dno z grubym detrytusem, E — zbiorowisko z *Glyceria* i *Typha*, F — zbiorowisko z *Equisetum*, G — trzciny, H — peryfiton, I — izoetydy, J — ramieniec, K — zbiorowisko z *Potamogeton lucens* i *P. perfoliatus*, L — zbiorowisko z *Fontinalis*, M — zbiorowisko ze *Stratiotes aloides*, N — dno na głębokości 4 i 8 m

Takson	Naj- plytszy litoral		Dno mu- liste	Strefa helofitów					Strefa elodecidów						
	A	B		C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
<i>Agraylea multipunctata</i>	1			1		5	3	107							
<i>Agrypnia pagetana</i>							4								
<i>Anabolia laevis</i>	1	7			1		3								
<i>Athripsodes aterrimus</i>	17	15		3	2		5					9	5		
<i>Athripsodes cinereus</i>	1		1	3	1		2		1						
<i>Athripsodes</i> sp.											1	1	1		
<i>Cymus crenaticornis</i>											1		4	12	
<i>Cymus flavidus</i>	3							1				10	39	6	
<i>Cymus insolutus</i>													3		
<i>Cymus</i> sp. juv.												1		1	
<i>Cymus trimaculatus</i>														7	
<i>Ecnomus tenellus</i>		1					2	3			2	8	1	14	

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>	4	2	1				2					2		
<i>Halesus</i> sp.													1	
<i>Holocentropus dubius</i>	3													
<i>Holocentropus picicornis</i>													1	
<i>Hydroptila</i> sp.						8		80			1		1	
<i>Limnephilus borealis</i> (?)							1							
<i>Limnephilus decipiens</i>							10							
<i>Limnephilus flavicornis</i>	1													
<i>Limnephilus fuscicornis</i>	1						1							
<i>Limnephilus lunatus</i>							1							
<i>Limnephilus marmoratus</i>				1										1
<i>Limnephilus politus</i>	11		2	3	3		41							1
<i>Limnephilus rhombicus</i>	1						2						2	
<i>Limnephilus</i> sp. juv.				1			12							
<i>Limnephilus stigma</i>										1			4	
<i>Molanna angustata</i>	12		11	8	6		20			1	4	2		4
<i>Molannodes tinctus</i>														1
<i>Molannodes tinctus</i> (?)	1						3		39					
<i>Mystacides longicornis</i>	6	17		14	9		8							
<i>Mystacides nigra</i>	1												1	
<i>Mystacides</i> sp. juv.	1		17	1			5				2			
<i>Oetetes furva</i>			1											
<i>Oectetes ochracea</i>	1				1									
<i>Orthotrichia</i> sp.							1	20	412		4		2	
<i>Oxyethira</i> sp.	1						4	3	47		5	2		
<i>Phryganea bipunctata</i>													1	
<i>Phryganea grandis</i>	2	5					2							5
<i>Phryganea</i> sp. juv.				2									1	
<i>Psychomyia pusilla</i>									882					1
<i>Tinodes waeneri</i>								2						
<i>Triaenodes bicolor</i>								15						



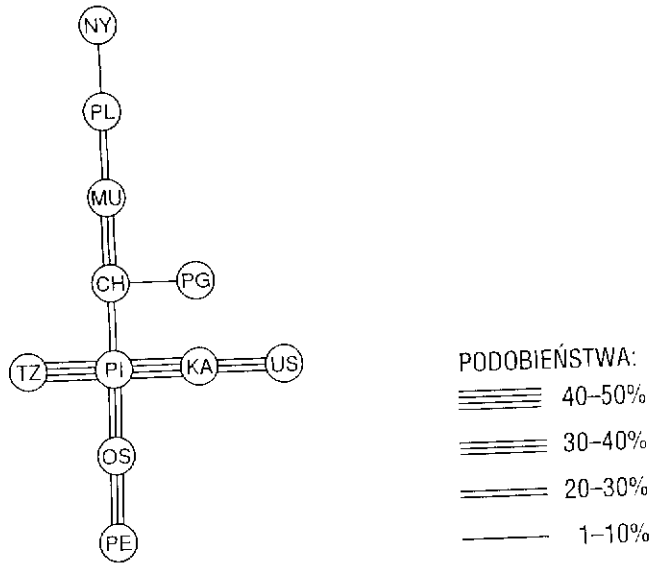
Rys. 10. Dendryt podobieństw faunistycznych między siedliskami jezior
Krainy Wielkich Jezior Mazurskich i Pojezierza Mrągowskiego

CE — rogatek, CH — ramienice, DE — gruby detrytus, EL — moczarka kanadyjska, KA — dno kamieniste, NY — grzybień i grążele (liście), OL — osoka (zbiorowiska łąk podwodnych), OT — osoka wśród trzcin, OZ — osoka (torfowiska zanikające), PE — peryfiton, PI — dno piaszczyste, PN — rdzelnica pływająca, PO — rdzelnica ziemnowodny, TH — pałka wodna, TU — turzyce, TZ — trzcin.

odzwierciedliło. W formule jakościowej (rys. 10) siedliska z osoką znalazły się obok siebie, natomiast w dendrycie z formułą ilościową w różnych częściach dendrytu.

Dla jezior Pojezierza Suwalskiego, w dendrycie podobieństw na poziomie powyżej 30% wyodrębniły się dwie grupy siedlisk. Jedna związana była z siedliskami łąk podwodnych, druga grupa skupiała siedliska dna piaszczystego, trzcin, osoki i ujścia strumyka. W dendrycie można zauważyć, że siedliska w dużym stopniu układały się zgodnie z rosnącą głębokością (rys. 11).

Podobieństwa między siedliskami analizowano oddzielnie w poszczególnych jeziorach lub grupach jezior (rys. 10, 11; Czachorowski 1992, 1994b). Mimo indywidualnych różnic można zauważyć, że fauny siedlisk układają się zgodnie z profilem pionowym i stosunkowo wyraźnie wyodrębniają się siedliska głębszej strefy elodeidów, jak i strefy helofitów. Analizy współwystępowania gatunków

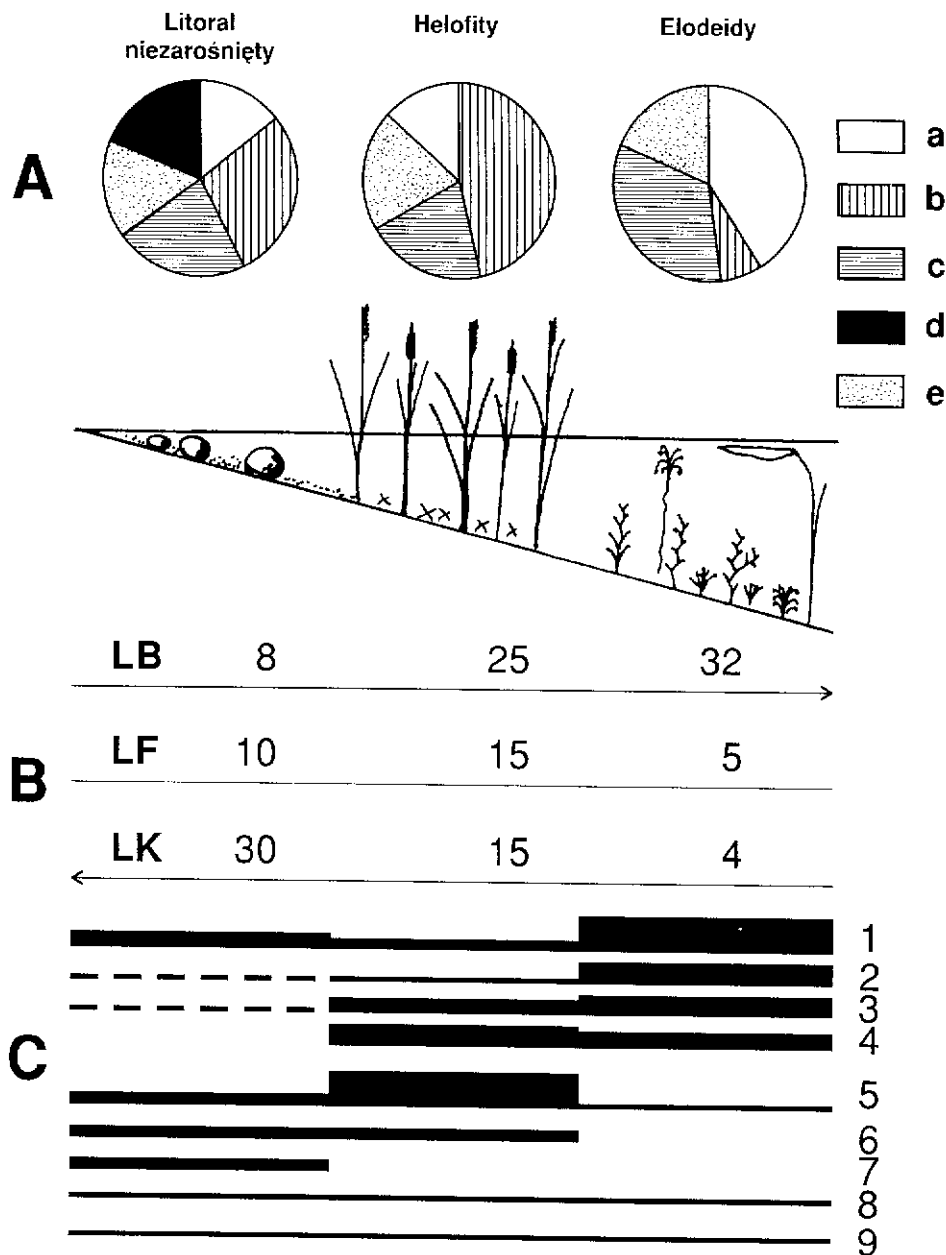


Rys. 11. Dendryt podobieństw faunistycznych między siedliskami jezior Poj. Suwalskiego
 CH — ramieniec, KA — dno kamieniste, MU — dno muliste, NY — grązele i grzybienie, OS — osoka,
 PE — peryfiton, PG — rdestnice o liściach nitkowatych (*Potamogeton filiformis* i *P. gramineus*), PI — dno
 piaszczyste, PL — rdestnica polyskująca, TZ — tuczyny, US — ujście strumyka.

pozwalają przyporządkować wyodrębniającym się grupom gatunków konkretne siedliska lub strefy (rys. 6, 8, 13, 14). Siedliskowy charakter rozmieszczenia wyraźnie podkreśla analiza rozmieszczenia pionowego (Czachorowski 1993a).

Między trzema wyróżnionymi strefami widoczne są różnice w faunie chrzączek (rys. 12). Bardzo wyraźny jest spadek liczby gatunków przypadkowych (limneksenów) w miarę wzrostu głębokości siedlisk i jednocześnie wzrost liczby limnebiotów. Najwięcej limnefili zasiedla strefę helofitów. Można z tego wnioskować, że limnebiooty w największym stopniu związane są z głębszym litoralem (elodeidy) — bardziej stabilną strefą, a najwięcej gatunków przypadkowych spotkać można w najpłytszym litoralu niezarośniętym, odznaczającym się większym astatyzmem i niestabilnością warunków środowiskowych.

Różnice między trzema strefami jezior widoczne są także w strukturze rodzin. W najpłytszym litoralu jedynie *Goeridae* można uznać za rodzinę wyłączną lub wyraźnie preferującą tę strefę. Rodzina *Limnephilidae* wyraźnie preferuje strefę helofitów, natomiast *Leptoceridae* i *Polycentropodidae* — strefę elodeidów. Preferencje do strefy najpłytszego litoralu i helofitów wykazuje rodzina *Psychomyidae*. Liczba gatunków *Phryganeidae* i *Hydrophilidae* jest podobna w strefie helofitów, jak i w elodeidach. Dwie rodziny — *Molannidae* i *Ecnomidae* obecne są we wszystkich strefach litoralowych jeziora (rys. 12). Wymienione strefy różnią się także strukturą troficzną, co wynika ze zróżnicowanej bazy troficznej. Det-



Rys. 12. Schemat rozmieszczenia w trzech strefach: najpłytszy litoral niezarośnięty, helofity, elodeidy
 A — grupy troficzne (a — drapieżcy, b — detrytosożerni rozdrabniacze, c — roślinożerni rozdrabniacze, d — zdrapywacze, e — zbieracze). B — liczba gatunków limnebiotów (LB), limnefilii (LF) i limneksenów (LK).
 C — liczba rodzin (1 — *Leptoceridae*, 2 — *Polycentropodidae*, 3 — *Hydropilidae*, 4 — *Phryganidae*, 5 — *Limnephilidae*, 6 — *Psychomyidae*, 7 — *Goeridae*, 8 — *Molamidae*, 9 — *Ecnomidae*).

Tabela 15. Występowanie larw chruścików w różnych strefach i siedliskach jezior (uwzględniono także dane z innych części Europy)

1 — grupy ekologiczne: LB — limnobionty, LF — limnefile, LK — limnekseny, Tr — tyrfobionty, Trf — tyrfofile, g — gatunek górski, s — halofil; 2 — preferowane strefy jezior: el — elodeidy, he — helofity, np — najpływszy litoral; 3 — występowanie w siedliskach: cz — oczerety ogólnie, el — rogatek i wywłócznik, gąb — gąbki, gl — gąłozie, iz — izoetes i lobelia, ka — kamienie, mo — moczarka, mu — dno muliste, npl — napływki, ny — grązele i grzybienie, os — osoka, pe — peryfiton, pi — dno piaszczyste, ra — ramieniec, rd — rdzestnice, ro — rogatek, sz — szuwary, tr — trzciny, wł — włosienicznik

Gatunek	1	2	3
<i>Agraylea multipunctata</i>	LB	he, el	rd, os, gl, tr
<i>Agraylea sexmaculata</i>	LB	he, el	rd, os, sz
<i>Agrypnia pagetana</i>	LB	he, el	gl
<i>Agrypnia obsoleta</i>	LB, Trf	he	cz, mo, os, sz
<i>Agrypnia varia</i>	LB, Tr	el, he	tr, ra
<i>Anabolia laevis</i>	LB	he	sz, el, tr, pi, ny, os, npl, gl, iz, mu
<i>Apatania auricula</i>	LB	np	pi
<i>Athripsodes aterrimus</i>	LB	el, he	os, ra, ro, wł, rd, tr, pi, npl, cz, sz
<i>Athripsodes cinereus</i>	LB	np	pi, rd, tr, ro, ra, wł, sz, iz
<i>Ceraulea annulicornis</i>	LB	np	ra, pi, ka, iz
<i>Ceraulea senilis</i>	LB	el	os, gąb
<i>Cyrnus crenaticornis</i>	LB	el	ra, os, ro, wł, tr, rd, mu, iz
<i>Cyrnus flavidus</i>	LB	el	iz, mu, ro, wł, os, tr, ra, sz
<i>Cyrnus insolutus</i>	LB, Tr	el	os, ra, mu, tr
<i>Ecnomus tenellus</i>	LB	el	ro, wł, mu, tr, os, ra
<i>Erotesis baltica</i>	LB, Trf	el	os, rd
<i>Holocentropus dubius</i>	LB, Trf	el	cz, mu, os, ra, tr, ro, wł
<i>Holocentropus insignis</i>	LB		
<i>Holocentropus picicornis</i>	LB, Trf	el, he	os, tr, sz
<i>Hydroptila dampfi</i>	LB		
<i>Hydroptila pulchricornis</i>	LB	el	os
<i>Leptocerus tineiformis</i>	LB	el	ro, wł, os
<i>Limnephilus borealis</i>	LB	he	sz, npl, tr, os, ra
<i>Limnephilus decipiens</i>	LB	he	tr, sz, cz, npl, el, pi
<i>Limnephilus externus</i>	LB, Tr	he	sz

Gatunek	1	2	3
<i>Limnephilus fuscicornis</i>	LB	np, he	pi, npl, tr, rd, pi, sz, iz, mu
<i>Limnephilus marmoratus</i>	LB, Trf?	he	cz, pi, ka, sz, tr, os, npl, gl
<i>Limnephilus nigriceps</i>	LB	he	sz, iz, ny, cz, npl
<i>Limnephilus politus</i>	LB	he, el	sz, iz, cz, pi, el, tr, ra, ka, mo, rd
<i>Molanna albicans</i>	LB, Trf?		
<i>Molanna angustata</i>	LB	np, he, el	pi, tr, mu, npl, sz, iz, ny, el
<i>Mystacides azurea</i>	LB, Trf?	el, np	el, iz, cz, pi, sz, ny
<i>Mystacides longicornis</i>	LB	el	mu, ro, ra, wł, pi, iz, cz
<i>Mystacides nigra</i>	LB	el	
<i>Oecetis furva</i>	LB	el	he, os, rd, ra, mu, ro, tr, sz
<i>Oecetis lacustris</i>	LB	el	iz, pi, rd, ro, pi, sz, ny, mu
<i>Oecetis ochracea</i>	LB	el	rd, ro, wł, mo, sz, cz, mu
<i>Oecetis testacea</i>	LB	np	iz, pi, mu, npl
<i>Oecetis tripunctata</i>	LB	he?	cz
<i>Oligotricha striata</i>	LB, Trf	he	cz, mu
<i>Orthotrichia costalis</i>	LB	el, he	rd, ra, os, ny, iz, sz, pi, cz
<i>Oxyethira distinctella</i>	LB	el	rd, ny
<i>Oxyethira flavicornis</i>	LB	el	rd, os, npl
<i>Phryganea bipunctata</i>	LB	he, el	ra, tr, os, ka, rd, pi, npl, gl, sz, mu
<i>Phryganea grandis</i>	LB	he, el	ka, tr, os, rd, wł, ra, npl, gl, sz, ny, mu
<i>Tinodes waeneri</i>	LB	np, he	pi, ka, tr, os, ro, pe
<i>Triaenodes bicolor</i>	LB	he, el	sz, tr, mo, ro, os, cz, iz, ny
<i>Triaenodes conspersus</i>	LB	el	el, iz, ro, wł, mo, sz
<i>Tricholeiochiton fagesii</i>	LB, Tr	he	os, sz
<i>Acrophylax zerberus</i> , <i>A. vernalis</i>	LF, g	np	
<i>Agrypnia picta</i>	LF	el	mo
<i>Allogamus starmachi</i> , <i>A. uncatu</i>	LF, g	np	
<i>Anabolia nervosa</i>	LF-LB		

Gatunek	1	2	3
<i>Ceraclea exisa</i>	LF	el	ro, os
<i>Ceraclea fulva</i>	LF		
<i>Cyrnus trimaculatus</i>	LF	np	ka, os
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>	LF	he	sz, cz, tr, npl, gl, mu
<i>Goera pilosa</i>	LF	np	ka, sz, el, gl, pi
<i>Grammotaulius nigropunctatus</i>	LF	he	tr, sz, pi
<i>Hagenella clathrata</i>	LF, Tr	he	tr
<i>Halesus digitatus</i>	LF	np	pi, sz, el, gl, ka, cz, npl
<i>Holocentropus stagnalis</i>	LF	el	os, pi
<i>Hydroptila angulata</i>	LF	np	ka
<i>Hydroptila tineoides</i>	LF		
<i>Limnephilus affinis</i>	LF, s	he	
<i>Limnephilus binotatus</i>	LF	he	sz, iz, pi, tr, npl
<i>Limnephilus centralis</i>	LF	he	tr, npl, sz
<i>Limnephilus coenosus</i>	LF, Trf		
<i>Limnephilus elegans</i>	LF, Tr	he	os, cz
<i>Limnephilus dispar</i>	LF, Trf	he	
<i>Limnephilus extricatus</i>	LF, Trf	he	tr
<i>Limnephilus flavicornis</i>	LF-LB	he, el	cz, npl, iz, el, tr, sz, os, gl
<i>Limnephilus ignavus</i>	LF, Trf?	he	gl, ka, cz, sz
<i>Limnephilus incisus</i>	LF		
<i>Limnephilus lunatus</i>	LF	he	tr, sz, pi, gl, cz
<i>Limnephilus luridus</i>	LF, Trf?	he	
<i>Limnephilus rhombicus</i>	LF	he	pi, tr, npl, os, ra, sz, gl, iz
<i>Lype phacopa</i>	LF	he, np	ka, os, sz, npl
<i>Melampophylax nepos</i>	LF, g		
<i>Molannodes tinctus</i>	LF, Trf	np, he	pi, iz, cz
<i>Nemotaulius punctatolineatus</i>	LF	he	cz, os, sz
<i>Oecetis notata</i>	LF	el	
<i>Polycentropus flavomaculatus</i>	LF	np	ka, pi
<i>Psychomyia pusilla</i>	LF	he	pe, mu, ka, tr, ny

Gatunek	1	2	3
<i>Ylodes detruncatus</i>	LF		
<i>Ylodes reuteri</i>	LF, s	el	rd, ro
<i>Apatania fimbriata</i>	LK, g	np	pi
<i>Agapetus fuscipes</i>	LK	np	tr
<i>Anabolia brevipennis</i>	LK	he	sz, npl, gl
<i>Athripsodes albifrons</i>	LK		
<i>Athripsodes bilineatus</i>	LK	np	pi
<i>Beraea pullata</i>	LK		
<i>Beraeodes minutus</i>	LK		
<i>Brachycentrus subnubilus</i>	LK	np	ka
<i>Ceraclea alboguttata</i>	LK	np	pi
<i>Ceraclea dissimilis</i>	LK		
<i>Chaetopterygopsis maclachlani</i>	LK	np	ka
<i>Chaetopteryx villosa</i>	LK	np	ka, gl
<i>Drusus biguttatus, D. monticola, D. trifidus</i>	LK, g	np	ka, pi
<i>Ecclisopteryx dalearlica</i>	LK, g	np	ka
<i>Glossosoma boltoni</i>	LK	np	ka
<i>Grammotaulius nitidus</i>	LK	he	sz, tr, pi
<i>Halesus radiatus</i>	LK		
<i>Halesus tessellatus</i>	LK	np	pi, ka, gl
<i>Hydropsyche angustipennis, H. instabilis, H. pellucidula</i>	LK	np, el, he	ka, ro, pi, npl, sz
<i>Hydroptila cornuta</i>	LK		
<i>Hydroptila forcipata</i>	LK		
<i>Hydroptila lotensis</i>	LK		
<i>Hydroptila simulans</i>	LK		
<i>Hydroptila sparsa</i>	LK	np	ka
<i>Isonychia dubia</i>	LK	he	tr
<i>Linnephilus auricula</i>	LK	he	sz, tr, npl
<i>Linnephilus bipunctatus</i>	LK		
<i>Linnephilus fuscinervis</i>	LK	he	sz

Gatunek	1	2	3
<i>Limnephilus germanus</i>	LK, Trf	he?	
<i>Limnephilus griseus</i>	LK	he	sz, cz
<i>Limnephilus hirsutus</i>	LK		
<i>Limnephilus sericeus</i>	LK-LF?		
<i>Limnephilus sparsus</i>	LK-LF?	he	sz, npl
<i>Limnephilus stigma</i>	LK	he	sz, tr, pi
<i>Limnephilus subcentralis</i>	LK	he	sz, tr
<i>Limnephilus vittatus</i>	LK	he	sz
<i>Lithax niger</i>	LK	np	
<i>Lype reducta</i>	LK	np	ka, npl, cz, tr
<i>Mesophylax impunctatus</i>	LK	he	
<i>Micropterna lateralis</i>	LK, g		
<i>Neureclipsis bimaculata</i>	LK	el	pi, el, ny, ka
<i>Odontocerum albicorne</i>	LK		
<i>Oligostomis reticulata</i>	LK		
<i>Orthotrichia angustella</i>	LK		
<i>Oxyethira frici</i>	LK	el	
<i>Philopotamus ludificatus</i> , <i>P. montanus</i>	LK, g	np	ka
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	LK	np	ka, mu, pi
<i>Polycentropus irroratus</i>	LK	np	ka
<i>Potamophylax cingulatus</i>	LK		
<i>Potamophylax latipennis</i>	LK	np	ka, pi
<i>Potamophylax nigricornis</i>	LK	np	ka, mu
<i>Potamophylax rotundipennis</i>	LK	np	ka
<i>Rhadicleptus alpestris</i>	LK, Trf		
<i>Rhyacophila nubila</i> , <i>R. dorsalis</i>	LK, g	np	ka
<i>Sericostoma personatum</i>	LK	np	ka
<i>Setodes punctatus</i>	LK		
<i>Stenophylax permistus</i>	LK		

Gatunek	1	2	3
<i>Trichostegia minor</i>	LK	he	sz
<i>Ylodes kawraiskii</i>	LK		
<i>Ylodes simulans</i>	LK		

rytusożerni rozdrabniacze najliczniejsi są w strefie helofitów, liczni są także w najpłytszym litoralu. Właśnie w tych strefach dużo jest opadłych liści drzew oraz butwiejącej roślinności helofitowej. Roślinożerni rozdrabniacze najliczniejsi są w strefie elodeidów. Detrytusożerni i wszystkożerni zbieracze licznie penetrują wszystkie strefy, lecz więcej gatunków występuje w głębszej strefie litoralu. Zdrapywacze obecni są tylko w najpłytszym litoralu, co wynika ze specyficznej bazy pokarmowej — glonów porastających kamienie. Gatunki drapieżne liczne są we wszystkich strefach, jednakże zagęszczenia larw drapieżnych są większe w elodeidach. W przypadku gatunków drapieżnych o rozmieszczeniu decydować może także konkurencja z innymi drapieżnymi bezkręgowcami (*Odonata*, *Coleoptera*, *Heteroptera*).

