WYDZIAŁ BIOLOGII
i OCHRONY ŚRODOWISKA
Uniwersytet Łódzki

Stacjonarne Studia Doktoranckie
Ekologii i Ochrony Środowiska

Maciej Jażdżewski

Porównanie strategii żerowania kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) (Pisces, Cobitidae)

Comparison of the foraging strategies of spined loach *Cobitis taenia complex* (Linnaeus, 1758) and northern golden loach *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) (Pisces, Cobitidae)

Praca doktorska

wykonana w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców Instytutu Ekologii i Ochrony Środowiska

Promotor:

- prof. dr hab. Mirosław Przybylski

Promotor pomocniczy:

- dr Eliza Szczerkowska-Majchrzak

Łódź, 2020

PODZIĘKOWANIA

Pragnę serdecznie podziękować mojemu Promotorowi, prof. dr. hab. Mirosławowi Przybylskiemu za wskazanie tematu badań, opiekę naukową na każdym etapie powstawania rozprawy doktorskiej, za pomoc i wyrozumiałość.

Mojej Promotor Pomocniczej, dr Elizie Szczerkowskiej-Majchrzak dziękuję za wielki trud włożony w oznaczenie diety kóz.

Pani dr hab. Krystynie Żuwale z Zakładu Anatomii Porównawczej Uniwersytetu Jagiellońskiego dziękuję za nieocenioną pomoc okazaną przy badaniu narządów węchu.

Kierownikowi Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców, prof. dr. hab. Andrzejowi Krukowi dziękuję za wsparcie oraz życzliwość.

Mojej drogiej Koleżance, dr Lidii Marszał oraz serdecznym Kolegom: dr. Bartoszowi Janicowi, dr. Dariuszowi Pietraszewskiemu i mgr. Szymonowi Tybulczukowi składam wyrazy wdzięczności za duchowe wsparcie oraz za pomoc w pracach terenowych i przy przygotowaniu maszynopisu.

Wszystkim Koleżankom i Kolegom z Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców pragnę podziękować za gotowość niesienia pomocy oraz przyjazną atmosferę, którą mnie otoczyli.

Mojej kochanej Rodzinie i Bliskim dziękuję za bezwarunkowe wspieranie mnie w trudnych momentach oraz za nieskończoną cierpliwość.

Mojej najdroższej Żonie Eli oraz ukochanym Dzieciom, Jasiowi i Antosiowi

Spis treści

WPROWADZENIE 6

I. Porównanie diety i aktywności żerowania kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) 10

I. 1. WSTĘP 10

I. 2. TEREN BADAŃ 16

I. 3. MATERIAŁ I METODY 17

I. 3.1. Aktywność żerowania 18

I. 3.2. Ogólna analiza diety 19

I. 4. WYNIKI 25

I. 4.1. Aktywność żerowania 25

I. 4.2. Ogólna analiza diety 27

I. 4.3. Różnice w diecie między klasami wielkości kóz w porach roku 30

I. 4.4. Preferencje siedliskowe względem wyróżnionych kategorii pokarmowych 32

I. 4.5. Analiza zawartości detrytusu w przewodach pokarmowych ryb 33

I. 4.6. Szerokość i nakładanie się niszy pokarmowej 33

I. 5. DYSKUSJA 37

I. 5.1. Aktywność żerowania 37

I. 5.2. Ogólna analiza diety 44

I. 5.3. Różnice w diecie między klasami wielkości kóz w porach roku 49

I. 5.4. Preferencje siedliskowe kóz w oparciu o wyróżnione kategorie pokarmowe 50

I. 5.5. Analiza zawartości detrytusu w przewodach pokarmowych ryb 51

I. 5.6. Szerokość i nakładanie się niszy pokarmowej 53

I. 6. LITERATURA 56

I. 7. TABELE 68

I. 8. RYCINY 74

Apendyks 1 84

II. Budowa narządów węchu kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) 86

II. 1. WSTĘP 86

II. 2. MATERIAŁ I METODY 92

II. 3. WYNIKI 94

II. 4. DYSKUSJA 96

II. 5. LITERATURA 105

II. 6. TABELE 110
II. 7. RYCINY 110
PODSUMOWANIE 113
PIŚMIENNICTWO 115
STRESZCZENIE 119
SUMMARY 122

WPROWADZENIE

Dobór naturalny sprzyja zwierzętom, które wydajnie żerują, maksymalizując stosunek korzyści do kosztów zdobywania pokarmu. Korzyści obejmują pozyskane składniki odżywcze o znaczeniu energetycznym, budulcowym i regulatorowym, podczas gdy do kosztów należy zużycie energii, czas poświęcony na zdobycie pokarmu oraz narażenie na oddziaływanie drapieżników lub pasożytów (Helfman i inni 2009). Współistniejące gatunki ewoluują pod względem efektywności wykorzystania poszczególnych zasobów, zmniejszając tym samym skutki konkurencji międzygatunkowej. Efektem konkurencji może być zróżnicowanie niszy w obrębie populacji, ale zwiększona różnorodność może wynikać również z plastyczności behawioralnej, bez konieczności powszechnie zakładanych ewolucyjnych zmian o charakterze morfologicznym i anatomicznym (Svanbäck i Bolnick 2007).