W przedstawionej niżej analizie za gatunki charakterystyczne (typowe) dla danej strefy czy siedliska uznaje się gatunki wyłączne lub preferujące. Mniej uwagi poświęcono gatunkom akcesorycznym, przypadkowo występującym. Często przypadkowa obecność gatunku w danym typie siedliska wynika z migracji z siedlisk sąsiadujących. Jako przykład posłużyć może porównanie występowania larw chrzączek w siedlisku dna piaszczystego i siedlisku trzcini, analizowanych w czterech intensywnie badanych jeziorach Pojezierza Olsztyńskiego (Czachorowski 1992). W strefie helofitów na dnie z trzciniami stwierdzono w czterech jeziorach (nr 42, 60, 61, 62) obecność blisko 40 gatunków, z których 7 obecnych było we wszystkich jeziorach, a kolejnych 7 występowało tylko wśród trzcini jednego z nich. W siedlisku dna piaszczystego tych samych jezior stwierdzono 28 gatunków, z których tylko jeden obecny był we wszystkich jeziorach, natomiast aż 19 na dnie piaszczystym tylko jednego jeziora. W jez. Skanda w tym siedlisku liczne były gatunki typowe dla strefy helofitów np. *Limnephilus politus*, *L. rhombicus*, *L. marmoratus*, *L. flavicornis*, *L. decipiens*. Wytłumaczyć ten fakt można tym, że w jez. Skanda brakuje rozległych niezarośniętych plaż (tak jak w mezotroficznym Jez. Narckim), a są jedynie małe „dzikie plaże” otoczone roślinnością helofitową.

4.4.2. Chrzączki siedlisk najpłytszego litoralu

Szczegółowe zestawienie gatunków występujących w tym siedlisku zawarto w tabeli 15, przykładowe dane przedstawiono w tabelach 13 i 14 oraz publikacjach (Czachorowski 1992, 1993a, b 1994a, b). Do siedlisk najpłytszego litoralu zaliczo-

no: dno kamieniste, dno piaszczyste, napłyvky, gruby detrytus, kłody i gałęzie. Za siedliska marginalnie uznano: torfowiska graniczące z litoralem, źródła przybrzeżne, ujścia strumieni i rzek, zbiorniki okresowe eulitoralu.

W najpłytszym litoralu stwierdzono obecność blisko 50 gatunków, z których jedynie 8 zaliczono do limneobiontów, a 10 do limnefili, zdecydowanie liczniejsze były limnekseny — 30 gatunków. Wśród limneobiontów i limnefili relatywnie licznie reprezentowane są gatunki z rodzin *Limnephilidae* i *Leptoceridae*, pojedyncze gatunki są z rodzin *Molannidae* i *Psychomyidae*, zaś rodziny *Polycentropodidae*, *Hydroptilidae* i *Goeridae* obecne były jedynie w grupie limnefili. W najpłytszym litoralu najliczniejsi byli zbieracze i rozdrabniacze, mniej licznie reprezentowani byli drapieżcy i zdrapywacze. Ze względu na rodzaj pokarmu przeważały detrytusofagi i gatunki wszystkożerne, mniej było drapieżców, fitofagów i gąbkożerców.

Kamienie mogą stanowić siedlisko rozproszone (pojedyncze skupienia kamieni) lub rozległy litoral w jeziorach o niższej trofii (np. jeziora górskie, oligotroficzne). W typowo i dobrze wykształconym siedlisku dna kamienistego liczne są gatunki reofilne (zwłaszcza w górach). Za typowe można uznać: *Polycentropus flavomaculatus*, *Cyrnus trimaculatus*, *Lype reducta*, *Tinodes waeneri*, *Goera pilosa*, *Athripsodes cinereus*. W zależności od typu jeziora i charakteru brzegu występują także: *Anabolia laevis*, *Halesus digitatus*, *Mystacides azurea*, *Limnephilus fuscicornis*, *Ecnomus tenellus*, *Cyrnus flavidus*, *Athripsodes aterrimus*, *Ceraclea annulicornis*, *Oxyethira* sp., *Orthotrichia* sp. Występowanie limneofilnych rozdrabniaczy w tym typie siedliska wynika z obecności nadbrzeżnych drzew dostarczających pokarmu. W innych europejskich jeziorach występuje podobna fauna dna kamienistego, jednakże w jeziorach o bardziej północnym położeniu częściej spotykane są gatunki reofilne lub nawet krenofilne, takie jak: *Potamophylax nigricornis*, *Sericostoma personatum*, *Neureclipsis bimaculata*, *Lepidostoma hirtum*, *Glossosoma boltoni*, *Agapetus fuscipes*, *Polycentropus irroratus* (Lepneva 1928; Moon 1936; Okland 1964; O'Connor i Wise 1984).

Litoral piaszczysty charakteryzujący się brakiem helofitów występuje w jeziorach oligotroficznych i mezotroficznych lub w dużych jeziorach o większej trofii na stanowiskach nieosłoniętych od wiatru. Materii organicznej również jest niewiele. Bardzo często psammolitoral sąsiaduje z litolitoralem lub przechodzi stopniowo jeden w drugi. Charakterystyczne jest tu występowanie gatunków reofilnych. Na dnie piaszczystym w najpłytszym litoralu często spotykane są: *Molanna angustata*, *Mystacides azurea*, *Ecnomus tenellus*, *Mystacides longicornis*. Spotykane są także gatunki helofitowe, zwłaszcza w pobliżu roślinności wynurzanej na małych plażach otoczonych przez helofity (gatunki z rodzaju *Limnephilus* i *Agraylea*). Za typowe gatunki psammolitoralu ubożego w detrytus można uznać *Athripsodes cinereus* oraz *Limnephilus fuscicornis* (ten ostatni preferuje brzeg zadrzewiony), a nieco głębiej — *Ceraclea annulicornis*. Na dnie piaszczystym (z małymi kamyczkami i żwirem) spotykane bywają także: *Goera pilosa*, *Polycentropus flavomaculatus*,

Athripsodes aterrimus, *Hydroptila* sp., *Tinodes waeneri*. W jeziorach o wysokiej trofii licznie występuje *Orthotrichia costalis*. Te same gatunki zasiedlają dno piaszczyste najpłytszego litoralu innych jezior Europy. Zauważa się jednak większą liczbę gatunków reofilnych, jak i z rodziny *Molannidae* w jeziorach położonych bardziej na północ (Lepneva 1928; O'Connor i Wise 1984). Fauna psammolitoralu w niewielkim stopniu podobna jest do fauny strefy elodeidów, na co wskazuje bliskie położenie w dendrytach podobieństw faunistycznych między siedliskami (podobieństwa rzędu 20–40% rys. 11, 30–50% rys. 10). Być może wynika to z bezpośredniego sąsiedztwa, zwłaszcza w jeziorach o niskiej trofii (litoral piaszczysty sąsiaduje z łąkami ramienicowymi) lub wspólnego pochodzenia synekologicznego. Wiele gatunków charakterystycznych dla tego siedliska odznacza się sezonowymi (zimowymi) migracjami do głębiej położonej strefy elodeidowej. Drugą bardzo charakterystyczną cechą psammolitoralu i litolitoralu jezior o niskiej trofii jest liczne występowanie gatunków reofilnych. Zauważa się także, że liczba gatunków reofilnych maleje wraz ze wzrostem trofii jezior. W jeziorach górskich i położonych w północnych częściach Europy występuje więcej gatunków wspólnych dla strefy rhytralu, natomiast w jeziorach nizin środkowoeuropejskich więcej gatunków wspólnych dla strefy potamału.

Napływkę są dobrze rozwinięte zazwyczaj na brzegu nawietrznym. Gromadzące się resztki organiczne są słabo zasiedlone przez chruściki. Za charakterystyczne można uznać występowanie tu larw *Limnephilus fuscicornis*. Na brzegu zadrzewionym wśród napływek często spotkać można: *Anabolia laevis*, *Halesus digitatus*, czasem *Limnephilus flavicornis*, *L. rhombicus*, *L. decipiens*, *L. nigriceps*. W niektórych jeziorach często spotykany jest *Mystacides azurea*. Trafiają się też gatunki zupełnie przypadkowe, np. *Leptocerus tineiformis* — zniesione falami razem z fragmentami roślinności elodeidowej. Często, lecz w niewielkiej liczbie, spotykane są: *Mystacides longicornis*, *Athripsodes cinereus*, *Agraylea multipunctata*. Fauna chruścików napływek jest bardzo zróżnicowana w różnych jeziorach, gdyż dominują tu gatunki typowe dla innych siedlisk. Dlatego też w różnych jeziorach mogą występować w tym siedlisku odmienne, przypadkowo naniesione grupy chruścików.

Gruby detrytus gromadzi się przy brzegu zadrzewionym, gdzie oceniające drzewa utrudniają rozwój helofitów. Zaś helofity osłaniają gromadzące się resztki organiczne (fragmenty butwiejących trzciny, liście, gałęzie itp.) przed działaniem fal. W zależności od typu jeziora dno jest piaszczyste, muliste lub zabagnione. Mimo że ten typ siedliska spotykany jest powszechnie w jeziorach, to nie ma własnej, specyficznej fauny. Dominują rozdrabniacze typowi dla strefy helofitów oraz, zwłaszcza w okresie letnim, gatunki elodeidowe. Wśród rozdrabniaczy spotykane są: *Limnephilus decipiens*, *L. nigriceps*, *L. binotatus*, *L. rhombicus*, *Anabolia laevis*, *Glyphotaelius pellucidus*. Z gatunków typowo jeziornych spotykane są rodzaje: *Phryganea*, *Agrypnia*, *Mystacides*, czasem drapieżcy z rodziny *Polycentropodidae*.

Fauna występująca na kłodach i gałęziach jest bardzo podobna do omówionej powyżej. Dzięki bardziej stabilnemu podłożu możliwe jest występowanie fauny naroślinnej oraz zasiedlającej trwałe podłoże, takie jak kamienie. Fauna chruścików jest zróżnicowana w zależności od trofii jeziora i dominujących siedlisk. Na brzegu zadrzewionym liczni są rozdrabniacze występujący w napływkach i siedlisku grubego detrytusu; szczególnie często spotykane są: *Anabolia laevis* i *Halesus digitatus*. Na kłodach osiedlają się drapieżcy z rodziny *Polycentropodidae* (*Cyrnus flavidus*, gatunki z rodzaju *Holocentropus*), *Ecnomus tenellus*, spotykany bywa także *Tinodes waeneri*, czasami nawet masowo. Okresowo liczba gatunków zwiększa się, gdyż wiele gatunków chroni się tu w okresie przepoczwarzania, np. *Athripsodes aterrimus*, *Phryganea* spp., *Limnephilus* spp. czasem *Goera pilosa*.

W strefie najpłytszego litoralu obecne są siedliska marginalne — rzadko występujące w jeziorach oraz mało specyficzne. Na dnie torfowym brakuje gatunków charakterystycznych, a fauna chruścików jest bardzo uboga. W jeziorach lobeliowych spotykane były: *Limnephilus binotatus* i *Anabolia laevis*. W Jez. Wigierskim zanotowano występowanie *Mesophylax impunctatus* (Demel 1923) — lecz można mieć wątpliwości co do poprawnego oznaczenia, być może był to *Halesus* sp.

Czasami w bezpośredniej styczności z litoralem znajdują się źródła. Dzięki lokalnemu obniżeniu temperatury wody (w zimie powyżej zera) możliwe jest występowanie gatunków krenofilnych. Ich obecność w faunie jeziornej jest raczej przypadkowa, np. *Potamophylax nigricornis*, *Plectrocnemia conspersa*, *Chaetopteryx villosa*. W Jez. Kierskim w limnokrenowych źródłach (z roślinności: *Fontinalis*, *Veronica*, *Lemna*) zanotowano występowanie *Beraea maurus*, natomiast w limnokrenach z typową roślinnością błotną występowały: *Beraea maurus*, *Halesus interpunctatus*, *Limnephilus extricatus*, *L. decipiens* (Jakubisiakowa 1933). Obecnie w źródłach Jez. Żarnowieckiego stwierdzono: *Plectrocnemia conspersa*, *Lype phaeopa*, *Tinodes waeneri*, *Agraylea multipunctata*, *Orthotrichia* sp., *Potamophylax nigricornis*, *Silo pallipes*, *Sericostoma* sp., *Ernodes articularis*. Dane literaturowe potwierdzają sporadyczne występowanie krenofili w jeziorach, głównie w północnej części Europy oraz zbiornikach o niskiej trofii. Najczęściej podawano występowanie *Potamophylax nigricornis*, rzadziej: *Silo pallipes*, *Sericostoma personatum*, rodzaj *Apatania* (Lepneva 1928; Moon 1936; O'Connor i Wise 1984; Rzóśka 1935).

Innym siedliskiem marginalnym, wpływającym na faunę chruścików najpłytszego litoralu są ujścia strumieni i rzek. Do jeziora znoszone są z prądem gatunki reofilne, mogące tu egzystować na dnie. Głównie są to rozdrabniacze z rodziny *Limnephilidae* (rodzaje: *Potamophylax*, *Halesus*). Często spotykane są limnebioanty, np. *Athripsodes cinereus*, *A. aterrimus*, *Mystacides azurea*, *Oecetis furva*. W rzeczkach o dnie piaszczystym warunki siedliskowe są podobne jak w jeziorach, stąd niektóre gatunki równie licznie występują w rzeczkach, jak i litoralu jezior. W wypływach rzek, obok typowych gatunków występujących w jeziorze, licznie

występuje reofil *Neureclipsis bimaculata*, a także *Hydropsyche pellucidula* (Jakubiśiakowa 1933). Obecność tych gatunków ograniczona jest raczej do rzek i do jezior, migrują one w niewielkim stopniu, na co wskazują także dane z Jez. Żarnowieckiego. Z mniejszych cieków kontaktujących się z jeziorem sporadycznie mogą migrować *Goera pilosa* i *Plectrocnemia conspersa* (Jakubiśiakowa 1933; Okland 1964). Jedynie w przypadku jezior górskich i północnych spotyka się więcej gatunków migrujących ze strefy potamalu, np. w jeziorach Irlandii *Lepidostoma hirtum* wyraźnie liczniej występuje na stanowiskach przy ujściu cieków (O'Connor i Wise 1984). Ujścia rzek do jezior można potraktować jako siedlisko przejściowe pomiędzy potamalem a limnałem (jeziorami), a ich fauna zbliżona jest do trichopterofauny jezior przepływowych.

Innym siedliskiem marginalnym są zbiorniki okresowe eulitoralne. Zasadza je fauna chruścików typowa dla drobnych zbiorników okresowych (np. *Limnephilus griseus*, *L. auricula*, *L. stigma*, *L. vittatus*, *Glyphotaenius pellucidus*, *Trichostegia minor*, *Grammotaulius nitidus*). Obecne są też gatunki typowo jeziorne, zniesione przez fale lub przypadkowo tu migrujące.

Pewien wpływ na faunę chruścików jezior mają astatyczne torfowiska i zbiorniki okresowe znajdujące się w bezpośrednim sąsiedztwie jezior. Astatyczne turzycowiska są siedliskiem życia typowych gatunków wód okresowych: *Limnephilus griseus*, *L. auricula*, *L. stigma*, *Grammotaulius nitidus*. Można traktować te siedliska jako najbardziej astatyczne strefy szuwarów. Bliskie sąsiedztwo takich zbiorników oraz duża migracyjność gatunków je zamieszkujących powoduje stosunkowo liczne pojawianie się gatunków wód okresowych w jeziorach. Przykładem może być eutroficzne jez. Skanda (nr 42) na Pojezierzu Mazurskim, w którego bezpośrednim sąsiedztwie znajdują się liczne zbiorniki okresowe. W porównaniu do podobnie intensywnie badanych trzech innych jezior z Pojezierza Olsztyńskiego, wyraźnie liczniejsze były gatunki wód okresowych, co można interpretować jako wpływ migracji z sąsiadujących zbiorników (Czachorowski 1995b).

4.4.3. Chruściki helofitów

W siedlisku roślin wynurzonych można wyróżnić płytszą strefę szuwarów (głównie turzycowych) oraz głębszą strefę oczeretów z trzcina, pałką wodną i oczeretem jeziornym. Szczegółowe dane zostały zabrane i przedstawione w tabeli 15, przykładowe dane przedstawione w tabelach 13 i 14 oraz wcześniej opublikowane (Czachorowski 1992, 1993a, b 1994a, b). W strefie helofitów zanotowano obecność 55 gatunków (limnebionty — 25, limnefile — 15, limnekseny — 15). W grupie limnefile i limnebiontów najliczniej reprezentowana była rodzina *Limnephilidae*, licznie *Phryganeidae*, gatunki z rodzin: *Hydroptilidae*, *Polycentropodi-*

dae, Psychomyidae, Molannidae, Leptoceridae były nieliczne. Pod względem troficznym zdecydowanie najliczniejsi byli detrytusożercy i wszystkożercy, mniej było drapieżców i roślinożerców. Pod względem funkcjonalnym najliczniej reprezentowani byli rozdrabniacze, wyraźnie mniej było drapieżców, zbieraczy i wysysaczy (rys. 12).

W szuwarach turzycowych zwykle występują: *Anabolia laevis*, *Triaenodes bicolor*, *Limnephilus binotatus*, *L. nigriceps*, *L. borealis*, *L. fuscinervis*, *L. auricula*, *L. vittatus*, *Holocentropus picicornis*, *Trichostegia minor*, *Agrypnia varia*, *L. stigma*, *L. flavicornis*, *Glyphotaelius pellucidus*, *Halesus digitatus*, także *Tricholeiochiton fagesii* i *L. borealis*. W niektórych jeziorach czasem spotykano *Athripsodes aterrimus* i *Phryganea bipunctata*. W szuwarach zauważa się dominację gatunków zbiorników okresowych, zaś rozwój typowej dla tego siedliska fauny następuje w okresie wiosennym. Latem wnikają gatunki jeziorne, o ile obniżający się sezonowo poziom lustra wody w jeziorze nie ograniczy dostępu tym gatunkom.

Siedlisko oczerzetów jest bardzo zróżnicowane troficznie. Rzadko zarośnięta forma oczerzetów jest charakterystyczna dla litoralu wielkojeziornego dużych jezior (Bernatowicz i Zachwieja 1966). Ubogość helofitów wynika z niskiej trofii lub bardzo silnego falowania. W jeziorach oligotroficznym i mezotroficznym najczęściej siedlisko oczerzetów sąsiaduje z psammolitoralem lub litolitoralem, w związku z czym jego fauna wykazuje do nich duże podobieństwo. Znacząca obecność *Athripsodes cinereus* w zbiorowisku trzciny może być tego przykładem (Czachorowski 1992, 1993a). Obecne mogą być także: *Goera pilosa*, *Halesus* sp., *Molanna angustata*, *Athripsodes aterrimus* oraz gatunki typowe dla oczerzetów. W jeziorach położonych bardziej na północ liczniej występować mogą reofile oraz gatunki typowe dla dna piaszczystego (Lepneva 1928; Moon 1936; O'Connor i Wise 1984). W trzcinach dominują rozdrabniacze z rodziny *Limnephilidae*: *Limnephilus politus*, *L. marmoratus*, *L. flavicornis*, *L. rhombicus*, *L. decipiens*, *Halesus* sp., *Anabolia laevis*. Licznie spotykano także: *Athripsodes aterrimus*, *A. cinereus* (na dnie piaszczystym), *Triaenodes bicolor*, *Agrylea multipunctata*, często spotykane są: *Molanna angustata*, *Cyrnus flavidus*, *Holocentropus picicornis*, *Ecnomus tenellus* i *Tinodes waeneri*. W niektórych jeziorach nizinnych licznie występuje *Psychomyia pusilla*. Powszechnie spotykane są: *Mystacides longicornis* i *M. nigra*, czasami gatunki drobnozbiornikowe (*Glyphotaelius pellucidus*, *Nemotaulius punctatolineatus*, *Limnephilus griseus*). Na stanowiskach bardziej ostnionych, gdzie gromadzi się detrytus, lub w jeziorach o wyższej trofii, zbiorowiska oczerzetów uzyskują większą zawartość (litoral małojeziorny, litoral stawowy). Obok trzciny i oczerzetu jeziornego licznie występują rośliny wymagające miękkiego dna (*Typha latifolia*, *T. angustifolia*, *Carex*, *Cladium mariscus*, *Acorus calamus*, *Menyanthes trifolia*) oraz szereg roślin o liściach pływających. Ten typ oczerzetów charakteryzuje się brakiem gatunków reofilnych i mniejszym podobieństwem faunistycznym do siedlisk psammolitoralu. Wśród helofitów dna mulistego fauna chruścików jest uboższa ilościowo i jakościowo; spotykane są: *Orthotrichia* sp., *Anabolia laevis*,

Limnephilus flavicornis, *L. fuscicornis*, *Mystacides longicornis*. W najbardziej zabagnionych strefach z dnem o dużej ilości mułu spotykane są: *Triaenodes bicolor*, *Limnephilus rhombicus* *L. flavicornis*, *Phryganea bipunctata*, *P. grandis*, czasem nawet *Cyrnus flavidus*. Nasuwające się pło roślinności litoralu zanikającego typowe dla jezior dystroficznych należałoby zaliczyć raczej do roślinności elodeidowej. Strefa korzeni paproci i helofitów zasiedlana jest przez *Limnephilus rhombicus*, *L. politus* i *L. marmoratus*.

Naroślinna („peryfitonowa”) fauna chruścików zasiedlająca zanurzone łodygi helofitów cechuje się dominacją larw: *Orthotrichia costalis*, *Hydroptila* sp., *Oxyethira* sp., *Agraylea multipunctata*, *Tinodes waeneri* i *Psychomyia pusilla*. Zauważa się duże różnice w liczebności powyższych gatunków w zależności od trofii jeziora czy ukształtowania litoralu. Dla większej trofii typowe są: *Orthotrichia* sp. i *Tinodes waeneri*, dla niższej: *Psychomyia pusilla* i *Oxyethira* sp. Sporadycznie w faunie naroślinnej mogą pojawiać się gatunki typowe dla dna: *Ecnomus tenellus*, *Cyrnus flavidus*, *Ceraclea annulicornis*, *Mystacides longicornis*.

Przedstawione dane odnoszące się do litoralu niezarośniętego jezior o niskiej trofii oraz strefy oczeretowej jezior o niskiej i wysokiej trofii wskazują na pewien kierunek zmian w tej części litoralu. Wraz z eutrofizacją i gromadzeniem się materii organicznej następuje nie tylko rozwój makrofitów wynurzonych, lecz także zmiana fauny *Trichoptera*. Ubywa gatunków reofilnych, a zwiększa się liczba gatunków drobnozbiornikowych, rozdrabniaczy właściwych dla strefy roślinności wynurzonej. Badania własne wskazują, że w okresie wiosenno-letnim w tym siedlisku większe znaczenie uzyskiwały właśnie gatunki drobnozbiornikowe, natomiast w okresie letnio-jesiennym gatunki właściwe dla strefy elodeidowej i dna niezarośniętego (Czachorowski 1992). Wydaje się także, że pewne gatunki charakterystyczne dla niezarośniętego litoralu czystych jezior mogą występować w zbiorowisku trzcin jezior o wyższej trofii. Przykładem tego może być liczne występowanie *Tinodes waeneri* w eutroficznym Jeziorze Warchałdzkim (nr 62).

Zróznicowanie rozmieszczenia fauny *Trichoptera* w strefie roślinności wynurzonej można uszeregować wraz z profilem pionowym: od najbardziej astatycznych siedlisk eulitoralu do bardziej stabilnych stref oczeretowych, a dalej w kierunku ku jeszcze bardziej stabilnej strefie elodeidowej. Różnice w faunie chruścików pomiędzy różnymi siedliskami w strefie helofitów można także uszeregować wraz ze wzrostem trofii jezior: w miarę eutrofizacji i ilości nagromadzonej materii ubywa gatunków reofilnych i psammofilnych, przybywa zaś gatunków drobnozbiornikowych, zachodzą więc zmiany od fauny typowej dla litoralu wielkojeziornego do litoralu stawowego (rys. 17, 18).

4.4.4. Chruściki strefy roślinności elodeidowej

Szczegółowe dane zostały zebrane w tabeli 15, przykładowe przedstawiono w tabelach 13 i 14 oraz opublikowano (Czachorowski 1993a, b, 1994a, b; Czachorowski i Kornijów 1993). Do siedlisk roślinności zanurzonej zaliczono: izoetidy, ramienice, zbiorowiska rogotka, wywłócznika, moczarki, rdestnie, osoki i dna mulistego. Fauna chruścików siedliska roślinności zanurzonej wydaje się najbardziej charakterystyczna dla jezior. Najstabilniejsze są: siedlisko łąk ramieniowych (*Magnocharacetum*) oraz siedlisko rogotka i wywłócznika, które występują prawie cały rok. Większą zmiennością sezonową, a przez to większą astatycznością, odznaczają się zbiorowiska z włosienicznikiem i rdestnicami, które wykształcone są w pełni tylko w okresie letnim. Moczarka stanowi dla chruścików siedlisko marginalne, tak jak i dno muliste.

W strefie elodeidów stwierdzono obecność 41 gatunków chruścików (limnebionty — 32, limnefile — 5, limnekseny — 4). Wśród limnebiontów i limnefilei najliczniej reprezentowana była rodzina *Leptoceridae* (rodzaje *Athripsodes*, *Leptocerus*, *Mystacides*, *Erotosis*, *Oecetis*, *Ceraclea*), licznie *Polycentropodidae* (*Cyrnus*, *Holocentropus*), *Hydroptilidae* (*Oxyethira*, *Agraylea*) i *Phryganeidae* (*Phryganea*, *Agrypnia*), po jednym gatunku było z rodziny *Limnephilidae*, *Molannidae* i *Ecnomidae*. Pod względem troficznym najwięcej było roślinożerców i drapieżców, mniej detrytosożerców i wszystkożerców. Pod względem funkcjonalnym najliczniejsi byli rozdrabniacze i drapieżcy, mniej liczni zbieracze i wysysacze (rys. 12).

Siedliska izoetidów tworzy roślinność typowa dla jezior lobeliowych (*Isoetes*, *Lobelia*), jak i płycej położone zbiorowiska ramienic — *Parvocharacetum*. W jeziorach lobeliowych w typowych izoetidach występowały: *Mystacides azurea*, *Limnephilus binotatus*, *L. politus*, mniej licznie: *Trienodes bicolor*, *Cyrnus flavidus*, *Oecetis lacustris*, *Ecnomus tenellus*, *Orthotrichia* sp., *Trienodes conspersus*, *Phryganea bipunctata*. W siedlisku dna piaszczystego z drobnymi rdestnicami (jez. nr 60) (*Potamogeton filiformis* i *P. gramineus*) licznie reprezentowane były: *Athripsodes cinereus*, *A. aterrimus*, *Limnephilus fuscicornis*, *Agraylea multipunctata*, *Mystacides longicornis*, rzadziej *Oecetis ochracea*, *Anabolia laevis*, *Tinodes waeneri*, *Molanna angustata*. W siedlisku *Parvocharacetum* występują: *Athripsodes cinereus*, *A. aterrimus*, *Agraylea multipunctata*, *Ceraclea annulicornis*, *Mystacides longicornis*, *Cyrnus flavidus* i *Molanna angustata*.

Na większej głębokości i z większym udziałem dna mulistego ramienice tworzą siedlisko *Magnocharacetum* (dobrze wykształcone w jeziorach mezotroficznym, natomiast słabo w jeziorach o większej trofii). Licznie i często występują tu: *Mystacides longicornis*, *M. nigra*, *Cyrnus crenaticornis*, *C. flavidus*, *Oxyethira* sp., *Athripsodes aterrimus*, *A. cinereus*, *Molanna angustata*, *Phryganea grandis*, *P. bipunctata*, w jeziorach o większej trofii masowo występuje *Orthotrichia* sp. Czasami wśród łąk ramieniowych spotykane są: *Agraylea multipunctata*, *Cyrnus*

trimaculatus, *Ceraclea annulicornis*, rzadziej gatunki charakterystyczne dla roślinności wynurzonej (*Limnephilus flavicornis*, *L. politus*, *Halesus digitatus*, *Anabolia laevis*), rodzaj *Agrypnia* (liczniej w mniejszych zbiornikach). Siedliska ramienie liczne były w jeziorach o niższej trofii, co wskazywałoby na zanikanie zbiorowisk ramienie w trakcie eutrofizacji.

Dla siedliska rogatka i wywłócznika za najbardziej charakterystyczne można uznać: *Cyrnus crenaticornis*, *C. flavidus*, *Oxyethira* spp., *Leptocerus tineiformis*, *Ecnomus tenellus*, rodzaj *Mystacides*, *Oecetis* oraz *Athripsodes cinereus* i *A. aterrimus*. W jeziorach o niższej trofii i jeziorach lobeliowych (nr 14-21, 152) *Leptocerus tineiformis* zastępowany jest przez *Triaenodes conspersus*. W jeziorach o większej trofii mniej liczne są larwy *Oxyethira* sp. zaś bardzo liczne *Orthotrichia costalis* (np. jez. nr 42, 61, 62). W zbiorowisku wywłócznika jeziora Piaseczno (nr 152) i Głębokiego (nr 151) we wschodniej Polsce najliczniej występowały: *Triaenodes conspersus*, *Leptocerus tineiformis* i *Ecnomus tenellus*, mniej licznie: *Cyrnus flavidus*, *Oxyethira* sp., *Athripsodes cinereus* i *Mystacides longicornis*, rzadziej *Cyrnus insolutus*, *C. crenaticornis* i *Mystacides nigra*. W zbiorowisku rogatka tych samych jezior najliczniej występowały: *Cyrnus crenaticornis* i *Leptocerus tineiformis*. Mniej licznie łowiono *Oxyethira* sp. i *Triaenodes conspersus*. Zanotowano także występowanie: *Cyrnus flavidus*, *Holocentropus dubius*, *Ecnomus tenellus*, *Oecetis furva*, *O. lacustris*, *Athripsodes aterrimus* i *Mystacides longicornis*.

W zbiorowisku włosienicznika (m.in. jez. nr 42, 145) występują: *Phryganea grandis*, *Athripsodes aterrimus*, *Mystacides longicornis*, *Leptocerus tineiformis*, *Limnephilus decipiens*, *L. politus*, *Anabolia laevis* i *Molanna angustata*. W porównaniu do danych z bardziej trwałych siedlisk elodeidowych wyraźnie mniej jest gatunków charakterystycznych dla elodeidów o wąskich preferencjach siedliskowych. Więcej zaś sezonowo migrujących gatunków z rodzajów *Phryganea* i *Athripsodes* lub bardziej eurytopowych z rodzaju *Mystacides*. Jest to spowodowane sezonowym rozwojem włosienicznika.

Wśród moczarki (*Elodea canadensis*) występuje zazwyczaj: *Mystacides longicornis*, *Triaenodes bicolor*, *Athripsodes aterrimus*, *Cyrnus flavidus*, *Ecnomus tenellus*, *Phryganea* spp., *Oecetis ochracea*, rzadziej *C. crenaticornis*, *Agrypnia obsolita* oraz *Leptocerus tineiformis*. Czasami spotykane są gatunki strefy helofitów, np. *Limnephilus politus* czy *Anabolia laevis*.

Siedliska rdestnic liczniejsze są w jeziorach o większej trofii. Wśród rdestnic o liściach pływających licznie występują: *Orthotrichia* sp., *Mystacides* spp., *Oecetis ochracea*, *O. furva*, rzadziej *Hydroptila* sp., *Cyrnus flavidus*, *C. crenaticornis*, *Athripsodes aterrimus*, *A. cinereus*, *Oxyethira* sp., *Leptocerus tineiformis*. Wśród rdestnic o liściach nitkowatych spotykane są uboższe zgrupowanie elodeidowe, głównie *Orthotrichia* sp., nielicznie *Oxyethira* sp., *Leptocerus tineiformis*, *Oecetis ochracea*, rodzaj *Cyrnus* (obserwacje z jez. nr 42, 61 i in.)

Osoka (*Stratiotes aloides*) charakteryzuje się dużym bogactwem fauny chrzą-

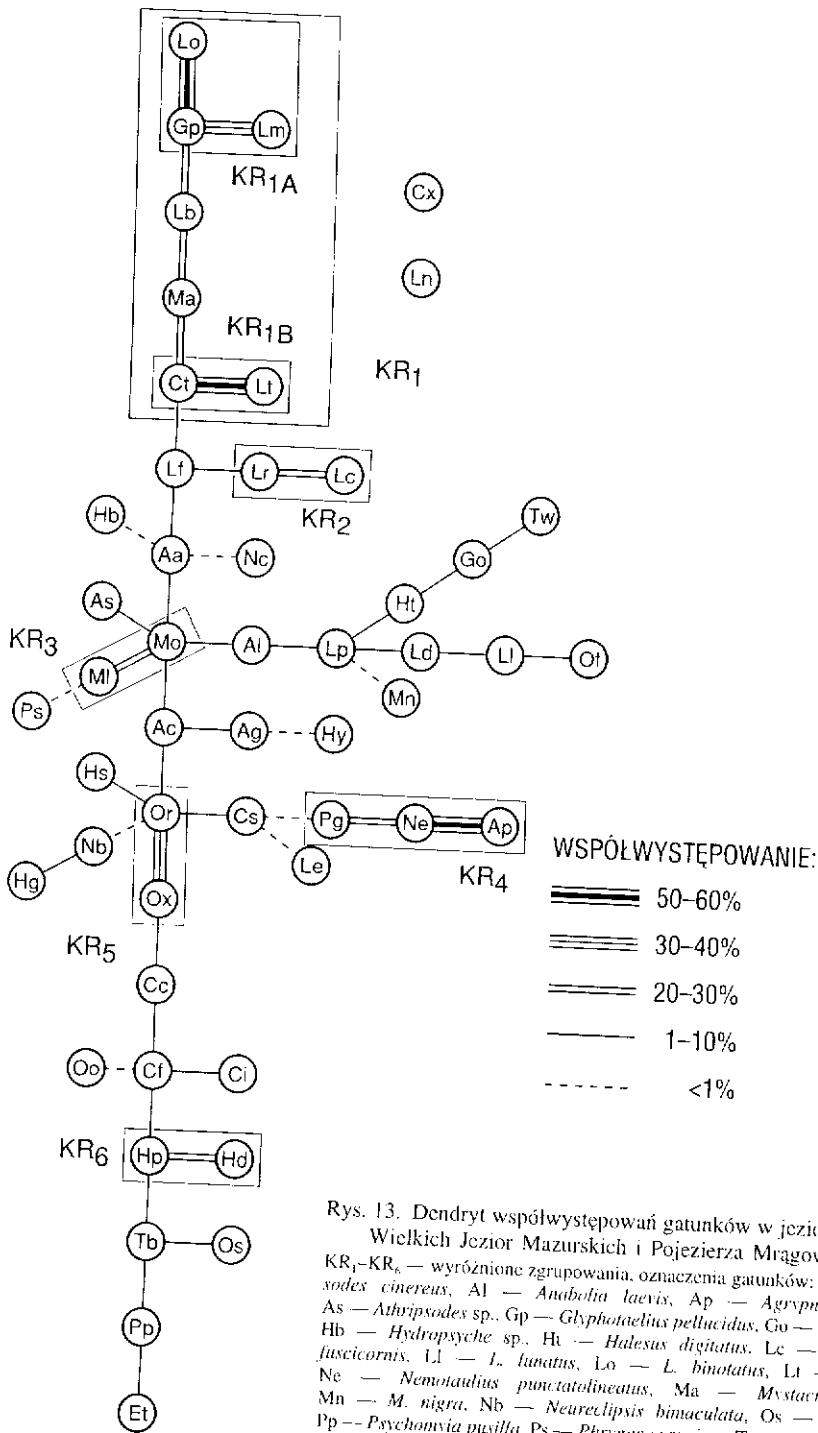
cików. Występuje w jeziorach mezotroficznych w strefie elodeidów razem z ramienicami, rogatkiem, wywłócznikiem w postaci pojedynczych roślin, zaś w litoralu zanikającym tworzy zwarte i rozległe płyty wynurzonych roślin, gdzie czasami dominuje. Wyłącznie w tym siedlisku występuje rzadki gatunek — *Erotesis baltica*. Licznie spotykane są: *Cyrnus flavidus*, *C. crenaticornis*, *C. insolutus* (preferuje to siedlisko), *Holocentropus dubius*, *H. picicornis*. Często spotykane są, zwłaszcza bliżej brzegu: *Nemotaulius punctatolineatus*, *Limnephilus rhombicus*, *L. politus*, *L. flavicornis*, *L. marmoratus*, *L. decipiens*. Licznie spotykane są *Athripsodes aterrimus*, rodzaj *Phryganea*, *Oxyethira*, *Ecnomus tenellus*, *Mystacides longicornis*, *M. nigra*, *Agrypnia obsoleta*, *A. pagetana*, *Hydroptila* spp. i *Tricholeiochiton fagesii*.

Dno muliste charakteryzuje się obecnością gatunków strefy elodeidowej, co jest zapewne efektem sąsiedztwa tych siedlisk. Bardzo często spotykane są *Cyrnus crenaticornis*, *C. flavidus*, *Ecnomus tenellus*, *Mystacides longicornis*, *M. nigra* rzadziej *Molanna angustata*, *Limnephilus politus*, *L. flavicornis*, *Triaenodes conspersus*, *C. insolutus*, *Holocentropus dubius*, *H. picicornis*, *Oecetis furva*, *Leptocerus tineiformis*.

Nimfeydy są siedliskiem ze zubożoną fauną chruścików. Liczne są tu gatunki fauny naroślinnej z rodziny *Hydroptilidae* (rodzaje *Agraylea*, *Hydroptila*, *Oxyethira*, *Orthotrichia*), pozostałe gatunki są bardziej przypadkowe i ich obecność jest uzależniona od sąsiedztwa innych siedlisk roślinnych lub są to gatunki typowo denne: *Triaenodes bicolor*, *Oecetis lacustris*, *Mystacides azurea*, *M. longicornis*, *Athripsodes aterrimus*, *Ceraclea annulicornis*, *Phryganea grandis*, rzadko *C. insolutus*, *C. crenaticornis*, *C. flavidus*, *Anabolia laevis*.

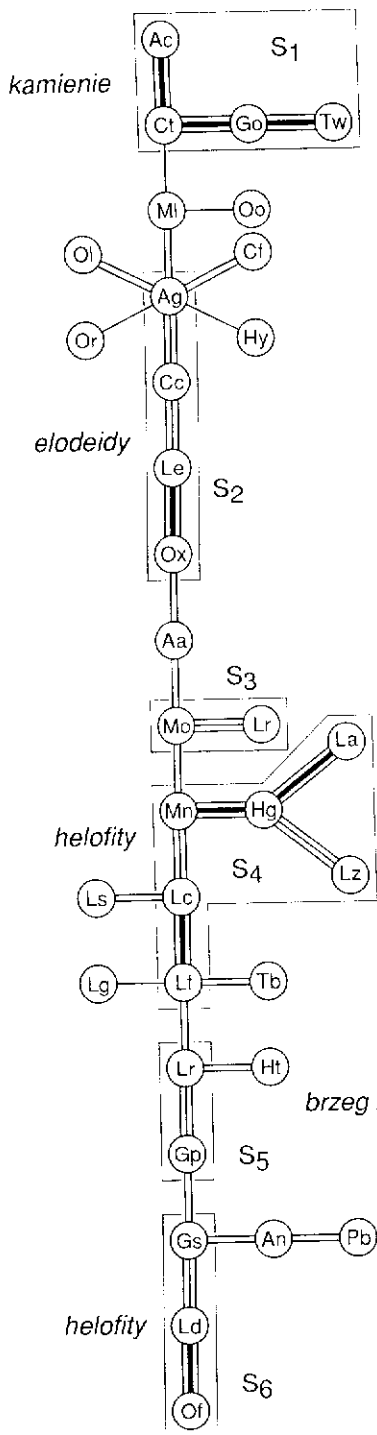
4.5. GRUPY SYNEKOLOGICZNE (ZGRUPOWANIA)

We wcześniejszych pracach wyróżniono siedem zgrupowań larw chruścików, układających się zgodnie z gradientem astatyizmu i trofii. Zgrupowania te powiązano nie tylko z konkretnymi siedliskami jeziornymi, lecz uwzględniono również sezonowe migracje związane z cyklem życiowym (Czachorowski 1992, 1994a). Strategie życiowe chruścików ukadały się w kontinuum od strategii oportunistycznych (w warunkach niestabilnego najpłytszego litoralu) do strategii specjalistów (w bardziej stabilnej strefie elodeidowej). Za najbardziej „astatyczną” we wspomnianym schemacie uznano grupę tworzoną przez gatunki zasiedlające głównie wiosenne zbiorniki okresowe, która w jeziorach pojawia się sporadycznie w strefie szuwarowej lub oczeretowej. Model ten jest rozwinięciem wcześniej zaproponowanego schematu rozmieszczenia w drobnych zbiornikach stojących (Czachorowski 1994e). Później zwiększono liczbę zgrupowań występujących w strefie elodeidowej, różnicując zgrupowania jezior mezotroficznych i eutroficznych (Czachorowski 1994d). Prezentowane dane, uwzględniające większą liczbę siedlisk jeziornych



Rys. 13. Dendryt współwystępowania gatunków w jeziorach Krainy Wielkich Jezior Mazurskich i Pojezierza Mragowskiego

KR₁-KR₆ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ac — *Athripsodes cinereus*, Al — *Anabolia laevis*, Ap — *Agrypnia pagetana*, As — *Athripsodes* sp., Gp — *Glyptotaelius pellucidus*, Go — *Govera pilosa*, Hb — *Hydropsyche* sp., Ht — *Halesus digitatus*, Lc — *Limnephilus fuscicornis*, Ll — *L. lunatus*, Lo — *L. binotatus*, Li — *L. stigma*, Ne — *Nemonautilus punctatolineatus*, Ma — *Mystacides azurea*, Mn — *M. nigra*, Nb — *Neureclipsis bimaculata*, Os — *Oereticus* sp., Pp — *Psychomyia pusilla*, Ps — *Phryganea* sp. juv., Tw — *Tinodes wueneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).



(Cs)
(Ma)
(Hr)
(Lm)

WSPÓŁWYSTĘPOWANIE:

==== 50-60%
 === 30-40%
 == 20-30%
 — 1-10%

Rys. 14. Dendryt współwystępowania gatunków w jeziorach Pojezierza Iławskiego

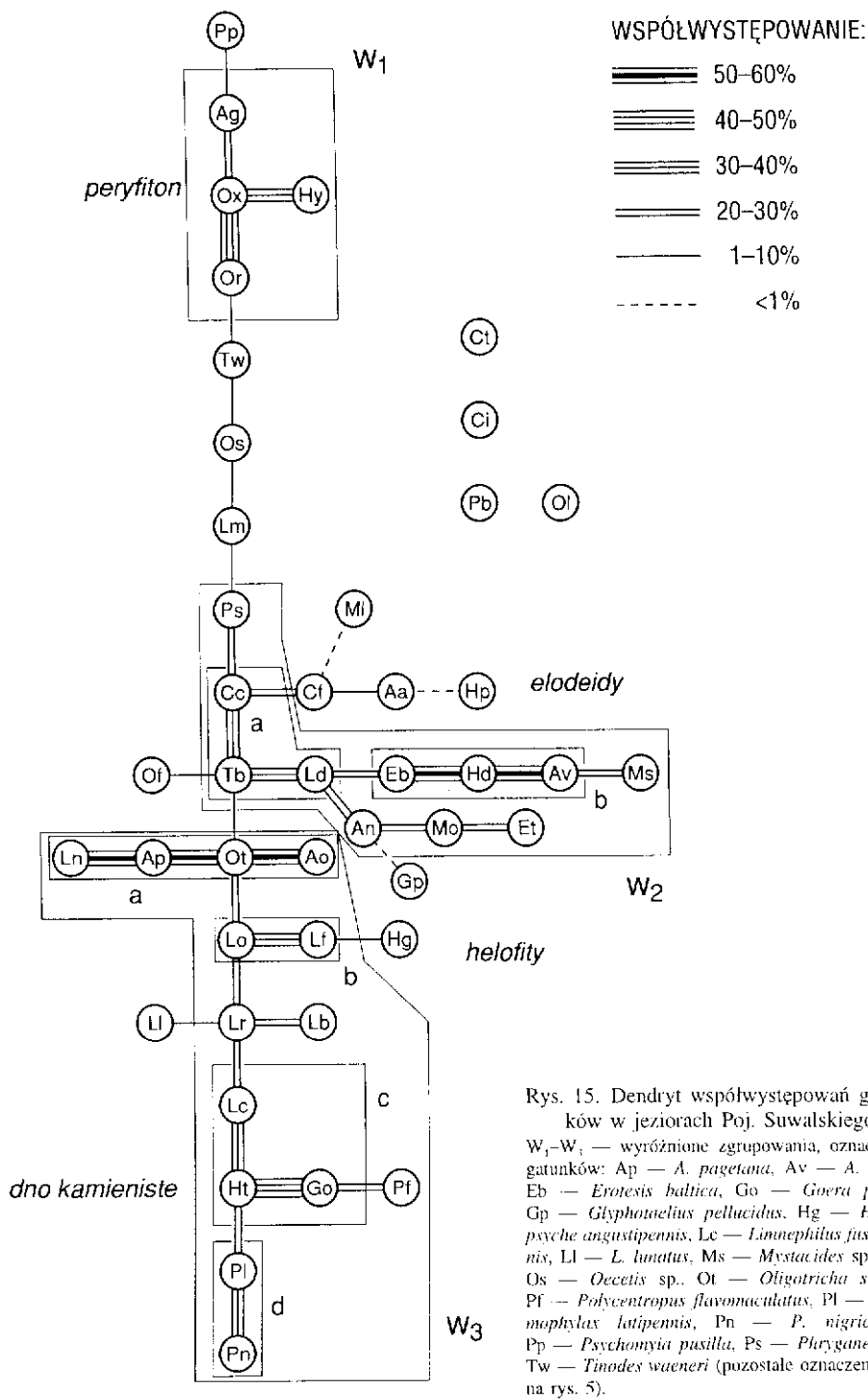
S₁-S₆ — wyróżnione zgrupowanie, oznaczenia gatunków: Aa — *Athripsodes aterrimus*, Ac — *A. cinereus*, Go — *Goera pilosa*, Gp — *Glyptotendipes pellucidus*, Gs — *Grammotendipes* sp. juv., Hg — *Hydropsyche angustipennis*, Hr — *Halesus radicans*, Ht — *Halesus digitatus*, La — *Limnephilus auricula*, Lc — *L. fuscicornis*, Lg — *L. griseus*, Lz — *L. centralis*, Ma — *Mystacides azurea*, Mn — *M. nigra*, Mo — *Molanna arenata*, Oo — *O. ochracea*, Tw — *Tendipes wagneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).

i typów troficznych, pozwalają na dalsze rozbudowanie zaproponowanego schematu (rys. 18). Obecnie wyróżniono 16 zgrupowań układających się zgodnie z profilem pionowym oraz trofią. Na schematycznym rysunku zaznaczono jedynie gatunki charakterystyczne i najliczniejsze.

Niewiele jest prac podobnie analizujących rozmieszczenie makrobezkęgowców w litoralu jezior. Do nielicznych można zaliczyć opracowanie Andersena (1982) dotyczące siedliskowego rozmieszczenia pleustonowym pluskwiaków (*Hemiptera: Gerromorpha*) zasiedlających zbiorniki wód śródlądowych, z uwzględnieniem siedlisk jeziornych. W ich rozmieszczeniu ważniejszy okazał się związek występowania ze strefami litoralu (siedliskami) niż z typem wód (stojące czy bieżące). Spektrum siedlisk uszeregowano od siedlisk ziemnowodnych do wód otwartego morza. Inną próbą syntetycznej charakterystyki rozmieszczenia bezkręgowców w litoralu jezior jest opracowanie Kurzątkowskiej (1996) dotyczące siedliskowego rozmieszczenia pluskwiaków wodnych (*Gerromorpha, Nepomorpha*) w zbiornikach torfowiskowych. Oprócz zróżnicowania występowania gatunków w gradencie siedlisk litoralowych, za ważny czynnik autorka uznała drapieżnictwo bezkręgowców.

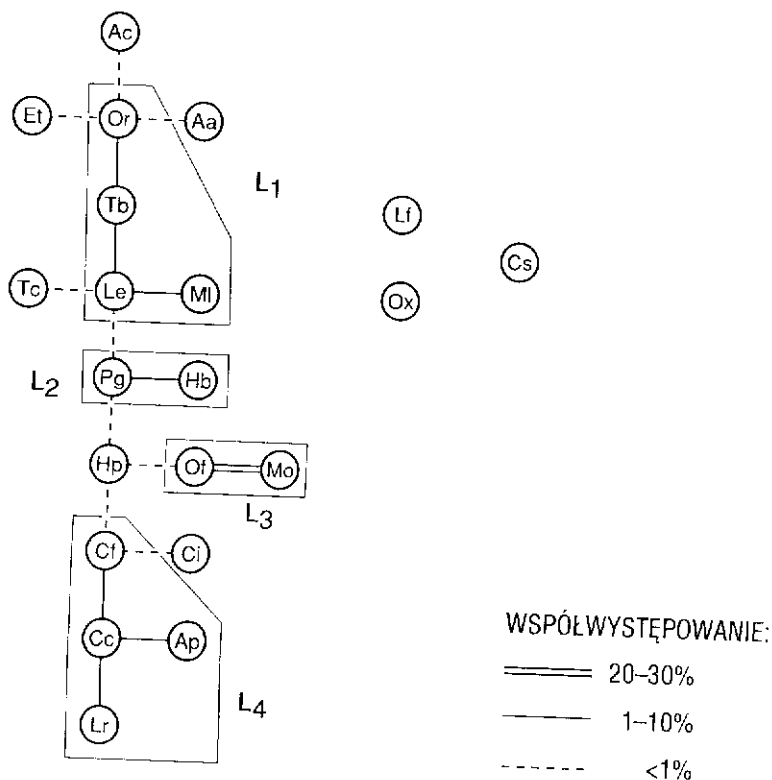
Wcześniejsze rozważania wskazały, że o rozmieszczeniu chruścików decydują zasoby pokarmowe (rozmieszczenie grup troficznych w różnych strefach jezior i siedliskach, rys. 12). Modyfikujące znaczenie może mieć zróżnicowane drapieżnictwo (dokładniej omówione w następnym rozdziale). Porównanie rozmieszczenia gatunków o podobnych wymaganiach troficznych (np. *Cyrnus crenaticornis* i *C. flavidus*, *Psychomyia pusilla* i *Tinodes waeneri* czy rodzajów *Oxyethira* i *Orthotrichia*) wskazuje na konkurencyjne wypieranie, jedne liczniejsze są w siedliskach jezior mezotroficznych, inne w eutroficznych. Zatem o kształtowaniu się zgrupowań decyduje także konkurencja między gatunkami o podobnych strategiach czy preferencjach pokarmowych i siedliskowych.

W analizie zgrupowań w oparciu o dendryty współwystępowania (rys. 5, 6, 8, 9, 13, 14, 15, 16; Czachorowski 1994b, d; Czachorowski i Kornijów 1993; Czachorowski i Kurzątkowska 1995) zauważono, że wyodrębnione zgrupowania układały się zgodnie z podobnymi wymaganiami ekologicznymi, stosunkowo wyraźnie oddzielając różne siedliska jeziorne, zwłaszcza elodeidowe i helofitowe. Zaobserwowano również wpływ trofii jezior na kształtowanie się zgrupowań larw *Trichoptera*. Stwierdzono podobieństwa pomiędzy zgrupowaniami pochodzącymi z jezior różnych regionów, odnotowując jednocześnie różnice i indywidualne cechy. Zaobserwowane różnice w zgrupowaniach można interpretować jako efekt zastosowanej metody wyodrębniania zgrupowań oraz jako wynik regionalnych różnic fauny chruścików, kompozycji siedliskowej (wpływ sąsiedztwa siedlisk w jeziorze) i stanu trofii jeziora. Indywidualizm zgrupowań można powiązać z konkurencyjnym wypieraniem i podziałem zasobów kształtujących się pod wpływem wielkości siedlisk i ich wzajemnego sąsiedztwa (Czachorowski 1994d).



Rys. 15. Dendryt współwystępowania gatunków w jeziorach Poj. Suwalskiego

W₁-W₃ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ap — *A. pagetana*, Av — *A. varia*, Eb — *Erotetis baltica*, Go — *Goera pilosa*, Gp — *Glyptotaelius pellucidus*, Hg — *Hydropsyche angustipennis*, Lc — *Limnephilus fuscicornis*, Ll — *L. lunatus*, Ms — *Myxistoides* sp. juv., Os — *Oecetis* sp., Ot — *Oligotricha striata*, Pf — *Polycentropus flavonaculatus*, Pl — *Potamophylax latipennis*, Pn — *P. nigricornis*, Pp — *Psychomyia pusilla*, Ps — *Platygaena* sp., Tw — *Tinodes waeneri* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).



Rys. 16. Dendryt współwystępowania gatunków w siedliskach roślinności wynurzonej Poj. Łęczyńsko-Włodawskiego

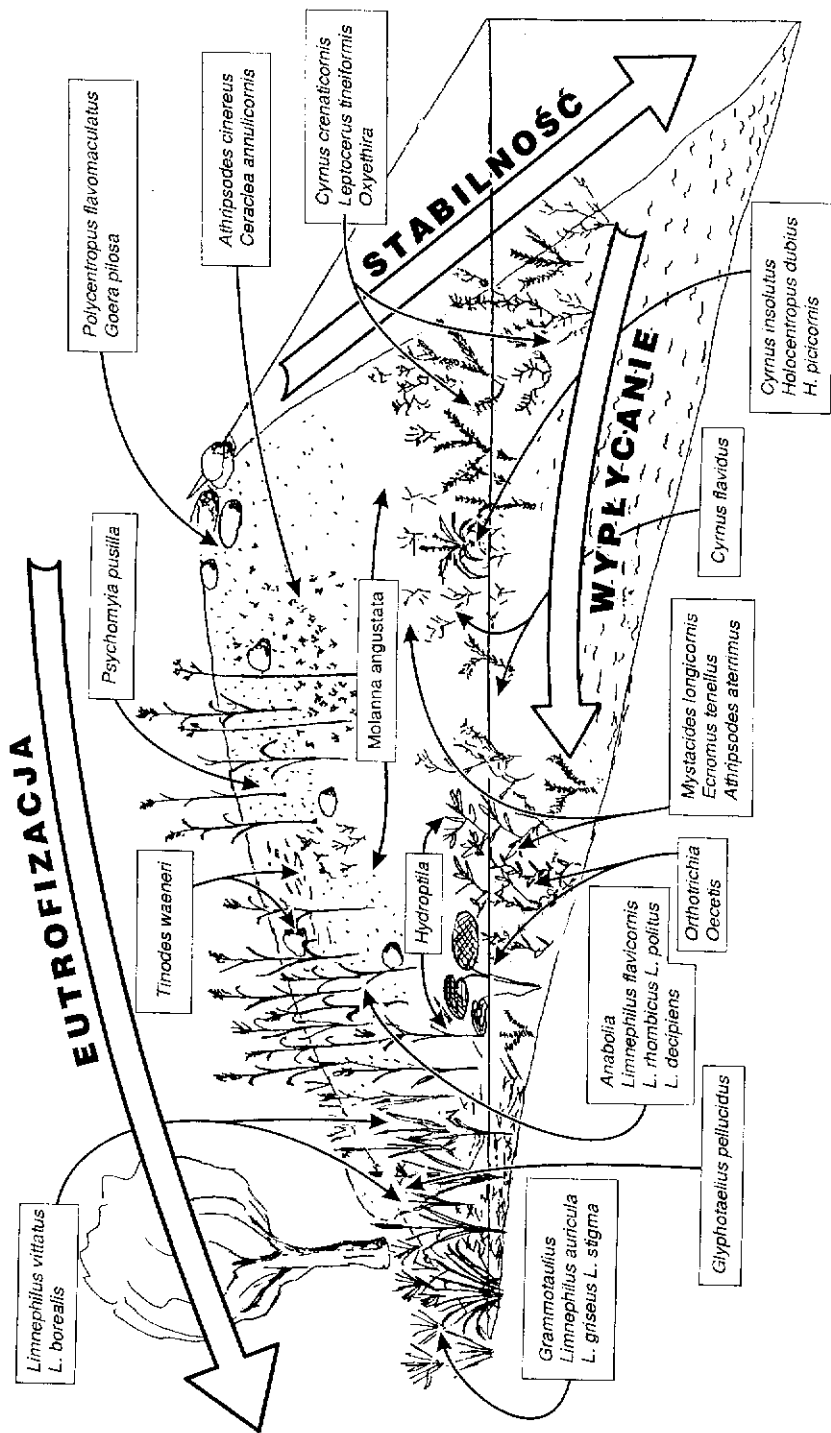
L₁-L₄ — wyróżnione zgrupowania, oznaczenia gatunków: Ac — *Athripsodes cinereus*, Ap — *Agrypnia picta*, Tc — *Trienodes conspersus* (pozostałe oznaczenia jak na rys. 5).

Indywidualizm zgrupowań zilustrować można dwoma przykładami. *Goera pilosa* (charakterystyczna dla dna kamienistego najpłytszego litoralu, zdrapowacz) w jeziorach Pojezierza Iławskiego (jez. nr 25-31) znalazła się w zgrupowaniu z *Athripsodes cinereus*, *Anabolia laevis* i *Tinodes waeneri* (rys. 14). W jeziorach Krainy Wielkich Jezior Mazurskich (jez. nr 74-99) *Goera pilosa* znalazła się obok *Tinodes waeneri* i *Halesus digitatus* (rys. 12), natomiast na Pojezierzu Suwalskim (jez. nr 120-143) w zgrupowaniu z *Limnephilus fuscicornis*, *Halesus digitatus*, *Polycentropus flavomaculatus* (rys. 15). W Jeziorze Mikołajskim (nr 66) *Goera pilosa* znalazła się w zgrupowaniu z *Athripsodes cinereus*, *Anabolia laevis*, *Limnephilus decipiens*, *Limnephilus rhombicus*, *Mystacides nigra* (rys. 8). W zgrupowaniach razem z *Goera pilosa* występowały gatunki różniące się przystosowaniami troficznymi, zatem wspólną cechą może być jedynie siedlisko, a nie baza pokarmowa.

Cyrnus crenaticornis to drapieżca typowy dla elodeidów jezior mezotroficznych, który w jeziorach Pojezierza Iławskiego znalazł się w zgrupowaniu z *Agraylea multipunctata*, *Leptocerus tineiformis* i *Oxyethira* sp. (rys. 14). W jez. Tałtowisko (nr 67) gatunek ten współwystępował z *Leptocerus tineiformis*, *Athripsodes* sp., *Phryganea bipunctata*, *Mystacides nigra* i *Athripsodes cinereus* (rys. 6), w jez. Skonał (nr 68) w sąsiedztwie *Cyrnus flavidus* i *Holocentropus dubius* (rys. 5), w jez. Śniardwy (nr 70) w zgrupowaniu z *Phryganea grandis* i obok *P. bipunctata* oraz *Neureclipsis himaculata* (rys. 9). W Krainie Wielkich Jezior Mazurskich *Cyrnus crenaticornis* znalazł się w zgrupowaniu z *C. flavidus* i *Oxyethira* sp. (rys. 13), na Pojezierzu Suwalskim w zgrupowaniu z *Triaenodes bicolor* i *Limnephilus decipiens*, w sąsiedztwie *Cyrnus flavidus* i *Phryganea* sp. (rys. 15), natomiast na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim (jez. nr 151–163) w zgrupowaniu z *C. flavidus*, *Agrypnia picta* i *Limnephilus rhombicus* (rys. 16). W zgrupowaniach znalazły się zarówno gatunki drapieżne (potencjalni konkurenci), jak i gatunki o innych specjalizacjach pokarmowych.

Prezentowane badania jak również wcześniej publikowane prace pozwalają na wyróżnienie trzech głównych grup synekologicznych larw *Trichoptera*, różniących się biologicznymi przystosowaniami do życia w jeziorze, siedliskowym rozmieszczeniem oraz prawdopodobnie pochodzeniem (Czachorowski 1997a). Na tej podstawie można przypuszczać, że współczesna fauna chruścików jezior Polski rekrutuje się z trzech różnych typów środowisk.

Pierwszą grupę tworzą gatunki głównie z rodziny *Limnephilidae* (rodzaje *Limnephilus*, *Grammotaulius*, *Glyphotaelius*), ewolucyjnie ukształtowane najprawdopodobniej w płytkich wodach tundrowych. Wskazuje na to ich liczne pojawianie się w strefie helofitów wszystkich typów wód, liczne występowanie w drobnych zbiornikach oraz rozwój larw w zimnych porach roku — jesień, zima, wczesna wiosna. Gatunki z tej grupy synekologicznej charakteryzują się stosunkowo dużą dyspersyjnością i stosunkowo dużym oportunizmem ekologicznym. Drugą grupę stanowią gatunki charakterystyczne dla niezarośniętego, najpytszego litoralu, które zasiedlają głównie dno kamieniste. Gatunki z tej grupy można uważać za wymagające dobrych warunków tlenowych i raczej chłodnej wody, co wskazuje, że prawdopodobnie pochodzą one ze strefy rhytralu i górskich obszarów środkowej Europy. Należą tu chruściki z rodziny *Goeridae*, *Psychomyidae*, *Polycentropodidae* (*Polycentropus*, *Plectrocnemia*), *Limnephilidae* (*Potamophylax*, *Drusus*, *Ecclisopteryx*, *Acrophylax*, *Allogamus*). Trzecią zaś grupę tworzą gatunki charakterystyczne głównie dla strefy elodeidowej. Należy sądzić, że w dużej części pochodzą one ze strefy potamalu i należą do bardziej wyspecjalizowanych gatunków, o węższych preferencjach siedliskowych niż gatunki strefy helofitów. Są to przede wszystkim chruściki z rodzin *Polycentropodidae* (*Cyrnus*, *Holocentropus*), *Ecnomidae* (*Ecnomus tenellus*), *Leptoceridae* (*Triaenodes*, *Ylodes*, *Athripsodes*, *Oecetis*, *Ceraclea*, *Leptocerus*, *Mystacides*) i *Hydroptilidae* (*Oxyethira*, *Agraylea*, *Orthotrichia*). Cechują je szerokie zasięgi występowania.



Rys. 17. Schemat rozmieszczenia chrzączków w litoralu jezior (wg Czachorowski 1994a)

Ścisłe rozgraniczenie pomiędzy tymi trzema grupami synekologicznymi jest trudne, gdyż różnice pomiędzy nimi są nieostre. Gradientowy charakter zmian wyraźnie potwierdziły analizy współwystępowania gatunków. W celu uzyskania większej przejrzystości można wyodrębnić kilka mniejszych grup (zgrupowań) układających się w ciąg gatunków zasiedlających siedliska od najbardziej astatycznych do najbardziej stabilnych (Czachorowski 1992, 1994a, rys. 18).

Za istotne dla rozmieszczenia larw *Trichoptera* w litoralu jezior należy uznać takie cechy środowiska, jak baza pokarmowa, trofia (charakterystyka fizyczno-chemiczna wody) oraz temperatura i natlenienie, szczególnie istotne w przypadku gatunków wyspecjalizowanych. Zmiany zgrupowań w zależności od cech środowiska są najbardziej widoczne w grupie gatunków elodeidowych, mniej w grupie gatunków niezarośniętego litoralu. Dla występowania oportunistów (zasiedlających najpłytszy litoral) większe znaczenie mają przypadkowe lub regularne zaburzenia (wahania klimatyczne, lokalne zaburzenia, antropopresja) oraz możliwości dyspersji i kolonizacji wolnych siedlisk, zaś w przypadku pozostałych grup gatunków istotniejsze znaczenie mają trwałe cechy środowiska, związane między innymi ze stadiami sukcesji zachodzącej w jeziorach oraz zdolność do konkurencji. Zatem dla celów monitoringu stanu trofii jeziora przydatniejsze byłyby gatunki zasiedlające strefę elodeidów, aniżeli gatunki typowe dla helofitów. Jest to zgodne z wcześniej cytowanymi opracowaniami preferującymi strefę śródzieżerza i gatunki strefy profundalowej. Gatunki wyspecjalizowane wyraźniej i szybciej reagują na kierunkowe zmiany środowiska. Natomiast gatunki najpłytszego litoralu (oportuniści) mogą być wskaźnikiem zaburzeń lub stresów środowiskowych, na co wskazują badania nad różnymi strategiami życia zwierząt (Bruton 1989).

Niezależnie od płaszczyzny podziału: oligotrofia-eutrofia, możliwe jest uszeregowanie gatunków wzdłuż zmian eutrofia-dystrofia (rys. 18). Dla każdej strefy siedliskowej (niezarośnięty litoral, helofity, elodeidy) można wyodrębnić gatunki (oraz grupy synekologiczne) bardziej charakterystyczne dla dystrofii, np. *Oligotricha strata*, *Limnephilus marmoratus*, *Erotesis baltica*, *Holocentropus picicornis*, *H. dubius*, jak i gatunki bardziej charakterystyczne dla eutrofii. Innym kryterium podziału może być wrażliwość na brak tlenu. W tym kontekście gatunki uważane za reofilne byłyby tylko bardziej wymagające w stosunku do zawartości tlenu w wodzie (istotniejszym czynnikiem jest zawartość tlenu, a nie prąd wody). A ich występowanie związane byłoby ze stanowiskami o stosunkowo dużym natlenieniu (jeziora oligotroficzne i mezotroficzne lub silne falowanie) oraz stosunkowo niskiej temperaturze, w której zapotrzebowanie tlenowe jest mniejsze. Dlatego też występowanie gatunków reofilnych w zasadzie ograniczone jest do jezior górskich, północnych lub niektórych stanowisk dużych jezior.

Analiza zgrupowań w oparciu o dendryty współwystępowania niesie więcej informacji, niż skupianie się tylko na siedliskach, gdyż uwzględnia różnice fenologiczne, troficę oraz inne nie dostrzegane przez badacza elementy środowiska. Zgrupowania powinny być analizowane w oderwaniu od jednego typu środowiska

(w tym przypadku jeziora). Jak wykazały niniejsze badania, ważniejsze dla występowania chruścików są siedliska niż typy zbiorników. Zatem przy wyróżnianiu zgrupowań trzeba w przyszłości uwzględnić wszystkie inne typy wód (źródła, drobne zbiorniki, rzeki itp.), tak jak próbowano to zrobić w odniesieniu do zbiorników doliny Biebrzy (Czachorowski 1995a). W jeziorach pojawiają się teżuboższe zgrupowania innych siedlisk (dotyczy to limnoksenów i limnefilii), czego przykładem jest zgrupowanie krenofilne obecne w jeziorach lobeliowych (Czachorowski 1994b). Analiza zgrupowań w oparciu o zobiektywizowane metody ordynacji, z uwzględnieniem wszystkich typów zbiorników wód śródlądowych z pewnością pozwoli wykryć wszystkie czynniki decydujące o rozmieszczeniu chruścików. Do pełnej analizy brakuje jednakże danych, zwłaszcza z rzek nizinnych. Konieczne jest także podejście „krajobrazowe”, w którym badaniami objęte będą wszystkie typy wód znajdujące się w sąsiedztwie.

4.6. ZRÓŻNICOWANE STRATEGIE ŻYCIA

Już wcześniej zauważono, że faunę bezkręgowców zamieszkujących elodeidy cechują niewielkie rozmiary (Demel 1923). Spostrzeżenie to jest poprawne także w odniesieniu do *Trichoptera*. Najbardziej charakterystyczne (i głównie tu występujące) dla strefy roślinności zanurzonej są larwy *Polycentropodidae*, *Hydroptilidae* i *Leptoceridae* (rys. 12). Larwy wszystkich tych rodzin są niewielkie. Jedynie larwy *Phryganeidae* i *Molannidae* osiągają stosunkowo duże rozmiary. Jednakże chruściki te występują zwykle w elodeidach tylko w postaci młodszych stadiów larwalnych, które także są niewielkie. Demel (1923) zauważył, że niektóre chruściki występują w zbiorowiskach roślinności zanurzonej tylko w stadium młodych larw (*Phryganea*, *Athripsodes aterrimus*, *Molanna angustata*). Potwierdzają to także badania Solema (1973). Pionowe rozmieszczenie larw *Phryganea bipunctata*, *Agrypnia obsoleta*, *Athripsodes* spp. oraz *Molanna angustata* wskazuje na liczniejsze występowanie larw młodszych stadiów na większych głębokościach wśród elodeidów niż larw starszych stadiów, które liczniej występowały płycej. Jest to zgodne z wynikami analiz rozmieszczenia larw w profilu pionowym (Czachorowski 1992, 1993a, b). Wymienione gatunki można uznać za sezonowo migrujące pomiędzy strefą elodeidów i płytszym litoralem (psammolitoral oraz strefa szuwarowo-oczeretowa).

Demel (1923) sugerował, że niewielkie rozmiary bezkręgowców zamieszkujących elodeidy wynikają z przystosowania do przeciskania się przez gęste zarośla ramienic i elodeidów. W odniesieniu do chruścików można domyślać się jeszcze innej przyczyny. W hodowlach akwariowych obserwowałem, że poczwarki chruścików niewielkich rozmiarów (np. *Leptoceridae*) stosunkowo łatwo przepoczwarczały się nawet bez wygodnych wyjść na ląd. Znacznie większe poczwarki

Limnephilidae w tych samych warunkach nie potrafiły opuścić wody i topiły się, gdyż wymagały łatwego wyjścia na ląd. Komary i ochotki (*Diptera: Culicidae, Chironomidae*) o niewielkich rozmiarach ciała mogą przepoczwarzać się i opuszczać wodę wykorzystując napięcie błony powierzchniowej. Być może zdolne są do tego także chruściki o niewielkich rozmiarach. Przypuszczenie to potwierdza Szczęsny (informacja ustna) na podstawie obserwacji wylotu chruścików w dużych jeziorach. Znamienne jest także to, że chruściki charakterystyczne dla strefy oczeretowej, a zwłaszcza szuwarowej, odznaczają się stosunkowo dużymi rozmiarami (*Limnephilidae*). Ponadto gatunki przebywające w elodeidach tylko w młodszych stadiach larwalnych i przepoczwarzające się w strefie oczeretowej i szuwarowej (bądź na płycznach) są również dużych rozmiarów (*Phryganeidae*). Także wędrujący ku brzegowi *Athripsodes aterrimus* oraz gatunki psammolitoralu (m.in. *Athripsodes cinereus*) są największymi larwami spośród *Leptoceridae* żyjących w jeziorach. Powyższe argumenty sugerują, że niewielkie rozmiary larw chruścików strefy elodeidowej wynikają z przystosowania do przepoczwarzania się na powierzchni wody. Gatunki o większych rozmiarach muszą wędrować w poszukiwaniu dogodnego wyjścia na ląd lub roślinności wynurzonej lub też wystających z wody pali, kłód, gałęzi.

Prawdopodobnie czynnikiem wpływającym na liczniejsze występowanie larw stosunkowo dużych rozmiarów w strefie helofitów, a stosunkowo małych w strefie elodeidów może być zróżnicowane drapieżnictwo. W strefie elodeidów istnieje silniejsza presja dużych drapieżców — ryb, zaś w strefie najpłytszej relatywnie małych drapieżców: ważek, pluskwiaków, chrząszczy. Przypuszczenie to znajduje potwierdzenie w innych badaniach. Wpływ drapieżnictwa na strukturę biocenozy wodnych najlepiej został poznany w odniesieniu do planktonu. Drapieżnictwo, obok innych czynników środowiskowych (temperatura wody, światło, koncentracja i rodzaj pokarmu itd.), wpływa na zmienność morfologiczną osobników w populacji. Wpływ ten dotyczy także wielkości ciała (Pijanowska 1980). Selekcja faworyzuje te osobniki, które ze względu na między innym określoną wielkość są trudniej dostępne jako pokarm dla drapieżców.

Tak więc wielkość ciała może być rozpatrywana jako mechanizm obrony przed drapieżnictwem. W odniesieniu do dużych drapieżców, którymi dla planktonu są ryby, korzystne jest zmniejszanie wielkości ciała — tym samym zmniejszanie widoczności (Dodson 1974). Natomiast w obecności małych drapieżców (bezkręgowce) strategia obronna polega na wykształcaniu wszelkiego rodzaju struktur, takich jak hełm, rogi, kolce i osłonki, utrudniających schwytanie i zjedzenie (Pijanowska 1980; Kalinowska i Pijanowska 1987). W pewnym sensie jest to zwiększanie wielkości ciała. Powszechnie znana jest wybiórczość drapieżców w stosunku do ofiar o różnych wymiarach ciała. Holofagi, które pożerają swoje ofiary w całości, wybierają je zgodnie z wielkością — im większa, tym atrakcyjniejsza. Wybiórczość hemifagów, które odrywają fragmenty ofiary, wzrasta wraz z wielkością ofiary, lecz tylko do pewnej wartości, gdyż większe ofiary już są mniej

atrakcyjne przez zwiększoną trudność upolowania. Jeżeli podobne prawidłowości występują w odniesieniu do makrobentosu, to poszczególne siedliska jeziorne różniące się intensywnością presji drapieżniczej holofagów i hemifagów powinny różnić się strukturą wielkości larw chruścików. Zatem liczniejsze występowanie dużych larw w najpiłtyszym i zarośniętym litoralu może być skutkiem presji hemifagów (drapieżne bezkręgowce), zaś małe rozmiary gatunków elodeidowych skutkiem presji holofagów (ryb).

Za wpływem drapieżnictwa na strukturę rozmieszczenia larw przemawiają także hipotezy tłumaczące powstanie rurkowatego, przenośnego domku chruścików. Według jednej z nich domek pomaga ukryć się przed drapieżnikiem, według drugiej pomaga przy oddychaniu. Obie hipotezy są potwierdzone danymi empirycznymi, co wskazuje na to, że domek nie spełnia jednakowej funkcji u wszystkich chruścików (Williams i in. 1987). Wydaje się, że funkcja oddechowa ważniejsza jest u larw gatunków występujących w niewielkich zbiornikach wód stojących oraz strefie helofitów jezior, zasiedlających siedliska z okresowymi (nawet dobowymi) deficytami tlenu. Natomiast gatunki typowe dla głębszych stref jeziora (elodeidy) oraz gatunki reofilne wykorzystują domek do kamuflażu i ochrony przed drapieżcami (Johansson 1991). Przykładem może być zjawisko mimikry u larw *Leptocerus tineiformis*, żyjących w strefie elodeidów. Zielonkawe domki są bardzo podobne do fragmentów liści rogatka lub wywłócznika. Podobną funkcję może pełnić domek także u gatunków z rodzaju *Trienodes* i *Erotosis*.

Rola ryb w strukturze i funkcji wód śródlądowych w stosunku do bentosu określana jest jako rola selektywnych drapieżców, gdzie presja drapieżnicza uzależniona jest od wielkości ofiary. Jakkolwiek ryby wpływają na ogólny spadek bentosu, to większość badań wskazuje na intensywniejsze wyżeranie większych osobników (np. końcowe stadia larwalne owadów, duże gatunki), co doprowadza do zmian w rozmieszczeniu bentosu o różnych rozmiarach (Macan 1965, 1966; Northcote 1988). Duże osobniki są liczniejsze w siedliskach bez presji drapieżniczej ryb, małe — w siedliskach penetrowanych przez holofagi.

Także drapieżnictwo bezkręgowców wywiera duży wpływ na kształtowanie się bentosu (Chodorowski 1968; Cockrell 1984; Blois i Cloarec 1985; Williams 1987; Pajunen i Salmi 1991). Ze względu na fakt, że drapieżne bezkręgowce mogą być pokarmem ryb, presja drapieżnicza hemifagów większa jest w siedliskach słabo penetrowanych przez ryby.

Liczebności (zagęszczenie) larw chruścików są większe w strefie elodeidów, mniejsze w strefie helofitów. Jednakże w strefie helofitów larwy są większe.

Hipotezę wpływu drapieżnictwa na rozmieszczenie chruścików potwierdza rozmieszczenie pionowe chruścików w niektórych jeziorach lobeliowych (Czachorowski 1994b), w których ze względu na zakwaszenie, ryb nie ma w ogóle lub jest ich bardzo mało. W tych jeziorach obserwuje się bardzo duże liczebności ważek różnoskrzydłych. W rozmieszczeniu chruścików zauważa się obecność dużych larw *Linnephilus politus* na wszystkich głębokościach. Ten sam gatunek nie występuje

tak głęboko w innych jeziorach, także lobeliowych, w których ryby są obecne. Liczne są także duże larwy chrzączek z rodziny *Phryganeidae* (*Phryganea*, *Agrypnia*). Należy więc sądzić, że taka nietypowa struktura rozmieszczenia nie wynika ze zmiany preferencji siedliskowych larw tych gatunków, lecz jest to skutek braku presji drapieżniczej ryb. Należy przypuszczać, że w każdym jeziorze „szuwarowe” gatunki migrują do wszystkich siedlisk. Tam, gdzie presja ryb jest większa, szybciej są one eliminowane — stąd rzadziej obserwowane są w badaniach. Najprawdopodobniej nie chodzi więc o zmiany preferencji siedliskowych, choć nie można tego wykluczyć.

Należy także zaznaczyć, że typowe gatunki szuwarowe (np. *Limnephilus griseus*, *L. auricula*, *L. vittatus*, *Grammotaulius* sp., *Glyptotaelius pellucidus*) rozwijają się w większości na wiosnę (czasami od późnej jesieni, przez całą zimę, a wiosną kończą rozwój i opuszczają zbiorniki). Uwzględniając fakt, iż presja ryb jest najsilniejsza latem (Pijanowska 1980), można by uznać tę cechę cyklu życiowego za korzystną dla unikania presji drapieżniczej ryb. W dużej części cykl ten wynika jednak z przystosowania do astatyczności siedlisk szuwarowych i wysychania ich właśnie w okresie letnim.

Podsumowując przedstawione dane, można wnioskować, że chrzączki jeziorne w odniesieniu do małych drapieżców (hemifagi) realizują strategię „skupiania biomasy populacji”: mniej osobników, lecz za to dużych. W przypadku presji holofagów preferują strategię „rozproszenia biomasy populacji” — małe osobniki lecz liczne. Jest to powszechnie znana prawidłowość ekologiczna, obserwowana w różnych zespołach i układach ekologicznych.

5. WPŁYW TROFII NA ROZMIESZCZENIE CHRUŚCIKÓW W JEZIORACH

Trofizm rozumiany jest jako produktywność biologiczna jeziora oraz zespół czynników środowiskowych decydujących o niej (Żmudziński i Pęczalska 1984). Często trofia jeziora utożsamiana jest wyłącznie z zawartością biogenów obecnych w wodzie, wpływających na produkcję materii organicznej w jeziorze. Właściwości troficzne jeziora uzależnione są od wielu czynników natury geograficznej, fizycznej, chemicznej, współzależności pomiędzy zbiorowiskami organizmów działalności człowieka (Starmach 1976). O trofii jeziora decydują nie tylko biogeny rozpuszczone w wodzie, lecz także biogeny zdeponowane w biomacie, zakumulowane w osadach dennych oraz całokształt dynamicznych procesów zachodzących pomiędzy wszystkimi elementami jeziora.

Jakkolwiek niektóre badania wskazują na różnicę w liczbie gatunków w jeziorach o różnym statusie troficznym (Spuris 1967; Bagge 1987a; Czachorowski 1995b), to zależność ta jest bardziej złożona. Liczba gatunków zależy raczej od zróżnicowania siedliskowego, co tylko częściowo zależy od ogólnej trofii jeziora określanej na podstawie wody śródlęznej. Zauważa się jedynie, że gatunki reofilne liczniej występują w jeziorach o niskiej trofii i brak ich w jeziorach o większej trofii oraz jeziorach dystroficznych. Ponadto zaznacza się częstsze występowanie w jeziorach o charakterze dystroficznym gatunków takich jak: *Eretosis baltica*, *Anabolia brevipennis*, *Cyrnus insolutus*, rodzaju *Agrypnia* (Spuris 1967).

Nieliczne prace podejmujące problem rozmieszczenia chruścików w jeziorach o różnej trofii nie przyniosły zadowalających wyników. Część badań oparto w większości o imagines, a więc jezioro traktowane jest jako jednorodna całość bez informacji o siedlisku życia larw. Ponadto analizy oparto na samym fakcie występowania gatunków. Wyraźniejsze różnice obserwowano przy uwzględnieniu liczebności larw, np. do gatunków o malejącej liczebności wraz ze wzrostem trofii można zaliczyć: *Cyrnus crenaticornis*, *Oxyethira* sp., *Agrypnia multipunctata*, *Leptocerus tineiformis*, natomiast liczebności *Orthotrichia costalis* rosną. Takie gatunki, jak *Cyrnus flavidus* i *Ecnomus tenellus* największe liczebności uzyskiwały w jeziorach eutroficznych. (Czachorowski 1992, 1995b). Dotychczasowe badania

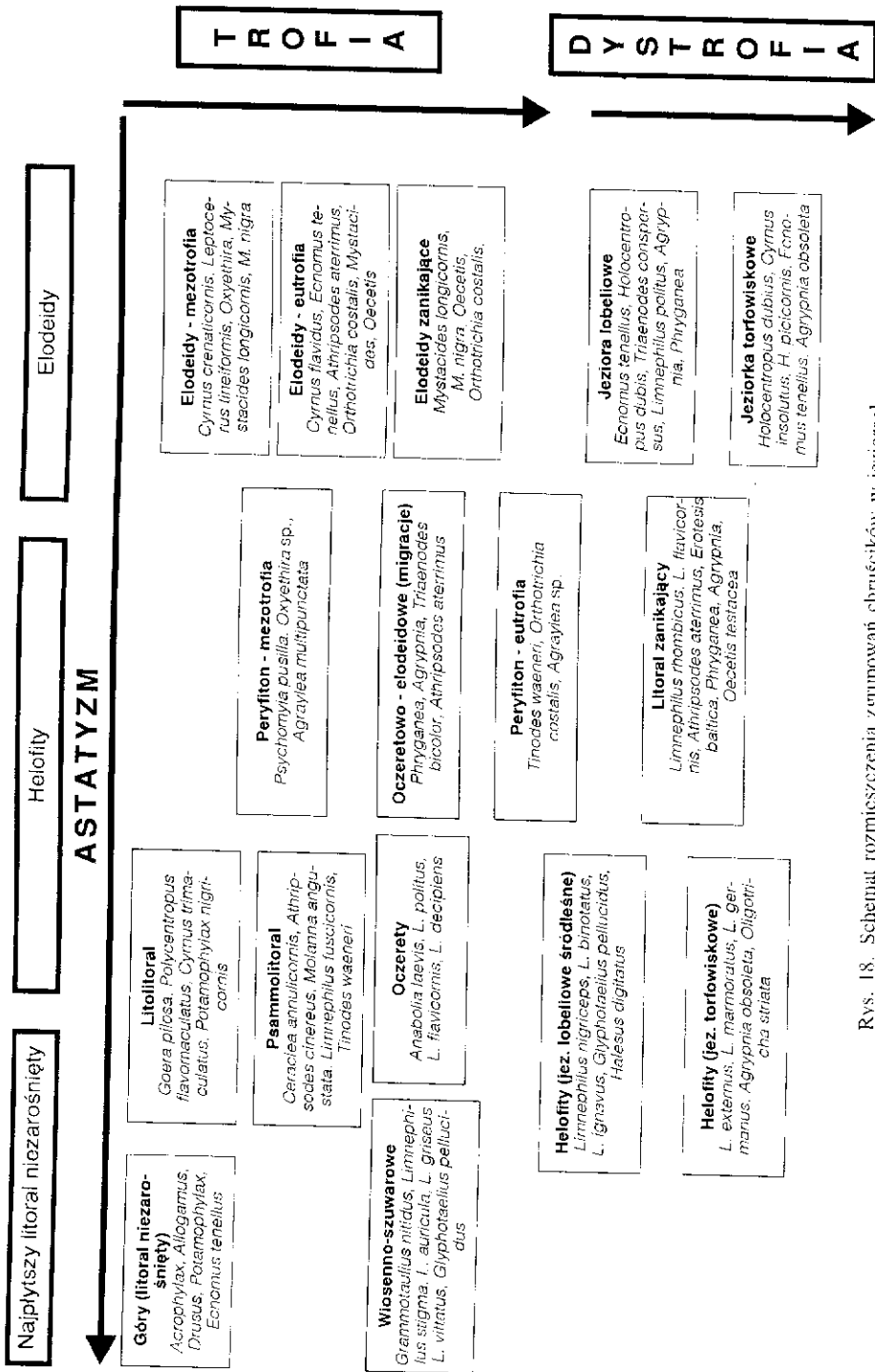
wskazują, że wpływ trofii jeziora na występowanie i rozmieszczenie larw chruścików należy rozpatrywać oddzielnie dla każdej z trzech stref: najpłytszego, niezarośniętego litoralu, strefy helofitów oraz strefy elodeidów. Wyraźniejsze prawidłowości wpływu trofii na występowanie chruścików obserwowane są jedynie w przypadku głębszej strefy litoralu. W miarę wzrostu trofii zmniejsza się liczba gatunków, jak i liczebność larw (Czachorowski 1993a, b, 1994a).

Można przypuszczać, że wraz ze zmianami trofii następują zmiany w siedliskach, zarówno poprzez zmiany w roślinności, jak i charakterystyce fizyczno-chemicznej wody. Tymi zmianami można tłumaczyć wzajemne wykluczanie się ilościowe *Oxyethira* sp. i *Hydroptila*, jak i *Tinodes waeneri* oraz *Psychomyia pusilla*, omówione dokładniej w rozdziale 4.3.5.

Wraz z eutrofizacją ulegają zmianie nie tylko zbiorowiska roślinne (stopniowe wypieranie roślin kwiatowych z głębszych warstw w kierunku powierzchni wody, przebudowa składu gatunkowego i przestrzennego rozmieszczenia), lecz zwiększa się także astatyzm siedlisk jeziornych. Oba te zjawiska wpływają na strukturę rozmieszczenia larw *Trichoptera* oraz na wzajemne ilościowe i jakościowe proporcje grup synekologicznych. Bardzo wyraźnie różnice w trofii odzwierciedlają się w rozmieszczeniu pionowym chruścików. Zauważa się dwa maksima liczebności, pierwszy w najpłytszym litoralu, drugi w strefie elodeidów. Zarówno liczba gatunków, jak i liczebność larw dobrze ilustrują tę zależność (Romaniszyn 1954; Czachorowski 1993b). Inne badania także potwierdzają istnienie tej zależności. W miarę spadku przezroczystości wody zgrupowania elodeidowe przesuwają się na mniejsza płytsze. Analizując rozmieszczenie konkretnych gatunków w profilu pionowym zauważa się liczniejsze migrowanie gatunków strefy elodeidowej do strefy oczeretowej i odwrotnie. Z jednej strony wynika to z bliższego przestrzennego kontaktu, a z drugiej z zanikania stref elodeidowych (rys. 17). Przykładem może być sytuacja w Jeziorze Brajnickim (Czachorowski 1993a, b, 1995b).

Analiza rozmieszczenia fenologicznego w profilu pionowym wskazuje, że w jeziorach o niższej trofii zimowa redukcja fauny chruścików w strefie elodeidów była niewielka, zaś o większej trofii — większa (Czachorowski 1992, 1993b). Analizując skład gatunkowy wydaje się, że w trakcie eutrofizacji w pierwszym rzędzie eliminowane są gatunki ściśle związane ze strefą elodeidów, a zwłaszcza z rogatkiem, wywłócznikiem i ramienicami. Podobne zjawiska obserwowane były na przykładzie wodopójek, w jeziorach eutroficznych i politroficznych brakuje lub jest mało gatunków wodopójek o reliktowym charakterze występujących w głębszych partiach jezior o niższej trofii (Biesiadka 1980; Stępiak 1989).

Niektóre gatunki w trakcie eutrofizacji zmieniają strefy swego występowania (np. występowanie *Tinodes waeneri* w jeziorach o niższej trofii na dnie kamienistym, a w jeziorach o większej trofii wśród trzciny). Wydaje się, że jest to etap przejściowy, który zakończony będzie wyginięciem tych gatunków. Jest to prawidłowość o ogólniejszym charakterze. W silnie zeutrofizowanym jeziorze Zbęchy (Pojezierze Wielkopolskie) zaobserwowano przechodzenie gatunków *Hydracarina*



Rys. 18. Schemat rozmieszczenia grupowań chruścików w jeziorach

Uwzględniono tryfę jezior oraz stabilność (astatyzm) siedlisk.

z dna piaszczystego do siedlisk *Phragmites* z dnem piaszczystym (Biesiadka 1980). W tym przypadku można uznać trzcinowiska za siedliska zastępcze, w których dzięki stosunkowo dużemu natlenieniu panują warunki podobne do psammolitoralu czystszych jezior. W miarę eutrofizacji ubywają gatunki reofilne i zamieszkujące psammolitoral, zwiększa się natomiast liczba gatunków strefy szuwarowej i oczere-
towej oraz gatunków charakterystycznych dla drobnych zbiorników, co uwidacznia się przy porównaniu faun jezior o różnej trofii.

Syntetyczne podsumowanie wpływu trofii na rozmieszczenie chruścików przedstawiono na rys. 17 oraz rys. 18, gdzie wyodrębnione zgrupowania chruścików powiązane są także z trofią zbiorników.

6. ZMIANY FAUNY CHRUSCİKÓW W TRAKCIE SUKCESJI JEZIOR

6.1. POCHODZENIE CHRUSCİKÓW JEZIORNÝCH

W rozważaniach nad fauną chruścików jezior pojawia się pytanie, od kiedy chruściki zamieszkują ten typ zbiorników wodnych. Najstarsze skamieniałości chruścików pochodzą z górnego permu. Powszechnie uważa się, że przodkowie *Trichoptera* najpierw skolonizowali wody bieżące, w szczególności górskie strumienie strefy tropikalnej (Ross 1956; Malicky 1973; Banarescu 1990). Dopiero później, począwszy od końca okresu kredowego, chruściki przystosowały się do bardziej zmiennych i niestabilnych siedlisk: strefy potamału i litoralu jezior. Larwy budujące przenośne domki pojawiły się prawdopodobnie wraz z kolonizacją siedlisk lenitycznych: domki ułatwiały eksploatację siedlisk wód stagnujących, dając ochronę przed drapieżnictwem oraz ułatwiając oddychanie (Mackay i Wiggins 1979). Tomaszewski (1981) oraz Weaver i Morse (1986), na podstawie analizy behawioru pokarmowego i budowy domków, doszli do wniosku, że larwy przodków chruścików były detrytusofagiczne, miały rurkowate domki (norki) i zasiedlały humus lub detrytus w pobliżu brzegów wód lenitycznych lub zastoisk cieków (litoral jezior, wolno płynące wody lub bagna). Sukaczewa (1982) uważa, że rozwój chruścików z podrzędu *Integripalpia* był wywołany dwoma związanymi ze sobą czynnikami ekologicznymi: przejściem do życia w przenośnych domkach i adaptacją do roślinożerności zamiast wszystkożerności. Proces ten pokrywa się z jakościowym zubożeniem bentosu jezior, bardzo wyraźnym w dolnej kredzie. Wówczas ubyło z bentosu przede wszystkim jętek i widelnic. Wymarcie wielu ważnych komponentów bentosu było z pewnością stymulatorem rozwoju chruścików i przechodzeniem na dietę roślinną. Przejście na fitofagię pozwalało na bardziej osiadły i mniej ruchliwy tryb życia. Bogactwo domków dolnej kredy pokrywa się z rozwojem wymarłych rodzin: *Vitimotaulidae*, *Dysoneuridae*, *Baissoferidae* (choć pewną rolę mogły odgrywać także wczesne *Phryganeidae*). Tak więc po pierwszych mezozoicznych kolonizatorach jezior nie pozostało śladu we współczesnej faunie chruścików. Wyjątkiem mogłaby być jedynie rodzina *Phryganeidae*.

Trzeciorzędową faunę chrząszczy Europy Środkowej znamy z owadów uwięzionych w bursztynie i można określić ją jako subtropikalną z elementami holarktycznymi, południowoazjatyckimi i neotropikalnymi (Malicky 1973; Larsson 1978; Kulicka i Sukaczewa 1990). Z 56 rodzajów obecnych w bursztynie bałtyckim do czasów obecnych pozostało 30, a wszystkie 152 gatunki wymarły. Liczba rodzajów z wód biejących była relatywnie większa w eocenie niż obecnie. Zastanawiające jest, że całkowicie brak w bursztynie *Limnephilidae*, które obecnie stanowią 25% gatunków Europy i licznie występują w jeziorach. Szczątki kopalne *Limnephilidae* znane są już z oligocenu (Kulicka i Sukaczewa 1990), zaś ich obecne szerokie rozmieszczenie geograficzne, bipolarne i amfipacyficzne sugeruje jeszcze wcześniejsze powstanie (Banarescu 1990). *Limnephilidae* mogły w tym czasie występować w strefie borealnej, a nie występować wcale lub tylko sporadycznie w subtropikalnym lesie bursztynowym (Larsson 1978).

W trzeciorzędzie na terenie obecnej Polski miały miejsce ruchy górotwórcze, zmiany zasięgów mórz i w końcu zmiana klimatu z gorącego subtropikalnego na umiarkowany (Stankowski 1981). Wtedy też wraz z wymieraniem jednych gatunków musiała następować fala kolonizacji gatunków zimnolubnych lub powolne adaptowanie się gatunków występujących na tym terenie do siedlisk bardziej zimnowodnych. Obok migracji gatunków zachodniosyberyjskich mogła występować specjacja lub tylko zmiana preferencji siedliskowych gatunków autochtonicznych. Zapewne silniej zjawisko to dotyczyło gatunków eurytopowych. Ochłodzenie klimatu nastąpiło jeszcze przed zlodowaceniami, gdyż w pliocenie warunki klimatyczne na terenie Polski były podobne do obecnych (Stankowski 1981). W końcu pliocenu fauna chrząszczy była raczej homogenna w części centralnej i północnej, podczas gdy południowoeuropejska fauna charakteryzowała się dużym endemizmem (Banarescu 1991). Wszystko to pozwala sądzić, że jeśli nie w całości, to przynajmniej w większej części, gatunki obecnie występujące w jeziorach powstały już przed zlodowaceniami.

Spuris (1986), analizując pochodzenie chrząszczy Litwy, Łotwy i Estonii, wskazuje na odmienność fauny trzeciorzędowej znanej z bursztynu w porównaniu do współczesnej. Obecnie w faunie chrząszczy krajów nadbałtyckich najliczniejsze są *Limnephilidae* (65 gatunków z 202, tj. 32%) — rodzina o północnym charakterze. Dlatego uważa, że fauna zasiedlająca tereny polodowcowe ma charakter przede wszystkim napływowy i w całości powstała jeszcze przed zlodowaceniami, zaś okres lodowcowy nie wywarł istotnego wpływu na specjację w rodzinie *Limnephilidae*, a tylko ułatwił jej migracje i kolonizacje nowych terenów.

Biorąc także pod uwagę fakt nasunięcia się na terytorium Polski lądolodu (całkowite zniszczenie ewentualnie występujących tu jezior oraz ich fauny), można stwierdzić, że współczesna fauna chrząszczy jezior Polski jest stosunkowo młoda i można ją określać jako polodowcową. Jeziorne gatunki chrząszczy rekrutować się mogą z siedlisk jeziornych innych regionów Europy lub zachodniej Syberii, mogą

też pochodzić z innych siedlisk wód śródlądowych, na co wskazuje relatywna eurytopowość fauny chruścików jezior.

6.2. KOLONIZACJA JEZIOR POŁODOWCOWYCH

W okresie zlodowaceń terytorium Polski prawie w całości zostało zajęte przez lądolód, a klimat zmienił się drastycznie na całym obszarze. W czasie zlodowacenia na północy kontynentu fauna została ograniczona klimatem subarktycznym. Stosunkowo bogata fauna przeżyła na południu Europy. W okresie glacjałów klimat w tych refugiach był prawdopodobnie zbliżony do obecnego w centralnej Europie (Banarescu 1991). Migracje z północy na południe i z powrotem następowały podczas glacjałów i interglacjałów. Reofilna fauna Karpat jest ściśle związana z Bałkanami i Alpami, odzwierciedlając dwa główne kierunki dyspersji (Banarescu 1991). Jednakże w odniesieniu do gatunków wód stojących silniejszych związków doszukać się można z obszarami zachodniosyberyjskimi. Być może to jest przyczyną pewnej odmienności fauny chruścików jezior górskich (Sudety, Karpaty) i pojezierzy Polski.

Północne pochodzenie niektórych gatunków znajduje swoje odbicie w ich przystosowaniach do życia w płytkich strefach jezior i drobnych zbiornikach. Larwy niektórych gatunków zdolne są do zimowania, gdy woda zamarza do dna. Larwy *Agrypnia obsoleta* mogą być wmrózone w lód na okres 6 miesięcy i przeżywają w temperaturze do minus 10–11°C, w warunkach laboratoryjnych przeżywają w temperaturze minus 2°C, podczas gdy *Phryganea bipunctata* ginie (Solem 1981). Gatunkami zdolnymi do przeżywania w zamarznięciu są także *Nemotaulius punctatolineatus*, *Oecetis ochracea*, *Molanna albicans*. Inne gatunki np. *Limnephilus stigma*, *Grammotaulius signatipennis* zasiedlające zbiorniki okresowe spędzają zimę w stadium jaja lub młodych larw przebywających w galareto-watej osłonce pozostałej z kładki jajowej (Solem 1981).

Wiele gatunków, w tym *Rhyacophilidae*, ma rozwój w znacznym stopniu acykliczny, wykazujący lokalne i sezonowe różnice w cyklu rozwojowym (Malicky 1989). W odróżnieniu od nich większość *Limnephilidae* (*Limnephilini*, *Stenophylacini*, *Chaetopterygini*) składają jaja jesienią i w większości mają rozwój cykliczny. Sugeruje to adaptację do jesiennego opadu liści w lasach liściastych i optymalnego wykorzystania pokarmu w zimie (czasami z przerwą) i wczesną wiosną (Malicky 1989). Wśród plemienia *Limnephilini* wiele gatunków zasiedla drobne zbiorniki wysychające latem, choć widoczne są regionalne różnice w cyklu życiowym (np. u *Limnephilus rhombicus*). U tych gatunków dojrzewanie jaj następuje u imagines. U innych gatunków (np. *L. politus*, *Anabolia*, *Halesus*) dojrzewanie jaj następuje już w stadium poczwarki i imagines składają jaja tuż po wylocie. Większość gatunków z tych trzech plemion *Limnephilidae* jaja składa

jesienią, a larwy intensywnie odżywiają się w okresie zimnym (jesień, zima, wczesna wiosna). Większość z nich występuje w środkowej i północnej Europie, a więc w strefie lasu liściastego zrzucającego liście na zimę (Malicky 1989).

Podsumowując rozważania nad grupami synkologicznymi (rozdz. 4.5), strategiami życia (rozdz. 4.6) oraz powyższe wywody, należy stwierdzić, że gatunki *Trichoptera* zasiedlające jeziora Polski rekrutują się z taksonów powstałych w trzeciorzędzie, zaś pod względem genetycznym (pochodzeniowym) są to gatunki górskie, borealne i arborealne.

Gatunki górskie (orealne) powstały w górach Europy (głównie Karpaty, Alpy i Bałkany), gdzie dalej występują. W jeziorach są elementem przypadkowym (limnekseny) i tylko nieliczne zaliczone zostały do limnefili (tab. 7). Całkowicie brak gatunków górskich zaliczonych do limnebiontów. Jest to zapewne stara grupa chruścików przystosowana do wód płynących, występująca jedynie w jeziorach oligotroficznym lub mezotroficznym, co można wiązać z dużą zawartością tlenu (duże wymagania tlenowe larw). Pod względem siedliskowym gatunki te związane są głównie ze strefą rhitralu.

Gatunki borealne powstały w okresie zlodowaceń na północy Palearktyki (gatunki północne sensu stricto). Przystosowane są do życia w niskich temperaturach, w zbiornikach okresowych, torfowiskach, w strefie helofitów. Mają zazwyczaj relatywnie szybki i sezonowy rozwój, larwy rozwijają się w miesiącach chłodnych lub zdolne są do przeżywania wmróżone w lód. Część z nich to limnekseny drobnozbiornikowe (np. *Grammotaulius nitidus*, *Limnephilus griseus*, *L. stigma*, *L. subcentralis*, *L. fuscinervis*, *L. auricula*), część to limnefile (np. *Limnephilus coenosus*, *L. dispar*, *L. binotatus*), a niektóre zaliczyć można do limnebiontów (np. *Limnephilus externus*, *L. borealis*, *L. fuscicornis*). Gatunki te z powodzeniem wchodzą na tereny górskie i zasiedlają głównie zbiorniki zimnowodne (np. źródła limnokrenowe — Czachorowski 1990), gdzie są podobne warunki ekologiczne jak na północy. W odniesieniu do terenów Polski wydaje się, że w przeszłości mieszana fauna glacialna mogła zasiedlać jeziora polarne, której przedstawicielami są *Limnephilus coenosus* i *L. griseus* (gatunki o rozmieszczeniu borealno-górskim). W miarę ocieplania się klimatu rola tych gatunków w zasiedlaniu siedlisk jeziornych staje się mniejsza. Pod względem siedliskowym gatunki borealne najsilniej związane są ze zbiornikami okresowymi oraz torfowiskowymi.

Gatunki arborealne związane są ze strefą lasów liściastych, przetrwały zlodowacenia na zachodzie Palearktyki, na Syberii, w górach lub innych refugiach. Zapewne wywodzą się z grup trzeciorzędowych. Wśród tej grupy gatunków wyraźnie uwidaczniają się adaptacje do konsumpcji detrytusu i jesiennego opadu liści. W grupie gatunków arborealnych znalazło się najwięcej limnebiontów (rodzaje: *Holocentropus*, *Cyrnus*, *Athripsodes*, *Ceraclea*, *Mystacides*, *Occetis*). Pod względem siedliskowym najbardziej związane są ze strefą potamalu oraz trwałych wód stojących (starorzecza są nieodłącznym elementem dużych rzek nizinnych), w mniejszym stopniu z drobnymi śródleśnymi zbiornikami (np. limneksen *Anabo-*

lia brevipennis), zbiornikami torfowiskowymi (np. *Oligotricha striata*, *Agrypnia obsoleta*) czy strumieniami (np. limnefit *Goera pilosa*). Gatunki arborealne mają szerokie rozmieszczenie geograficzne. Można przypuszczać, że eurytopowość (zdolność do zasiedlania różnych typów wód stojących oraz jezior i rzek) i szerokie zasięgi występowania są przystosowaniami do życia w zmiennym krajobrazie polodowcowym (powstawanie i zanikanie jezior) i krajobrazie dolin rzek nizinnych, w których obok siebie występują wody płynące, zbiorniki stojące (jednym z nich są starorzecza) oraz okresowe zbiorniki dolin zalewowych.

6.3. ZMIANY W TRAKCIE SUKCESJI

Jak można sądzić na podstawie wcześniej przeprowadzonych analiz oraz dyskusji, na rozmieszczenie chruścików w jeziorach decydujący wpływ ma różnicowanie siedliskowe oraz związana z nim baza pokarmowa, w mniejszym stopniu stabilność warunków temperaturowych i tlenowych, migracje z sąsiedztwa oraz zróżnicowane drapieżnictwo. Zaproponowany model rozmieszczenia odnosi się do stanu obecnego. Na tym tle rodzi się pytanie: jak zmieniała się i jak się zmienia fauna chruścików w trakcie sukcesji i ewolucji jezior? Zagadnienie to było już częściowo rozważane przy próbie odpowiedzi na pytanie o pochodzenie fauny chruścików jezior.

Wśród wielu poglądów na temat mechanizmów sukcesji coraz więcej zainteresowania zyskują modele, w których za główne mechanizmy sukcesji uznaje się zdolność do kolonizacji wolnych siedlisk i zdolność do przetrwania w warunkach konkurencji (Brzeziecki 1990). Jakkolwiek modele te opracowano głównie na bazie sukcesji roślin, to można je stosować także w odniesieniu do zgrupowań makrobentosu. W przypadku zgrupowań zwierzęcych, charakteryzujących się większą mobilnością, celowe jest uwzględnienie także modelu równowagi zastosowanego w biogeografii wysp oceanicznych (MacArthur i Wilson 1967; MacArthur 1972) oraz w odniesieniu do makrobentosu cieków (Minshall i Petersen 1985).

W tak rozumianej sukcesji główną rolę odgrywają trzy mechanizmy: 1) eliminacyjne działanie czynników zaburzających (udostępnienie przestrzeni lub zasobów), 2) zdolność do kolonizowania nowo powstających wolnych przestrzeni i zasobów pokarmowych oraz 3) zdolność do rozwoju w warunkach imigracji nowych gatunków, zdolność do wygrywania w konkurencji z innymi gatunkami. W konsekwencji, w przebiegu sukcesji następuje wymiana gatunków o różnych strategiach życiowych, a w szczególności wymiana gatunków przystosowanych do siedlisk niestabilnych, nieprzewidywalnych (oportuniści, gatunki pionierskie, eurytopowe), na gatunki typowe dla siedlisk stabilnych (specjaliści, gatunki stenotopowe).

We wczesnych etapach sukcesji (lub układach bardzo często zaburzanych) — w odniesieniu do trichopterofauny jezior etap ten można odnosić do powstawania jezior w krajobrazie polodowcowym — dominują gatunki, których strategia życiowa polega na dużej dyspersyjności i szerokich preferencjach środowiskowych (oportuniści, gatunki eurytopowe). W odniesieniu do chruścików jezior najbardziej oportunistycznych strategii można dopatrzeć się u gatunków zasiedlających najpłytszą strefę helofitów (gatunki drobnozbiornikowe). W dalszych etapach sukcesji lub w układach rzadziej zaburzanych, zaczynają dominować gatunki przystosowane do niskiego poziomu stresów, do środowiska stabilnego i przewidywalnego. Gatunki z tej grupy odznaczają się znacznie mniejszą dyspersyjnością, węższymi zakresami preferencji ekologicznych (specjaliści). W konsekwencji osiągają dominację w biocenozach o stabilniejszych warunkach. Wśród chruścików jeziornych odnosi się to do gatunków strefy elodeidów.

Główne mechanizmy sukcesji: zdolność do kolonizacji wolnych siedlisk i zdolność do przetrwania w warunkach konkurencji, są jednakowo wygodne do analizowania zmian w aspekcie przestrzennym, jak i czasowym. Bazując na siedliskowym rozmieszczeniu chruścików w jeziorach oraz na powszechnie przyjętych schematach sukcesji jezior, można zaproponować schemat zmian zgrupowań chruścików w trakcie sukcesji jezior (rys. 17; Czachorowski 1994a). W najpłytszym litoralu w miarę zarastania gatunki dna kamienistego i psammolitoralu zastępowane są przez gatunki typowe dla szuwarów. Na rysunku zaznaczono tylko przykładowe gatunki. W głębszej strefie obserwuje się wypływanie strefy elodeidów, w konsekwencji kurczy się strefa siedlisk dogodnych dla chruścików.

Rysunek 19 przedstawia próbę innego spojrzenia na ten problem. Można przyjąć, że zróżnicowanie jezior obecnie jest większe niż tuż po ustąpieniu lodowca, gdyż większa jest liczba różnych typów jezior oraz dostępnych siedlisk. Uległy jedynie wyraźnemu zanikowi siedliska niezarośniętego litoralu, a wraz z nimi zanikły specyficzne dla nich chruściki. Zgrupowania te zachowały się jedynie w jeziorach górskich i północnych, choć można sądzić, że obecnie bogactwo gatunków tych siedlisk jest mniejsze niż w przeszłości. Strefa elodeidów w miarę zarastania jezior „wypłyca” się, przybliżając się do strefy oczeretów. Wtedy też wzajemny wpływ obu stref na siebie jest coraz większy i w większym stopniu siedliska marginalne mogą oddziaływać na faunę elodeidów (rys. 17). Na rysunku 19 wyraźnie zaznaczono łączność (następstwo czasowe) siedlisk borealnych — turzycowisk (rys. 19.2) — z jeziorami polarnymi i oligotroficznymi (rys. 19.3), jak również łączność ze zbiornikami torfowiskowymi (rys. 19.7).

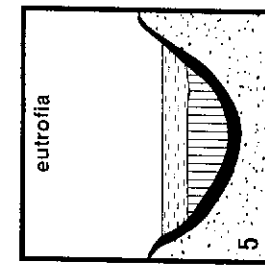
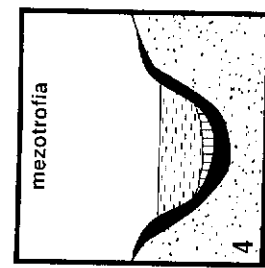
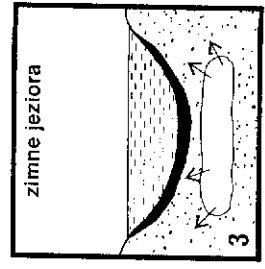
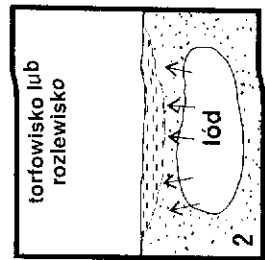
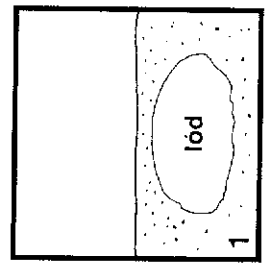
Biorąc pod uwagę fakt, że siedliska w jeziorze układają się wzdłuż gradientu o malejącym astatyzmie i zmieniającej się trofii (rys. 17, 18; Czachorowski 1992, 1994a), można porównać sukcesję fauny *Trichoptera* w jeziorze do sukcesji w profilu podłużnym cieków. Jeziora młodsze (oligotroficzne, górskie) charakteryzują się licznym występowaniem gatunków reofilnych typowych dla strefy rhytralu. Wydaje się, że istotne jest zarówno podobieństwo warunków troficznych:

Rozlewiska turzycowe i torfowiska stangowe kolonizowane są przez faunę borealną, typową dla zbiorników okresowych oraz faunę torfowiskową

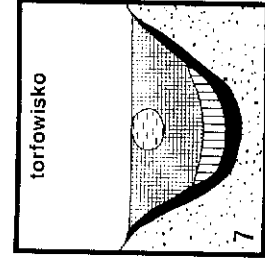
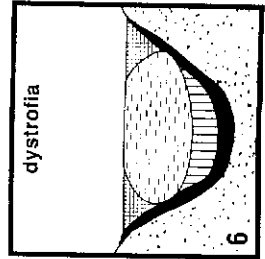
Pogłębianie się zbiorników, kolonizowanie przez gatunki najpiękniejszego niezarośniętego litoralu (ze strzałki rhytralu), początek kolonizacji przez gatunki helofitowe i elodeidowe

Maksymalny rozwój zgrupowań elodeidowych, powolny zanik zgrupowań niezarośniętego litoralu

Zubożenie zgrupowań elodeidowych, zanik zgrupowań niezarośniętego litoralu



oligotrofia



Rys. 19. Kolonizacja jezior polodowcowych przez chruściki w harmonijnym i dysharmonicznym ciągu sukcesyjnym

- 1 — okres lodowcowy, 2 — pojawianie się płytkich rozlewisk, 3 — pogłębianie się zbiornika, powstanie zimnych jezior oligotroficznych, 4 — różnicowanie się siedlisk w jeziorach mezotroficznych, 5 — tworzenie się jezior eutroficznych, 6 — tworzenie się jezior dystroficznych w dysharmonicznym ciągu sukcesyjnym, 7 — tworzenie się torfowisk wysokich.

Zanik zgrupowań niezarośniętego litoralu, zubożenie fauny strzałki helofitów, kolonizacja przez gatunki tyrfilne

Zubożenie fauny, pozostają tylko tyrfiomy i gatunki acidotolerancyjne

glony porastające kamienie i materia spoza zbiornika (liście, detrytus), jak również podobieństwo siedliskowe: dno kamieniste i piaszczyste, ruch wody, niska temperatura, brak lub uboga roślinność naczyniowa. W miarę starzenia się jezior, w miarę eutrofizacji, pojawiają się nowe siedliska roślinności zanurzonej, a tym samym ulegają zmianie warunki troficzne. W strukturze gatunkowej dominować zaczynają *Leptoceridae* (*Mystacides*, *Athripsodes*, *Trienodes*, *Ceraclea*, *Oecetis*). W przypadku cieków, w dolnych odcinkach, pojawiają się oczerety i szuwary w bardziej eutroficznej (w porównaniu do rhytralu) strefie potamalu. Wydaje się, że w profilu podłużnym rzeki, podobnie jak w jeziorze, każda strefa rozwija się stosunkowo niezależnie. Następnym podobieństwem jest wzrost różnorodności siedlisk. W miarę sukcesji jezior w czasie i w profilu podłużnym rzeki rozszerza się zakres siedlisk, od monosiedliskowego odcinka źródłowego i litoralu oligotroficznego do szerokiej gamy siedlisk potamalu i jezior mezotroficznych oraz eutroficznych. Podkreślić należy, że w tak opisanym ciągu zmian w miarę starzenia się jezior (ciąg harmoniczny) oraz w profilu podłużnym rzeki następuje zarówno wzrost trofii, jak i astatyzmu, co być może odróżnia sukcesję w zbiornikach wodnych od typowej sukcesji zbiorowisk lądowych.

W miarę sukcesji jezior można zauważyć nie tylko wzrost zróżnicowania siedliskowego (w dalszych etapach w pojedynczym jeziorze można zauważyć powtórne zubożenie siedliskowe, np. jeziora dystroficzne, zbiorniki torfowiskowe czy politroficzne), lecz także zwiększenie się liczby typów jezior. O ile jeziora oligotroficzne uznamy za stadium pierwotne, to później możemy obserwować dwa ciągi sukcesji: harmoniczny i dysharmoniczny (rys. 19). Mimo zaniku samych jezior oligotroficznych, obecnie występuje więcej typów jezior niż w okresie tuż polodowcowym. I co się z tym wiąże — większa różnorodność jeziornej fauny chruścików.

Powyższe punkty widzenia sprowadzają się do rozpatrywania sukcesji jako zmian gatunkowych w gradiencie zmian środowiskowych (zmiany w przestrzeni lub czasie). W takim znaczeniu zakłada się niezmiennosc preferencji ekologicznych gatunków i ekologiczną stałość populacji. Jeżeli założyć, że populacje i gatunki ciągle się zmieniają, przystosowując się do nowych warunków i czynników środowiskowych, to trzeba uwzględnić możliwość zmian preferencji siedliskowych gatunków. Dokładniejsze poznanie tego zjawiska wymaga dodatkowych badań, w tym także lepszego poznania zjawiska wikaryzacji ekologicznej wśród chruścików i odnosi się do rozpatrywania sukcesji jako koewolucyjnego integrowania układu ekologicznego (filocenogeneza).

Biorąc pod uwagę dotychczasowe badania na innych grupach zwierząt (Bruton 1989) najczęściej obserwowanym procesem będzie przechodzenie od strategii oportunistycznej do strategii specjalisty, zachodzące w warunkach ustabilizowanych. Ten mechanizm odnosić można do chruścików kolonizujących jeziora. Jednakże i proces przeciwny — przechodzenie od strategii specjalistów do oportunistów jest obserwowany (Bruton 1989). Także i tego mechanizmu nie

można wykluczyć u chruścików zasiedlających jeziora Polski. Zmiana lub rozszerzanie zakresu preferencji siedliskowych możliwe są przy braku konkurentów. Wolna, niezasiedlona przestrzeń kolonizowana jest przez populacje zmieniające swoje preferencje siedliskowe. Brak sprawniejszych i efektywniejszych konkurentów umożliwia powolną kierunkową adaptację. Relatywnie dużą liczbę gatunków niespecyficznych (limnokseny, limnefile) obecnych w jeziorach polodowcowych, zwłaszcza w jeziorach o niskiej trofii, uważanych za stadia początkowe w sukcesji jezior, można tłumaczyć krótkotrwałością siedlisk jeziornych.

Jeziora polodowcowe należy uznać za siedliska stosunkowo krótkotrwałe w skali geologicznej. Dlatego też fauna jezior nie zawiera prawie wcale endemitów (Abrosov 1987). Wyjątkiem są na przykład długowieczne jeziora tektoniczne w Afryce i Bajkał (w Bajkale są endemiczne gatunki chruścików!). W odniesieniu do chruścików jezior Polski jedynie kilka gatunków mogło wyewoluować właśnie w siedliskach jeziornych (np. *Hydroptila dampfi*, która znana jest tylko z jezior środkowej Europy). Jeżeli gatunki takie powstawały we wcześniejszych interglacjalach, musiały najprawdopodobniej ginąć w czasie dużych zmian środowiskowych w trakcie glacialów. Ze zrozumiałych względów większe szanse przetrwania miały gatunki eurytopowe o szerokich zasięgach geograficznych. Specjacja z gatunków niewyspecjalizowanych polegająca na zaadaptowaniu się do nowych siedlisk i nisz możliwa jest tylko wtedy, gdy są wolne siedliska (brak imigrantów) i czas trwania tych siedlisk jest na tyle długi, by było możliwe utrwalenie się mutacji genetycznych. W taki sposób powstają endemity w długowiecznych jeziorach tektonicznych (Abrosov 1987) czy niektórych źródłach (Nielsen 1950).

Podsumowując, relatywnie szerokie preferencje siedliskowe chruścików zasiedlających jeziora oraz prawdopodobna zdolność gatunków jeziornych do życia w innych wodach krajobrazu młodoglacjalnego (drobne zbiorniki wodne) oraz zbiornikach dolin rzecznych (rzeka, starorzecza, zbiorniki okresowe) mogą być wynikiem przystosowania do życia w zmiennym krajobrazie, kształtującym się pod wpływem kolejnych zlodowaceń i interglacjalów. Pod względem pochodzenia nie ma gatunków jeziornych sensu stricte lub są one nieliczne (prawdopodobnie jedynie gatunki z rodziny *Phryganeidae*). Ten problem wymaga dokładniejszych badań.

7. PODSUMOWANIE

Analiza dostępnych danych pozwoliła na wykazanie związku z jeziorami 60% (154 gat.) krajowej fauny chruścików. Autor zaproponował wyróżnienie trzech grup ekologicznych: limnebioity (gatunki jeziorne, wyłącznie lub głównie występujące w jeziorach), limnefile (jeziorolubne, często i licznie występujące w jeziorach) i limnekseny (przypadkowe w jeziorach), zdając sobie sprawę, iż granice między nimi są nieostre. Spośród 49 limnebioitów prawie wszystkie to gatunki o szerokich zasięgach występowania, związane z nizinami. Najwięcej limnebioitów zasiedla strefę elodeidów (32 gat.), liczne strefę helofitów (25) i nieliczne najpłytszy litoral. Wśród 39 limnefilei aż 31 ma szerokie zasięgi występowania, a tylko nieliczne bardzo wąskie, górskie. Najwięcej limnefilei związanych jest ze strefą potamału (25 gat.), mniej ze strefą rhytralu (7), drobnymi zbiornikami (4) czy torfowiskami (2). Limnefile zasiedlają głównie najpłytszy niezarośnięty litoral (10 gat.) i strefę helofitów (15), rzadziej strefę elodeidów (5). W grupie limneksenów (66 gat.) tylko blisko połowa gatunków odznaczyła się szerszymi zasięgami, wyraźnie węższe, górskie zasięgi wykazało 8. Z krenałem związanych jest 7 limneksenów, ze strefą rhytralu — 20, potamału — 23, drobnymi zbiornikami dalszych 10, zaś 6 gatunków z wodami torfowiskowymi. Wyraźnie najwięcej gatunków związanych jest z najpłytszym niezarośniętym litoralem (30 gat.), mniej ze strefą helofitów — 15, i tylko cztery z elodeidami. Wyróżniono także 22 gatunki związane z wodami dystroficznymi i torfowiskowymi (tyrfobioity i tyrfofile), z których 12 to limnebioity, 8 — limnefile i dwa — limnekseny. Dwa halofile (stonolubne) są limnefilemi.

Faunę chruścików jezior można określić jako relatywnie eurytopową i o szerokich zasięgach występowania z licznymi gatunkami o rozmieszczeniu północnym. Najbardziej specyficzna fauna jeziorna zasiedla głębszy litoral (strefa elodeidów), w mniejszym stopniu strefę helofitów. Najwięcej gatunków przypadkowych obecnych jest w najpłytszym litoralu niezarośniętym (głównie w jeziorach górskich i o niskiej trofii).

W charakterystyce rozmieszczenia larw wyróżnić można trzy poziomy zróżnicowania: geograficzny (regionalny), krajobrazowy (typy jezior i wpływ najbliż-

szezo otoczenia) oraz siedliskowy (wewnątrzjeziorny), odzwierciedlające trzy aspekty dyspersji. Zróżnicowanie geograficzne wynikać może z różnic klimatycznych i historycznych (polodowcowa dyspersja gatunków). Zróżnicowaniu na poziomie krajobrazu przypisać można wpływ migracji fauny z sąsiadujących z jeziorami innych siedlisk wodnych (np. z rzek, torfowisk, drobnych zbiorników), i interpretować także jako adaptację do życia w zmiennym krajobrazie, jako możliwość do życia w siedliskach różnych typów sąsiadujących środowisk wodnych krajobrazu pojeziernego (jeziora, rzeki, zbiorniki okresowe).

Najbogatszą faunę chruścików mają jeziora Pojezierza Mazurskiego (92 gat.) i Pomorskiego (63), zwłaszcza w przypadku uwzględnienia limnebiotów. Fauna jezior górskich jest również bogata (64 gat.), lecz za sprawą limneksenów. Analizy podobieństw faunistycznych, wyliczanych według różnych formuł, uwidaczniają słabo zaznaczający się gradient północ-południe. Jedynie fauna jezior górskich odbiega nieco od tego schematu, lecz jest to zgodne z ogólną zasadą rozmieszczenia borealno-górskiego. Różnice regionalne trichopterofauny wynikają m.in. z faktu, iż niektóre gatunki osiągają południowe granice występowania w północnej Polsce, zaś gatunki górskie nie występują w jeziorach nizinnej części kraju.

Podobieństwa między faunami jezior różnego typu są mniejsze niż podobieństwa między regionami, co sugeruje, że na rozmieszczenie larw chruścików w jeziorach większy wpływ ma charakter jeziora niż jego położenie regionalne.

Najwięcej gatunków stwierdzono w jeziorach oligotroficznym — 104. W tej liczbie 33 to limnebioity, 24 limnefile, a zdecydowana większość to limnekseny — głównie reofilne. Duża liczba reofilnych limneksenów jest związana z jeziorami górskimi. W jeziorach mezotroficznym stwierdzono obecność 60 gatunków, z których 34 to limnebioity, 16 — limnefile, a 10 to limnekseny. Liczne są gatunki strefy elodeidowej. W jeziorach eutroficznym stwierdzono występowanie 75 gatunków chruścików: limnebioity — 52, limnefile — 19 i limnekseny — 14. W jeziorach politroficznym zanotowano obecność jedynie 27 gatunków, z których 23 to limnebioity, 3 — limnefile i jeden limneksen. Jeziora te cechuje wyraźne zubożenie fauny strefy elodeidów. W zbiornikach dystroficznym i torfowiskowym stwierdzono występowanie 45 gatunków, z których 21 to limnebioity, 16 — limnefile i 8 — limnekseny. Liczne są tyrfofie lub gatunki acidotolerancyjne — 17. Fauna chruścików starorzeczy reprezentuje zubożałą faunę jezior, najbardziej zbliżoną do fauny jezior eutroficznym. W starorzeczach stwierdzono występowanie 38 gatunków chruścików, w tym 18 limnebiotów, 8 limnefile i 12 limneksenów. *Trichoptera* jezior przepływowych są słabo zbadane. Stwierdzono obecność zaledwie 19 gatunków chruścików, w tym 11 limneksenów, 4 limnebioity i 4 limnefile. Fauna zbiorników zaporowych stosunkowo najbardziej podobna jest do fauny jezior mezotroficznym.

Dotychczasowe badania pozwalają stwierdzić, że zróżnicowanie siedliskowe jest jednym z istotniejszych czynników wpływających na rozmieszczenie chruścików w jeziorach. Stwierdzono wyraźne różnice w liczbie limnebiotów, struk-

turze rodzin oraz grup troficznych między trzema strefami jezior. Bardzo wyraźny jest spadek liczby gatunków przypadkowych (limneksenów) w miarę wzrostu głębokości siedlisk i jednoczesny wzrost liczby limnebiotów. Wydaje się, że głównym czynnikiem decydującym o rozmieszczeniu larw w jeziorach jest dostępność bazy troficznej, wynikającej z siedliskowego zróżnicowania jezior. Natomiast modyfikujące znaczenie może mieć trofia zbiornika, drapieżnictwo ryb i bezkręgowców, konkurencja między gatunkami oraz migracje z siedlisk sąsiadujących.

W litoralu jezior wyróżniono trzy typy siedlisk: najpłytszego litoralu, helofitów i elodeidów. Rozmieszczenie gatunków wyraźnie związane jest ze strefami, tylko nieliczne występują w dwóch lub trzech strefach. W najpłytszym litoralu stwierdzono obecność blisko 50 gatunków, z których jedynie 8 zaliczono do limnebiotów, a 10 do limnefilii, zdecydowanie liczniejsze były limnekseny (30 gat.). W strefie helofitów zanotowano obecność 55 gatunków (limnebiooty — 25, limnefile — 15, limnekseny — 15). W grupie limnefilii i limnebiotów najliczniej reprezentowana była rodzina *Limnephilidae*. W strefie elodeidów stwierdzono obecność 41 gatunków chruścików (limnebiooty — 32, limnefile — 5, limnekseny — 4).

Na podstawie zebranych danych wyodrębniono kilka grup synekologicznych, różniących się biologicznymi przystosowaniami do życia w jeziorze, siedliskowym rozmieszczeniem oraz pochodzeniem: gatunki najpłytszego litoralu niezarośniętego, gatunki strefy helofitów oraz gatunki strefy elodeidów. Wyróżniono także kilka mniejszych zgrupowań, które układają się wzdłuż gradientu trofii i stabilności siedlisk jeziornych. Różnice w średniej wielkości larw pomiędzy głębszym a najpłytszym litoralem, fenologiczne różnice w cyklach życiowych oraz podejmowanie *sezonowych wędrówek przez larwy niektórych gatunków*, są interpretowane także jako przystosowania do przepoczwarczenia się na powierzchni wody lub nadwodnych częściach roślin oraz jako adaptacje do unikania drapieżców.

Wpływ trofii jezior uwidacznia się w rozmieszczeniu pionowym chruścików oraz w składzie gatunków typowych dla strefy elodeidów. Obserwowane były także różnice w dominacji i liczebności larw niektórych gatunków. W jeziorach o niższej trofii zimowa redukcja liczebności larw chruścików w strefie elodeidów była wyraźnie mniejsza niż w jeziorach o wyższej trofii. W trakcie eutrofizacji w pierwszym rzędzie eliminowane są gatunki charakterystyczne dla elodeidów oraz gatunki reofilne zasiedlające dno kamieniste i piaszczyste w najpłytszym litoralu. Wyraźniejsze zmiany w liczebności gatunków strefy helofitów dostrzegalne są jedynie w jeziorach skrajnie zeutrofizowanych.

Współczesna fauna chruścików jezior Polski jest stosunkowo młoda i można ją określać jako polodowcową. Składa się ona głównie z gatunków o szerokich zasięgach rozmieszczenia oraz o szerokich preferencjach siedliskowych. Gatunki występujące w jeziorach Polski w znacznym stopniu pochodzą z siedlisk drobno-zbiornikowych (śródpolno-tundrowych, śródleśnych). Odnosi się to głównie do gatunków strefy helofitów. Część pochodzi najprawdopodobniej z potamału (głów-

nie gatunki strefy elodeidów), inne zaś ze strefy rhytralu (głównie gatunki litoralu niezarośniętego). Północne pochodzenie niektórych gatunków znajduje swoje odbicie w ich przystosowaniach do życia w płytkich strefach jezior i drobnych zbiornikach.

Gatunki *Trichoptera* zasiedlające jeziora Polski rekrutują się z taksonów powstałych w trzeciorzędzie, zaś pod względem genetycznym (pochodzeniowym) są to: gatunki górskie, borealne i arborealne. Gatunki orealne powstały w górach, w jeziorach w większości są elementem przypadkowym. Jest to zapewne stara grupa przystosowana do wód płynących, występująca jedynie w jeziorach oligotroficznym lub mezotroficznym, co można wiązać z dużą zawartością tlenu. Pod względem siedliskowym gatunki te związane są głównie ze strefą rhytralu. Gatunki borealne powstały na północny Palearktyki. Przystosowane są do życia w niskich temperaturach, w zbiornikach okresowych, torfowiskach, w strefie helofitów. Część z nich to limnokseny drobnozbiornikowe. Pod względem siedliskowym gatunki borealne najsilniej związane są ze zbiornikami okresowymi oraz zbiornikami torfowiskowymi. Gatunki arborealne związane są ze strefą lasów liściastych. Zapewne wywodzą się z grup trzeciorzędowych. W tej grupie chruścików wyraźnie uwidaczniają się adaptacje do konsumpcji detrytusy i jesiennego opadu liści. W grupie gatunków arborealnych znalazło się najwięcej limnebiotów. Pod względem siedliskowym najbardziej związane są ze strefą potamału oraz trwałymi wodami stojącymi, w mniejszym stopniu z drobnymi śródleśnymi zbiornikami i wodami torfowiskowymi. Gatunki arborealne mają szerokie rozmieszczenie geograficzne.

Relatywnie duża liczba limnefilii i limnoksenów wskazuje na brak wśród chruścików wyraźnych przystosowań do życia w siedliskach jeziornych, co może wynikać z relatywnej krótkotrwałości jezior.

Można przypuszczać, że eurytopowość i szerokie zasięgi występowania są przystosowaniami chruścików do życia w zmiennym krajobrazie polodowcowym (powstawanie i zanikanie jezior) i krajobrazie dolin rzek nizinnych, w których obok siebie występują wody płynące, zbiorniki stojące (jednym z nich są starorzecza) oraz okresowe zbiorniki dolin zalewowych.

8. PIŚMIENNICTWO

- Abrosov V.N., 1987. *O vidoobrozovanii v ozerach*. Wyd. Nauka, Moskva, 86 str.
- Andersen N.M., 1982. *The semiaquatic bugs (Hemiptera, Gerromorpha), phylogeny, adaptations, biogeography and classification*. Scand. Sci. Press, Klampenborg, Entomonograph, 3, 455 str.
- Andrikovics S., 1979. *Contribution to the knowledge on the invertebrate macrofauna living in the pondweed fields of Lake Fero*. Pousc. Zool. (Budapest), 16: 59-65.
- Bagge P., 1982. *Caddis flies (Trichoptera) and water bugs (Heteroptera, Corixidae) of small water bodies caught by light trapping in southern Finland*. Notulae Ent., 62: 73-81.
- Bagge P., 1987a. *Effect of pollution and eutrophication on the trichopteran fauna of Northern L. Pajanne and some adjacent larger lakes (Central Finland)*. Biol. Res. Rep. Univ. Jyväskylä 10: 105-113.
- Bagge P., 1987b. *Emergence and distribution of Hydroptilidae in the littoral and outlet biocenoses of lakes Konnevesi (Central Finland)*. Proc. of the 5th int. sym. on Trichoptera. Dr W. Junk Publ., Dordrecht-Boston-Lancaster, str.: 337-341.
- Bagge P., E. Ilus, L. Paasivirta, 1980. *Emergence of insects (esp. Diptera, Chironomidae) at different depths in the archipelago of Lovisa (Gulf of Finland) in 1971*. Ann. Ent. Fenn., 46: 89-100.
- Banarescu P., 1990. *Zoogeography of freshwaters, vol 1. General distribution and dispersal of freshwater animals*. Aula-Verlag, Wiesbaden, 1-511.
- Banarescu P., 1991. *Zoogeography of freshwaters, vol. 2. Distribution and dispersal of freshwater animal in Nort America and Eurasia*. Aula-Verlag, Wiesbaden, 519-1091.
- Banaszak J., 1984. *Density and biomass of benthic Chironomidae (Diptera) in a lake and melioration channel, situated in agricultural landscape*. Pol. Arch. Hydrobiol., 31: 353-363.
- Barton D.R., 1986. *Nearshore benthic invertebrates of the Ontario waters of Lake Ontario*. J. Great Lake Res., 12: 270-280.
- Bazzanti M., Seminara M., Tamorri C., 1988. *Macrobenthos profondo del lago di Campotosto (Abruzzo, Italia Centrale)*. Riv. Idrobiol., 27: 161-175.
- Bernatowicz S., Zachwieja J., 1966. *Types of littoral found in the lakes of the Masurian and Suwałki Lakelands*. Ecol. Pol., 14: 519-545.
- Biesiadka E., 1980. *Water mites (Hydracarina) of the eutrophic Lake Zbęchy (Leszno voiv.)*. Pol. Ecol. Stud., 6: 247-262.
- Blois C., Cloarec A. 1985. *Influence of experience on prey selection by Anax imperator larvae (Aeschnidea-Odonata)*. Z. Tierpsychol., 68: 303-312.
- Boni C., Bredolini B., Casillato S., Luneli F., 1983. *Le comunity zooplanctonica*

- e zoobentonica del Lago di Torel, espressioni della sua oligotrofia. Studi Trentini di Scienze Naturali. 60 Acta Biologica: 25-53.*
- Botosaneanu L., 1959. *Cercetari asupra Trichopterelor din madivul retezat si Muntii Banalutii*. Editura Academiei Rep. Popu. Romanine, Bucuresti, 165 str.
- Botosaneanu L., 1960. *Chruściki (Trichoptera) zebrane do swiatta na jeziorach Mazurskich*. Pol. Pismo Entomol., 30: 145-151.
- Botosaneanu L., Negrea St., Burghelc A., Dancan D., Decou V., 1959. *Contributions á l'etude hydrobiologique d'une deerea de Dobrogea: la Casimcea*. Arch. Hydrobiol., 53: 30-51.
- Bradt P.T., Berg M.B., 1987. *Macrozoobentos of three Pennsylvania lakes: responses to acidification*. Hydrobiol., 150 : 63-74.
- Bruton M.N. (ed.), 1989. *Alternative life-history styles of animals*. Perspec. in Vert. Sci., 6. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht-Boston-London, 616 str.
- Brzeziecki B., 1990. *Sukcesja roślinności: w poszukiwaniu ogólnego modelu*. Wiad. Ekol., 36: 3-19.
- Burchardt L., 1987. *Zmiany fitoplanktonu Jeziora Świętokrzyskiego na tle zmian warunków środowiskowych*. UAM w Poznaniu, Ser. Biol., 44, 90 str.
- Burmeister E.G., Burmeister H., 1984. *Beiträge zur Köcherfliegenfauna Oberbayerns (Insecta, Trichoptera). II. Die Köcherfliegen des Osterseengebietes*. Ber. ANL., 8: 195-204.
- Casellato S., Zanfei M., 1988. *Prima quadro limnologico generale del Lago di Lavarone (Trendo, Italia)*. Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Biologica 64: 135-156.
- Chodorowski A., 1968. *Predator-prey relation between Mochlonyx culiciformis and Aedes communis*. Pol. Arch. Hydrobiol., 15 (28): 279-288.
- Choiński A., 1991a. *Katalog Jezior Polski, część pierwsza — Pojezierze Pomorskie*. Wyd. Naukowe UAM, Poznań, 221 str.
- Choiński A., 1991b. *Katalog Jezior Polski, część druga — Pojezierze Mazurskie*. Wyd. Naukowe UAM, Poznań, 157 str.
- Choiński A., 1992. *Katalog Jezior Polski, część trzecia — Pojezierze Wielkopolsko-Kujawskie*. Wyd. Fundacji WARTA, Poznań, 149 str.
- Chojnowski S., 1986. *Jeziora: W: J. Stachy (red.) Atlas Hydrologiczny Polski. Tom II*. Instytut Meteorologii i Gospodarki Wodnej, Wydawnictwa Geologiczne, Warszawa, str. 105-127.
- Chvojka P., 1992. *Chrostici (Trichoptera, Insecta) Tatranskego Narodniho Parku*. Zbornik Prac o Tatr. Nar. Parku, 32: 165-195.
- Cianficconi F., Corallini Sorcetti C., Pirisinu Q., Zaganelli C., 1988. *Ripartizione delle comunità cricoterologiche e coleoterogiche nelle tre isole del Lago Trasimeno*. Riv. Idrobiol., 27: 497-546.
- Ciecierska H., 1994. *Antropogeniczne przekształcenie roślinności wodnej i szuwarowej wybranych jezior miejskich Pojezierza Mazurskiego*. Praca doktorska, ART w Olsztynie. Wyd. Ochrony Wód., 133 str., maszynopis.
- Cockrell B.J., 1984. *Effects of water depth on choice of spatial separated prey by Notonecta glauca L*. Oecologia, 62: 256-261.
- Czachorowski S., 1988. *Caddis flies (Trichoptera) of the River Pastęka (Northern Poland)*. Acta Hydrobiol., 30: 393-409.
- Czachorowski S., 1989a. *Vertical distribution of Trichoptera in three Masurian lakes — results of preliminary studies*. Pol. Arch. Hydrobiol., 36: 351-358.
- Czachorowski S., 1989b. *Chruściki (Trichoptera) nowe dla Pojezierza Pomorskiego*. Przeg. Zool., 23: 267-269.

- Czachorowski S., 1990. *Caddisflies (Trichoptera) of the springs of the Kraków-Częstochowa and Miechów Uplands (Poland)*. Acta Hydrobiol., 33: 391–405.
- Czachorowski S., 1991. *Chruściki (Trichoptera) Karkonoszy: przyczynek do znajomości rozmieszczenia larw*. Fragm. Faun. 35: 152–166.
- Czachorowski S., 1992. *Rozmieszczenie larw chruścików (Trichoptera) w litoralu jezior o różnej trofii*. Praca doktorska, Wydzia Biologii UAM w Poznaniu, 197 str., maszynopis.
- Czachorowski S., 1993a. *Vertical distribution of caddis larvae in various types of lake littoral*. Braueria, 20: 7–9.
- Czachorowski S., 1993b. *Distribution of Trichoptera larvae in vertical profile of lakes*. Pol. Arch. Hydrobiol., 40: 139–163
- Czachorowski S., 1993c. *Siedliskowe rozmieszczenie larw chruścików (Trichoptera) w Karkonoszach*. W: *Geoekologiczne problemy Karkonoszy, część II* (red. J. Sarosiek). *Ekologia roślin i zwierząt*. Wyd. Uniw. Wrocław., str.: 245–251.
- Czachorowski S., 1994a. *Habitat distribution of caddis larvae in the northeastern Polish lakes*. Braueria, 21: 15–16.
- Czachorowski S., 1994b. *Chruściki jezior lobeliowych — wyniki wstępnych badań*. W: M. Kraska (red.) *Jeziora lobeliowe, charakterystyka, funkcjonowanie i ochrona, cz. II*. Idee Ekologiczne, t. 7, ser. Szkice, nr 5: 59–73.
- Czachorowski S., 1994c. *Larwy chruścików (Trichoptera) z jezior Pojezierza Pomorskiego*. Przeg. Przyr., 5: 35–42.
- Czachorowski S., 1994d. *Concomitance of caddis fly (Trichoptera) larvae in four Masurian lakes differing trophically (north-eastern Poland)*. Acta Hydrobiol., 36: 213–225.
- Czachorowski S., 1994e. *Classification of small water bodies on the basis of the presence of caddisflies*. Ekol. Pol., 42: 41–59.
- Czachorowski S., 1995a. *Chruściki (Trichoptera) Bagien Biebrzańskich — wyniki wstępnych badań*. Fragm. faun., 37: 427–438.
- Czachorowski S., 1995b. *Larwy chruścików (Trichoptera) czterech jezior różniących się trofią (północna Polska)*. Przeg. Przyr., 6: 21–52.
- Czachorowski S., 1995c. *Dwa nowe dla fauny Polski gatunki chruścików (Trichoptera) z rodziny Hydroptilidae*. Przeg. Przyr., 6: 279–281.
- Czachorowski S., 1996. *Caddis flies (Trichoptera) of the Zehlau Peatbog, results of preliminary studies*. W: Dedkov V. (red.) *Flora i fauna bolota Celau, tezyzy dokladov mezdunarodnoj naučnoj konferencji*, Kaliningrad, str.: 49–51.
- Czachorowski S., 1997a. *Skąd się wzięły chruściki (Trichoptera) w jeziorach Polski — analiza strategii życiowych*. W: T. Puszkarski i L. Puszkarska (red.) *Współczesne kierunki ekologii*. Wyd. UMCS, Lublin, str.: 175–178.
- Czachorowski S., 1997b. *Limnephilus externus Hagen (Trichoptera: Limnephilidae) in Poland*. Pol. Pismo. Entomol., 66: 117–119.
- Czachorowski S., 1997c. *Pierwsza informacja o chruścikach (Trichoptera) Ziemi Lubuskiej*. Przeg. Przyr. 8:145–146.
- Czachorowski S., Buczyński P., Aleksandrowicz O., Stryjecki R., Kurzątkowska A., 1998. *Materiały do znajomości owadów i pajęczaków rezerwatu „Las Warmiński”*. Parki Nar. Rez. Przyr., 17(2): 75–86.
- Czachorowski S., Kornijów R., 1993. *Analysis of the distribution of caddis larvae (Trichoptera) in the elodeid zone of two lakes of Eastern Poland, based on the concept of habitatual islands*. Pol. Arch. Hydrobiol., 40: 165–179.
- Czachorowski S., Kurzątkowska A., 1995. *Chruściki (Trichoptera) i pluskwiaki*

- wodne (Heteroptera) zanikającego zbiornika koło Żabięgo Rogu (Poj. Mazurskie). Przeg. Przyr., 6: 53–60.
- Czachorowski S., Lewandowski K., Wasilewska A. 1993. *The importance of aquatic insects for landscape integration in the catchment area of the River Gizela (Masurian Lake District, Northeastern Poland)*. Acta Hydrobiol., 35: 49–64.
- Czachorowski S., Szczepańska W. 1991. *Small temporary pools in the vicinity Mikolajki and their caddis fly (Trichoptera) fauna*. Pol. Arch. Hydrobiol., 38: 85–104.
- Czachorowski S., Zawał A., 1994. *Wstępne badania nad chruścikami (Trichoptera) zbiorników wodnych Niziny Szczecińskiej*. Przeg. Przyr., 5: 43–49.
- Dall P.C., Heegaard H., Fullerton A.F., 1984a. *Life-history strategies and production of Tinodes waeneri (L.) (Trichoptera) in Lake Esrom, Denmark*. Hydrobiologia 112: 93–104.
- Dall P.C., Lindegaard C., Jónsson E., Jónsson G., Jónasson P., 1984b. *Invertebrate communities and their environment in the exposed littoral zone of Lake Esrom, Denmark*. Arch. Hydrobiol./Suppl. 69: 477–524.
- Decamps H. 1968. *Rémarques sur la répartition des Trichoptères dans le massif de Néouvielle (Hautes-Pyrénées)*. Actas V Congr. Int. Est. Pirineos, Zaragoza, 2: 229–236.
- DeGrange C. 1989. *Origine et evolution de quelques elements de l'entomofaune d'un lac-tourbiere de Haute-Montagne: le Lac du Lait (2 180 m) Parc National de la Vanoise*. Trav. Sci. Parc Saion. Vanoise, 17: 167–192.
- Demel K., 1923. *Ugrupowanie etologiczne makrofauny w strefie litoralnej jeziora Wigierskiego*. Prace Instytutu im. M. Nenckiego, 29: 1–50.
- Despax R. 1951. *Ordre des Trichoptères. Trichoptera Kirby 1813*. In: Grassé, Traité de zoologie, Paris, 10: 125–173.
- Dodson S.J., 1974. *Adaptive changes in plancton morphology in response to size — selective predation: a new hypothesis of cyclomorphosis*. Limnol. Oceanogr., 19: 721–729.
- Drabkova V.G., Pytkova M.J. (red.), 1988. *Izmenenije struktury ekosistem ozer v uslovjach vozrastajuščej biogennoj nagruzki*. Izd. Nauka, Leningrad, 312 str.
- Dusoge K., Borowik-Dylińska L., Ejsmont-Karabin J., Spodniewska I., Węgleńska T., 1985. *Plancton and benthos of man-made Lake Zegrzyńskie*. Ekol. Pol. 33: 455–479.
- Ehrenberg H., 1957. *Die Steinfauuna der Brandungsufer ostholsteinischer Seen*. Arch. Hydrobiol., 53: 87–59.
- Fehlmann J.W., 1912. *Die Tiefenfauna des Laganer Sees*. Int. Rev. Hydrobiol., Biol. Suppl. (4), Leipzig, 1: 1–52.
- Fjellheim A., Raddum G.G., 1988. *Birch leaf processing and associated macroinvertebrates in an acidified lakes subjected to liming*. Hydrobiologia. 157: 89–94.
- Gislason G.M., 1981. *Distribution and habitat preferences of Icelandic Trichoptera*. Proc. of the 3rd Int. Symp. on Trichoptera. Dr W. Junk Publ., The Hague-Boston-London, 99–109.
- Gislason G.M., Halbach U., Flechtner G., 1990. *Habitat and life histories of the Trichoptera in Thjorsarver, Central Highlands of Iceland*. Fauna Norv. Ser. B 37: 83–90.
- Giziński A., 1967. *Bottom fauna as typological indicator of lakes. Part 1. Ecological charakter of bottom fauna of ten lakes in the Itawa Lakeland*. Pol. Arch. Hydrobiol., Warszawa, 14: 39–65.
- Gullefors B., Müller K., 1990. *Seasonal and diurnal occurrence of adult caddisflies (Trichoptera) from the brackish water of the Bothnian Sea*. Aquatic Insects, 12: 227–239.
- Habdija I., 1988. *Trophic importance of trichopterous larvae in benthos of the lakes of Plitvice*. Periodicum Biologorum 90: 355–361.

- Haberman H., 1934. *Märkmeid kodumaa ehmeistiivalistest (Trichoptera)*. Eesti Loodus, 11, 1.
- Haberman H., 1937. *Kastivere üyete loomastikust*. Eesti Loodus, 5: 181–183.
- Harvey H.H., Mc Ardle J.M., 1986. *Composition of the benthos in relation to pH in the LaCloche Lakes*. Water, Air, and Soil Pollution, 30: 528–536.
- Higler L.W.G., 1968a. *Kokerjuffers (Trichoptera) in een verlandingszone van de Venematen*. Meded. Hydrobiol. Ver., 2: 57–65.
- Higler L.W.G., 1968b. *Makro-organismen in de Doodemanskisten op terschelling*. Meded. Hydrobiol. Ver., 2: 11–19.
- Higler L.W.G., 1969. *Trichoptera en Ephemeroptera in het Stratiotetum van de plas Venematen*. Meded. Hydrobiol. Ver., 3: 5–82.
- Higler L.W.G., 1977. *Observations on caddis larvae in Stratiotes vegetation*. Proc. of the 2nd Int. Symp. on Trichoptera, Junk, The Hague, 309–315.
- Higler L.W.G., 1981. *Bottom fauna and littoral vegetation fauna in Lake Maarsseveen*. Hydrobiol. Bull. (Amsterdam), 15: 82–86.
- Higler L.W.G., Brantjes N.B.M., 1970. *De macrofauna van enige wateren in de Lindevallei*. Meded., Hydrobiol., Ver. 4: 77–86.
- Jakubisiakowa J., 1933. *Chróściki (Trichoptera) jeziora Kierskiego*. Prace T.P.N., Poznań, 46 str.
- Jaskowska J., 1961. *Chróściki (Trichoptera) środkowej Wielkopolski*. Fragm. Faun., 8: 659–711.
- Jellfries M., 1989. *Measuring Talling's „element of chance in pond populations”*. Fresh. Biol., 21: 383–393.
- Johansson A., 1991. *Caddis larvae cases (Trichoptera, Limnephilidae) as anti-predatory devices against brown trout and sculpin*. Hydrobiol., 211: 185–194.
- Jones N.V., 1974. *The Trichoptera of the stony shore of a lake with particular reference to Tinodes waeneri (L.) (Psychomyidae)*. Proc. of the First Int. Symp. on Trichoptera, Junk, The Hague: 117–130.
- Jonsson G., 1987. *Flight periods of aquatic insects at Lake Esrom, Denmark*. Archiv. Hydrobiol., 10: 259–274.
- Kachalova O.L., 1965. *Ručejniki Karelii. Fauna ozer Karelii. T. 2 — Bespozvonocnyje*. Nauka, Leningrad, str. 209–220.
- Kachalova O.L., 1980. *Ručejniki ozer Pskovsko-Chudskogo i Vyrtsjarv*. Gidrob. Issled. (Tallin), 9: 87–97.
- Kajak Z., Dusoge K., 1971. *The regularities of vertical distribution of benthos in bottom sediments of three Mazurian lakes*. Ekol. Pol. 19: 485–499.
- Kajak Z., Dusoge K., 1976. *Benthos of Lake Śniardwy as compared to benthos of Mikołajskie Lake and lake Tattowisko*. Ekol. Pol., 24: 77–101.
- Kajak Z., Dusoge K., Prejs A., 1968. *Application of the flotation technique to assessment of absolute numbers of benthos*. Ekol. pol. 16: 607–620.
- Kalinowska A., Pijanowska J., 1987. *Jak się nie dać zjeść? „Żywy pokarm” w kontrataku*. Wiad. Ekol., 33: 1–20.
- Karassowska K., Mikulski J.S., 1966. *Studia nad zbiorowiskami zwierzęcymi roślinności zanurzonej i pływającej jeziora Drużno*. Ekol. Pol. (A), 8: 335–353.
- Klima F., 1989. *Zusammenstellung der bisher im NSG „Lange Dammwiesen und Unteres Annal” (kreis Strausberg, bez. Frankfurt/O.) hochgewiesenen Köcherfliegearten (Trichoptera)*. Novius, 8: 153–156.
- Klimowicz H., 1970. *Wrotki (Rotatoria) wód astatycznych*. Zesz. Nauk. Inst. Gosp. Kom., Warszawa, 30: 1–254.
- Kornijów R., 1988. *Distribution of zoobenthos in littoral of two lakes differing in trophy*. Pol. Arch. Hydrobiol., 35: 185–195.

- Kornijów R., 1989a. *Macrofauna of elodeids of two lakes of different trophy. I. Relationships between plants and structure of fauna colonising them.* Ecol. Pol., 37: 21–48.
- Kornijów R., 1989b. *Macrofauna of elodeids of two lakes of different trophy. II. Distribution of fauna living on plants in the littoral of lakes.* Ecol. Pol., 37: 49–57.
- Kornouhova I.I., 1986. *Fauna ručejnikov Kavkaza.* Latvijas Entomologs, 29: 60–84.
- Korzeniowski K., 1986. *Hydrochemia.* WSP w Słupsku, 225 str.
- Krno J., 1988. *Macrozoobenthos litoralu Tatranských jazer.* Zbornik prac o Tatranskom Narodnom Parku 28: 235–250.
- Krušník C., 1987. *Fauna Durmitora, 2. Trichoptera (Insecta).* Črnog. Akad. Nauk. Umjet., 21:201–224.
- Kulicka R., Sukaczewa I.D., 1990. *Rodziny kopalnych Trichoptera mezozoiku i kenozoiku.* Prace Muzeum Ziemi, 41: 59–75.
- Kumanski K., 1975. *Trichoptres recueillis á la lumiére en 1964–1965 dans la région des lacs Masuriens de Pologne.* Pol. Pismo Entomol., 45: 63–66.
- Kurzątkowska A., 1996. *Pluskwiaki wodne (Heteroptera) torfowisk wysokich i przejściowych Pojezierza Mazurskiego.* Praca doktorska, Wydział Biologii UAM w Poznaniu, 103 str., maszynopis.
- Larsson S.G., 1978. *Baltic amber — a paleobiological study.* Entomonograph vol. 1, Scand. Sci. Press LTO, Klampenborg, 292 str.
- Lenz N., 1991. *The importance of abiotic and biotic factors for the structure of odonate communities of ponds (Insecta, Odonata).* Faun.-Ökol. Mitt., 6: 175–189.
- Lepneva S.G., 1928. *Ličinki ručejnikov Oloneckogo kraja.* W: *Trudy Oloneckoj Naučnoj Ekspedicii, čast 6, Zoologija, Leningrad,* 125 str.
- Leszczyński L., 1968. *Bottom fauna of a few Mazurian lakes of different fish yields.* Pol. Arch. Hydrobiol., 15 (28): 305–317.
- Leuven R.S.E.W., Vanhemelrijk J.A.M., van der Velde G., 1987. *The distribution of Trichoptera in Dutch soft waters differing in pH.* In: M. Bournaud, H. Tachet (eds), *Proc. of 5th Int. Symp. on Trichoptera.* Dr W. Junk Publ., Doedrecht-Boston-Lancaster, str: 359–365.
- Lindgaard C., 1992a. *Zoobenthos ecology of Thingvallavatn: vertical distribution, abundance, population dynamics and production.* Oikos 64: 257–304.
- Lindgaard C., 1992b. *The role of zoobenthos in energy flow in deep, oligotrophic Lake Thingvallavatn, Iceland.* Hydrobiologia 243/244: 185–195.
- Lindgaard C., 1994. *The role of zoobenthos in energy flow in two shallow lakes.* Hydrobiologia 275/276: 313–322.
- Macan T.T., 1965. *Predation as a factor in the ecology of water bugs.* Anim. Ecol. 34: 691–698.
- Macan T.T., 1966. *Predation by Salmo trutta in a moorland fishpond.* Verh. Int. Ver. Limnol. 16: 1081–1087.
- MacArthur R., 1972. *Geographical ecology, patterns in the distribution of species.* Harper Row Publ., New York, 269 str.
- MacArthur R., Wilson E.O., 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton, N.J. Princeton Univ. Press, 203 str.
- Mackay R.J., Wiggins G.B., 1979. *Ecological diversity in Trichoptera.* Ann. Rev. Entomol., 24: 185–208.
- Malicky H., 1973. *Trichoptera (Köcherfliegen).* Handb. Zool., 4 (29): 1–114.
- Malicky H., 1989. *Life cycle strategies in some European caddisflies.* Proc. of the 6th Inter. Symp. on Trichoptera, AM Univ. Press, Poznań, str.: 195–197.

- Martynov A.V., 1928. *Trichoptera sborov Oloneckoj Naučnoj Ekspedicii 1921-1923*. Trud. Olonec. Nauc. Eksp., VI Zoologija, 4: 3-30.
- Maruszczak H., 1988. *Zmiany środowiska przyrodniczego kraju w czasach historycznych*. W: *Przemiany środowiska geograficznego Polski*, seria Najnowsze Osiągnięcia Nauki, Wszecznica PAN, Wrocław, str.: 109-135.
- Mastrantuono L., 1987. *Invertebrate community in the littoral — regulated area of a hydroelectric lake-reservoir (Lake Campotosto, Central Italy)*. Riv. Idrobiol., 26: 1-32.
- Meriläinen J.J. 1984. *Zonation of the macrozoobenthos in the Kyrönjoki estuary in the Bothnian Bay, Finland*. Ann. Zool. Fennici 21: 89-104.
- Meuche A., 1939. *Die Fauna im Algenbewuchs. Nach Untersuchungen im Littoral ostholsteinischer Seen*. Arch. Hydrobiol., 34: 349-520.
- Michałkiewicz M., 1990. *Makrozoobentos jeziora Lednica*. W: *Struktura i funkcjonowanie wybranych ekosystemów jeziornych poddanych antropopresji*. Wyd. SGGW-AR Warszawa, 121-134.
- Mikulski J.S., 1974. *Biologia wód śródlądowych*. PWN, Warszawa, 434 str.
- Minshall G.W., Petersen R.C., 1985. *Towards a theory of macroinvertebrate community structure in stream ecosystems*. Arch. Hydrobiol., 104: 49-76.
- Moon P., 1936. *The shallow littoral region of a bay at the North-West end of Windermere*. Proc. Zool. Sci., part 2: 491-515.
- Moretti G.P., Cianficconi F., Corallini Sorcetti C., Gottaponi P., Tucciarelli F., 1979. *Varietà e ricchezza di esponenti neritici nel Lago di Piediluco (Umbria, Terni) alimentazione e grado di parassitismo della fauna Ittica*. Boll. Soc. It. Biol. Sper., 40: 1288-1294.
- Moretti G.P., Di Giovanni M.V., 1981. *The Trichoptera component in the hydrophyton of Lake Chiusi (Tuscany)*. Proc. of the 3rd Int. Symp. on Trichoptera. Junk Publishers, The Hague, Ser. Entomol., 20: 219-226.
- Moretti G., 1958. *Il lago Trasimeno, tre anni di studi idrobiologici*. Quaderni 21, Perugia. 230 str.
- Motas C., Botosaneanu L., Negrea St., 1962. *Cercetari asupra biologiei izvoarelor si apelor freatice din partea centrala a Cimpiei Romine*. Editura Academiei Rep. Pop. Romine, Bucuresti, 366 pp.
- Mothes G., 1967. *Die Trichopteren des Stechlinsees*. Limnologica, 5: 1-10.
- Müller-Liebenau I., 1956. *Die Besiedlung der Potamogeton-Zone ostholsteinischer Seen*. Arch. Hydrobiol., 52: 470-606.
- Nielsen A., 1950. *On the zoogeography of springs*. Hydrobiol., 2: 313-321.
- Nocentini A.M., 1966. *Struttura e dinamica della fauna macrobentonica litorale e sublitorale del lago di Mergozza*. Mem. Ist. Ital. Idrobiol., 20: 209-259.
- Nogradi S., Uherkovich A., 1994. *The Trichoptera fauna of the lake Balaton and its catchment area (Hungary)*. A Janus Pannonius Museum Evkonyve 38 (1993): 27-45.
- Northcote T.G., 1988. *Fish in the structure and function of freshwater ecosystems: a „top-down” view*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 361-379.
- Nybohm O., 1960. *List of Finnish Trichoptera*. Fauna fennica 6: 1-56.
- O'Connor J.P., Wise E.J., 1984. *Trichoptera of the Killarney Lakes, Co. Kerry, Ireland*. Ir. Fish. Invest., Ser. A., 24, 15 str.
- Okland J., 1964. *The eutrophic lake Borrevann (Norway) — an ecological study on shore and bottom fauna with special reference to gastropods, including a hydrographic survey*. Folia Limnol. Scand., 13: 1-337.
- Opaliński K.W., 1971. *Macrofauna communities of the littoral of Mikołajskie Lake*. Pol. Arch. Hydrobiol., 18: 275-285.

- Pajunen V.I., Salmi J., 1991. *The influence of corixids on the bottom fauna of rock-pools*. Hydrobiol., 222: 77-84
- Parele E.A., Kachalova O.L., 1987. *Formirovanie struktur ozer Latvii*. W: Lijepa R. (red.) *Evtrofirovanie malych ozer Latvii*. Ryga, 250 str.
- Pereyra-Ramos E., 1981. *The ecological role of Characeae in the lake littoral*. Ecol. Pol., 29: 167-209.
- Pieczyńska E., 1972. *Ecology of the eulittoral zone of lakes*. Ekol. Pol. 20: 637-732
- Pijanowska J., 1980. *Podłoże, przyczyny i znaczenie zmienności morfologicznej organizmów planktonowych*. Wiad. Ekol., 26: 3-23.
- Podbielkowski Z., Tomaszewicz H., 1979. *Zarys hydrobotaniki*. PWN, Warszawa, 531 str.
- Prejs K., 1970. *Some problems of the ecology of benthic nematodes (Nematoda) of Miłotajskie Lake*. Ekol. Pol., 18: 225-242.
- Rejewski M., 1981. *Roślinność rejonu Łaski w Borach Tucholskich*. Rozprawy UMK. Toruń, 178 str.
- Resh V.H., Rosenberg D.M., Wiens A.P., 1983. *Emergence of caddisflies (Trichoptera) from eroding and non-eroding shorelines of Southern Indian Lakes*. Manitoba, Canada. Can. Ent., 115: 1563-1572.
- Riedel W., 1962. *Chruściki (Trichoptera) Tatr*. Fragm. Faun., 9: 417-438.
- Riedel W., 1966. *Chruściki (Trichoptera) potoków Bieszczad — Caddis-flies (Trichoptera) of the streams of the Bieszczady Mts*. Fragm. Faun., 13: 51-112.
- Riedel W., 1972. *Materiały do znajomości rozmieszczenia chruścików (Trichoptera) w Polsce, II*. Fragm. Faun., 18: 245-256.
- Riedel W., Majecki J., 1989. *Postacie doskonałe chruścików (Trichoptera) Gór Świętokrzyskich*. Fragm. Faun., 32: 227-241.
- Romaniszyn W., 1954. *Analiza ilościowa fauny ochotkowatych (Tendipedidae, Diptera) w strefie brzeżnej jeziora Charzykowo*. Pol. Pismo entomol., 25: 1-51.
- Ross H.H., 1956. *Evolution and classification of the mountain caddisflies*. The University of Illinois Press, Urbana, 213 str.
- Rybak M., Rybak J.L., 1964. *Crustacea of the summer plankton in the littoral of lakes in the Węgorzewo District*. Ecol. Pol., 12: 147-158.
- Rzóska J., 1935. *Badania nad ekologią i rozmieszczeniem fauny brzeżnej dwu jezior polskich (jezioro Kierskie i jezioro Wigierskie)*. Prace T.P.N. (B), 7, 6: 1-152.
- Särkkä I., 1983. *A quantitative ecological investigation of the littoral zoobenthos of an oligotrophic Finnish lake*. Ann. Zool. Fenn. 20: 157-178.
- Solem J.O., 1973. *The bottom fauna of lake Lille-Jonsvann, Trondelag, Norway*. Norw. J. Zool., 21: 227-261.
- Solem J.O., 1981. *Overwintering strategies in some Norwegian caddisflies*. Proc. of the 3rd Int. Symp. on Trichoptera, ed. by G.P. Moretti, Ser. Entomol. Junk Publ., The Hague, 20: 321-322.
- Spuris Z.D., 1962. *Materijaly po faunie ručejnikov ozer Latvijskoj SSSR*. Latvijas Entomol., 6: 55-75.
- Spuris Z.D., 1964. *Ručejniki ozer severnoj Latvii*. Latvijas Entomol., 8: 3-24.
- Spuris Z.D., 1967. *Fauna ručejnikov ozer Latvii*. Latvijas Entomol., Supp. 1: 1-113.
- Spuris Z.D., 1969. *New records of Trichoptera from Southern Lithuania*. Fragm. faun., 15: 209-219.
- Spuris Z.D., 1971. *Materiały po faunie ručejnikov Estonii*. Latvijas Entomol., 14: 47-63.
- Spuris Z.D., 1986. *Proishozhdenije fauny ručejnikov Pribaltiki*. Latvijas Entomol., 29: 45-59.
- Stankowski W., 1981. *Rozwój środowiska fizyczno-geograficznego Polski*. PWN, Warszawa, 193 str.

- Stańczykowska A., Przytocka-Jusiak M., 1968. *Variations in abundance and biomass of microbenthos in three Masurian lakes*. Ekol. Pol., 16: 539–559.
- Starmach K. 1976. *Jeziora*. W: Starmach K., Wróbel S., Pasternak K., 1976. *Hydrobiologia — limnologia*. PWN, Warszawa, str. 336–424.
- Stępnia M., 1989. *Wodopójki (Hydracarina) jako wskaźnik stanu biologicznego jezior eutroficznych Wielkopolski*. Rozprawa doktorska, UAM Poznań, 116 str., maszynopis.
- Sukaczewa I.D., 1982. *Istoričeskoje razvítie otriada ručejnikov*. AN SSSR, Trudy Paleontologičeskogo Instituta, Moskva, Izd. Nauka, 197: 1–112.
- Szczepańska W., 1958. *Chruściki Pojezierza Mazurskiego*. Pol. Arch. Hydrobiol., 5: 143–160.
- Szczęsny B., 1991. *Trichoptera — chruściki*. W: J. Razowski (red.) *Wykaz zwierząt Polski*, t. 2: 7–13.
- Taubt F.B. (ed.), 1984. *Lakes and reservoirs — ecosystems of the world 23*. Elsevier, Amsterdam, 575 str.
- Tim T. (ed.), 1973. *Vörtsjarv*. Tallin, 284 str.
- Tomaszewski C., 1981. *The principles of case building behaviour in Trichoptera*. Proc. of the 3rd Int. Symp. on Trichoptera, ed. Moretti, The Hague, ser. Entomol, 20: 365–373.
- Van der Velde G., Bergers P.J.M., 1987. *The temporal and spatial distribution of adult Trichoptera on the upper surfaces of the floating leaves of nymphaeids. A study using adhesive traps*. W: Bournaud M., Tachet H. (red.) Proc. of the 5th Int. Symp. on Trichoptera, 319–324.
- Vlasova W.G., 1986. *Fauna ručejnikov Leningradskoj oblasti*. Latvijas Entomol., 29: 85–107.
- Weaver J.S., Morse J.C., 1986. *Evolution of feeding and case-making behavior in Trichoptera*. J. N. Am. Benthol. Soc., 5: 150–158.
- Wesenberg-Lund C., 1917. *Furesöstudier*. Memoires de l'Academie Royale des Sciences et des Lettres de Danémark. Sect. des Sciences, 8. I, III. No 1
- Wichard W., 1974. *Grundzüge der Trichopterenbesiedlung mitteleuropischer Seen*. Gewässer Abwasser, 53/54: 85–90.
- Williams D.D., 1987. *The ecology of temporary waters*. Croom Helm, London, 205 str.
- Williams D.D., Tavares A.F., Bryant E., 1987. *Respiratory device or camouflage? — A case for the caddisfly*. Oikos, 50: 42–52
- Wojeiechowski L., 1987. *Ekologiczne podstawy kształtowania środowiska*. PWN, Warszawa, 450 str.
- Żmudziński L., Pęczalska A., 1984. *Słownik hydrobiologiczny*. PWN, Warszawa, 92 str.

8. SUMMARY

Caddisflies (*Trichoptera*) are one of the most important aquatic insect groups that inhabit lake littorals. The ecological significance of *Trichoptera* in lakes results from the large quantity of larvae, their relatively large participation in the littoral macrobenthos biomass and their presence among most functional feeding groups. It should be underlined that there is a lack of general information and a good understanding of the zonal distribution of caddis larvae in lakes. Running waters have been more widely-researched. References to European lake caddis-flies are very voluminous, although there is a lack of synthetic works characterising the fauna as the whole.

This paper presents the results of multi-year research into caddis-flies inhabiting Polish lakes, including the species composition and the structure of habitat distribution. It is also an attempt to answer the following questions: what are the species occur in Polish lakes, what is the grade of specificity of lake fauna and are there any differences in larvae distribution in lakes differing in regional location, in trophy type and catchment basin? The question of fauna origin, including the regions, environment and life-history styles was brought up. The authors also tried to formulate the general principles of *Trichoptera* larvae distribution in lakes. This work is the first to provide relatively full characteristics of larvae distribution in the Polish lakes and the first such work on European lakes. Due to the fact that littoral distribution of other invertebrates have not been described well, this work opens the discussion on macrobenthos distribution in lakes.

The research material comprises close to 70 thousand caddis larvae and adults, collected between 1951 and 1997 from around 200 lakes located across Poland (Tables 1–6). All important regions in the country and most of lake types were represented in the research. Some of the information has been published, however, full species characteristics are available on the internet (<http://www.uhc.lublin.pl/mazury/>).

The analysis of the available data showed that 60% of the species (154 species) of the national caddis-fly fauna is co-related to lakes. The author suggests distinguishing three ecological groups as follows: limnebiotics (lake species, exclusively or mainly occurring in lakes), limnephilous (often and numerously occurring in lakes) and limnexens (accidentally occurring in lakes) bearing in mind that the division lines between them are not sharp. Among the 49 limnebiotics, almost all species occur widely in regions located in lowlands. Most of the limnebiotics inhabit the elodeids (32 species), a large number of them inhabit helophytes (25) and few of them inhabit the shallowest littoral (Fig. 12). Among the 39 limnephilous, as many as 31 occur widely and a few of them occur in narrow areas and mountains. The largest quantity of limnephilous are connected with the potamal zone (25 species), less with rhitral (7), small waterbodies (4) or with peat-bog waters (2). Limnephilous inhabit mainly the shallowest, not overgrown, littoral (10 species) and the

helophytes (15), more seldom elodeids (5). In the group of limnizens (66 species) only around half of the species occurred widely and 8 species occurred in narrower ranges and in mountains. Seven of the limnizens are connected with crenal, 20 of them with rhithral, 23 with potamal, 10 of them with small waterbodies and 6 species with marsh waters. Clearly most of the species are connected with the shallowest, not overgrown, littoral (30 species), less with the helophytes (15) and only 4 with elodeids. Twenty two species were also distinguished in relation to dystrophic and marsh waters (tyrphobionts and tyrphophilous), including 12 limnebiants, 8 limnephilous and 2 limnizens. Two halophilous species are limnephilous.

The caddis-fly fauna in lakes can be described as relatively eurytopic and widely-occurring with numerous species of northern distribution. The most specific fauna inhabits dipper littoral of lakes (the elodeids) and to a lesser extent the helophytes. The largest quantity of accidental species is present in the shallowest, not overgrown littoral (mainly in mountain lakes with low trophy).

Three levels of differentiation could be distinguished in the larvae distribution characteristics: geographic (regional), landscape (lake type and influence of the surrounding) and habitual (habitat in lakes). The levels illustrate the three dispersion aspects. The geographical differentiation may result from climatic and historic differences (post-glacial species dispersion). The landscape differentiation may have been caused by the influence of fauna migration from the other water habitats neighbouring with lakes (e.g. from rivers, peat-bogs and small waterbodies) and it could be also interpreted as adaptation to life in a changing landscape, or possibility as living in water habitats of different types which neighbour with each other in the lakeland landscape (lakes, rivers, temporary pools).

The lakes of the Mazurian Lakeland and the Pomorian Lakeland are the wealthiest in the caddis-fly fauna, especially when the limnebiants are included, and they are habitual for 92 and 63 species, respectively. The fauna of the mountain lakes is also a wealthy (64 species) due to large numbers of limnizens. The faunal similarity analysis, calculated according to different formulas, illustrate a weak gradient between the north and the south (Fig. 1 — 3). Only the mountain fauna to a little extent is different from this distribution scheme, although it complies with the general principle of boreal and mountain distribution. The regional differences of trichopteran fauna among others result from the fact that some species have their southern occurrence borders in the northern Poland, whereas mountain species do not occur in the lakes of the lowlands.

The similarities between faunas of different lake type (Fig. 4) are smaller than the regional similarities (Fig. 1) which suggests that the lake character has a larger influence on the caddisflies distribution in lakes than the regional location of lakes.

The largest number of species was found in oligotrophic lakes — 104 (Table 7). The number includes 33 species of limnebiants, 24 limnephilous and the largest percentage of them is constituted by limnizens, mainly rheophilous. The large number of rheophilous limnizens is connected with mountain lakes. In mesotrophic lakes the presence of 60 species was found including 34 limnebiants, 16 limnephilous and 10 limnizens. The elodeid zone is also the habitat for many species. Seventy five caddis-fly species were found living in eutrophic lakes, including 52 species of limnebiants, 19 of limnephilous and 14 limnizens. Only 27 species live in polytrophic lakes, including 23 limnebiants, 3 limnephilous and 1 limnizen. These types of lakes have very poor elodeid zone fauna. In dystrophic lakes and peat-bog waters, 45 species were found including 21 limnebiants, 16 limnephilous and 8 limnizens. There are many tyrphophilous and acidotolerant species — 17. The caddis-fly fauna in old-river beds is similar to reduced lake fauna and especially to eutrophic lake fauna (Fig. 4). Thirty eight caddis-fly species live in old-river beds including 18 limnebiants, 8 limnephilous and 12 limnizens. *Trichoptera* of flowing lakes is very poor. There are only

19 species of caddisflies including 11 limnizens, 4 limnebiotics and 4 limnephilous. The dammed reservoir fauna is relatively similar to the mesotrophic lake fauna. Among the species that occur there, rheophilous species are significantly represented.

The research that has been conducted so far shows that habitat differentiation is one of the most important factors influencing the caddis larvae distribution in lakes. Tables 13-15 and figures 7, 16 and 17 contain information on habitual distribution. Clear differences in limnebiotic number, family structure and feeding groups among three lake zones were found (Fig. 12). The decrease in accidental species (limnizens) along the depth of the habitat and, at the same time, an increase in limnebiotic numbers is clear. It seems that the main factor determining the larvae distribution in lakes is the availability of feeding base which results from habitat lake differentiation. However, the trophy of lakes, fish and invertebrate predatory, competition between species and migration from neighbouring habitats must also be considered.

Three habitat types were distinguished in lake littoral: the shallowest littoral zone, the helophyte zone and the elodeid zone (Table 15). The species distribution is clearly related to the zones, only few species occur in two or three zone at the same time. Fifty species were found in the shallowest littoral including only 8 limnebiotics and 10 limnephilous. Most of the species in this zone belonged to limnizens (30 species). Caddis larvae inhabiting habitats such as sandy and rocky bottom, organic debris in eurittoral, logs and branches and marginal ones (spring discharge, marshes, well-heads etc.) were characterised in more detail. Fifty five species were present in the zone of helophytes (limnebiotics — 25, limnephilous — 15, limnizens — 15). The family of *Limnephilidae* was mostly represented in the group of limnephilous and limnebiotics. The fauna of rushes (mainly *Carex* sp.) and dipper zones of bulrush zones with common reed, reed-mace and bulrush were described in more detail. Forty one species of caddis-flies were found in the elodeid zone (limnebiotics — 32, limnephilous — 5, limnizens — 4). The fauna of izoetids, *Chara* sp., *Ceratophyllum* sp., *Myriophyllum* sp., *Elodea canadensis*, pondweed, *Stratiotes aloides*, muddy bottom and nimpheids were also characterised.

Based on collected information, several synecological groups were distinguished which differed in biological adjustment to life in lake, in habitual distribution and in the origin (the species of the shallowest not overgrown littoral, the species of the helophyte zone and the species of the elodeid zone). Several smaller groups were also distinguished which lie along the trophy gradient and the stability of lake habitats (Fig. 18). The differences in the average size of larvae between the dipper and the shallowest littoral, phenological differences in life cycles and taking up seasonal migration by larvae of some species are interpreted also as adjustment to pupation on water surface or overwater parts of plants and as adaptation to avoiding predators.

The influence of the lake trophy is expressed by the vertical distribution of caddis larvae (Fig. 17) and in the contents of typical species for the elodeid zone. Differences in the dominance and quantity of larvae of some species were also observed. In lakes with lower trophy, the winter quantity reduction of caddis larvae in the elodeid zone was clearly smaller than in lakes with higher trophy. During eutrophication, species characteristic for the elodeids and rheophilous species inhabiting rocky and sandy bottom in the shallowest littoral are eliminated first. Clear changes in species quantity in the zone of the helophytes are only visible in extremely eutrophicated lakes.

The present caddis-fly fauna of Polish lakes is relatively young and could be described as post-glacial. It mainly consists of species with wide range of distribution and with wide habitat preferences. The species existing in the Polish lakes to a large extent originate from small waters habitats (fens, forest pools). This is mainly true for species of the helophyte zone. A part of them apparently originates from potamal (mainly the species of the elodeids).

other from the rhitral zone (mainly the species of the not overgrown littoral). The northern origin of some species has its expression in their adjustment to life in shallow lake zones and small water-bodies.

The *Trichoptera* species inhabiting the Polish lakes recruit from taxons formed in the Tertiary, however from the genetic (origin) point of view they are species such as mountain, boreal and arboreal. The oreal species were formed in mountains and their existence in lakes is accidental. It is surely an old group adjusted to flowing waters, existing only in oligotrophic or mesotrophic lakes which, in turn, may be connected with a large amount of oxygen. From the habitual point of view, these species are related mainly to the rhitral zone. The boreal species were formed in the North Palearctic. They are adapted to life in low temperatures, in temporary pools, peat-bogs and in the helophyte zone. Some of them are small water-body limnaxens. Considering their habitats, these boreal species are tightly connected with temporary waters and marshes. The arboreal species, however, are connected with the zone of deciduous forests. They must originate from the Tertiary groups. In this group of caddis-flies clear adaptation to detritus and autumn leaf fall consumption could be observed. Limnephilids consist the largest part of the arboreal species group. They are mainly connected with the potamal and permanent still waters, to a lesser extent with small forest pools and marshes. The arboreal species have a wide geographical distribution.

This paper describes the changes in caddisflies during lake succession (Fig.19) both in the harmonic and disharmonic sequence with the attention to two main succession mechanisms such as the ability to colonise free habitats and the ability to survive in conditions of strong competition. The fauna changes during lake succession were also compared to the fauna changes in the longitudinal river zoning with attention to the similarities in trophic changes, habitat differentiation and stability. Relatively large number of limnephilous and limnaxens shows the lack of clearly adaptations to life in lake habitats which may be the result of relative young age of lakes.

It could be expected that the eurytop character of species and wide distribution extent are caddisflies adjustments to life in changing post-glacial landscape (formation and disappearance of lakes) and the landscape of river ravine on lowlands where there are flowing waters, still water reservoirs (old river-beds among them) and temporary flooding valleys exist in parallel.

SPIS TREŚCI

1. Wstęp	5
1.1. Określenie problemu badawczego	5
1.2. Jezioro jako środowisko życia larw chruścików	8
1.3. Badania faunistyczne i ekologiczne nad chruścikami jezior Europy i Polski	10
1.4. Cel i zakres pracy	13
2. Materiał i metody	15
2.1. Wprowadzenie	15
2.2. Jeziora	16
2.3. Metody analizy materiału, zastosowane metody statystyczne	24
3. Przegląd chruścików występujących w jeziorach Polski	27
3.1. Wprowadzenie	27
3.2. Przegląd systematyczny gatunków	28
3.3. Charakterystyka chruścików jeziornych	57
4. Charakterystyka rozmieszczenia chruścików w jeziorach Polski	59
4.1. Wprowadzenie	59
4.2. Geograficzne (regionalne) zróżnicowanie fauny chruścików	60
4.3. Fauna chruścików różnych typów jezior	64
4.3.1. Wprowadzenie	64
4.3.2. Chruściki jezior oligotroficzných	70
4.3.3. Chruściki zbiorników dystroficznych i torfowiskowych	72
4.3.4. Chruściki jezior mezotroficzných	75
4.3.5. Chruściki jezior eutroficzných	80
4.3.6. Chruściki jezior politroficzných	83
4.3.7. Chruściki starorzeczy	83
4.3.8. Chruściki jezior przepływowych	85
4.3.9. Podsumowanie	86
4.4. Siedliskowe rozmieszczenie chruścików (zróżnicowanie wewnątrzjeziorne).	88
4.4.1. Wprowadzenie	88
4.4.2. Chruściki siedlisk najpłytszego litoralu	101
4.4.3. Chruściki helofitów	105
4.4.4. Chruściki strefy roślinności elodeidowej	108
4.5. Grupy synekologiczne (zgrupowania)	110
4.6. Zróżnicowane strategie życia	119
5. Wpływ trofii na rozmieszczenie chruścików w jeziorach	123
6. Zmiany fauny chruścików w trakcie sukcesji jezior	127
6.1. Pochodzenie chruścików jeziornych	127

6.2. Kolonizacja jezior polodowcowych	129
6.3. Zmiany w trakcie sukcesji	131
7. Podsumowanie	137
8. Piśmiennictwo	141
9. Summary	151