Występowanie dwóch sympatrycznych gatunków może prowadzić do różnych rodzajów koegzystencji (Ross 1986, Hartney 1989). Gatunki ryb mogą współistnieć w tym samym siedlisku dzięki drobnym różnicom w wykorzystaniu zasobów na poziomie mikrosiedliska lub w wyniku przemieszczenia jednego z nich do siedliska alternatywnego (Larson 1980, Werner i inni 1983). Należy się spodziewać, że problem współwystępowania będzie szczególnie interesujący w przypadku gatunków o bardzo zbliżonej morfologii i biologii. W polskiej ichtiofaunie do takich gatunków należą dwie ryby bentoniczne: koza *Cobitis taenia* (Linneusz, 1758) i koza bałtycka *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) z rodziny kozowatych (Cobitidae).

Ryby należące do rodzaju *Cobitis* są szeroko rozpowszechnione w Eurazji i północnej Afryce (Bănărescu 1990, Perdices i Doadrio 2001, Kottelat i Freyhof 2007). Stanowią szczególny przedmiot zainteresowań naukowców z powodu hybrydyzacji

zachodzącej pomiędzy nimi, prowadzącej do powstawania poliploidów wskutek dodania genomu innego gatunku. Badania chromosomów wykazały, że gatunki z rodzaju *Cobitis* składają się zarówno z populacji diploidalnych (jednogatunkowych), jak i hybryd diploidalno-poliploidalnych, w których osobniki jednego gatunku współwystępują z poliploidalnymi hybrydami. Ich różnorodność biologiczna jest przedmiotem intensywnych badań, które oprócz analizy morfologicznej (Vasil'eva i Vasil'ev 1998, Jeleń i inni 2008, Kotusz 2008) i molekularnej (Janko i inni 2005, 2007), obejmują również zmienność chromosomalną (Boroń 1992, 1999, 2001, 2003, Ráb i inni 2000, Boroń i inni 2006).

Na występujące w Polsce ryby z rodzaju *Cobitis* składają się diploidalne osobniki *C. taenia* oraz tri- i tetraploidalne osobniki hybrydowe powstałe między gatunkami należącymi do: *C. tanaitica, C. elongatoides* oraz *C. taenia* (Boroń 2003, Boroń i inni 2006). Rozróżnienie osobników diploidalnych od poliploidalnych możliwe jest w zasadzie tylko przy pomocy badań cytogenetycznych (Kotusz 2000, Bohlen i inni 2005). Kozy występujące na stanowisku badań (w Mysiakowcu na rzece Pilicy) były reprezentowane w 27,6% przez osobniki diploidalne, w 58,6% przez osobniki triploidalne oraz w 13,8% przez osobniki tetraploidalne (Grabowska 2013). Z tego też powodu w niniejszej pracy osobniki kóz pozyskane do badań nazwano *Cobitis taenia complex*, zgodnie z tym jak opisuje się zespoły biotypów hybrydowych i ich gatunków rodzicielskich (Janko i inni 2005).

Wszystkie gatunki należące do Cobitidae zostały w Polsce objęte ochroną gatunkową ustanowioną rozporządzeniem Ministra Środowiska z dnia 28 września 2004 r., choć koza nie należy do gatunków zagrożonych (Witkowski i inni 2009).

Ponieważ nie da się na podstawie cech morfologicznych rozróżnić hybryd z rodzaju *Cobitis* od przedstawicieli gatunków *C. taenia* i *C. elongatoides*, dlatego

ochroną gatunkową objęto wszystkie ryby z rodzaju *Cobitis* występujące w Polsce. Ich ochrona powinna polegać przede wszystkim na zachowaniu ich siedlisk. Szczególnie cenne są te stanowiska, na których stwierdzono jednogatunkowe populacje kozy *C. taenia*, ponieważ wydają się one ustępować miejsca poliploidalnym hybrydom (Boroń i inni 2011).

Koza bałtycka jest gatunkiem ponto-kaspijskim, którego północno-zachodnia granica zasięgu występowania przebiega przez Polskę. Populacje tego gatunku zasiedlające wody w Polsce jeszcze stosunkowo niedawno wyróżniano jako podgatunek kozy złotawej (*Sabanejewia aurata baltica*) (Witkowski 1994, Kottelat 1997, Witkowski i inni 2009). Stąd też w literaturze naukowej, a także w aktach prawnych spotkać można różne nazwy tego gatunku. Obecnie uznaje się, że jest to oddzielny gatunek obejmujący również populacje zasiedlające wody od Kaukazu do zlewni Morza Kaspijskiego (Perdices i inni 2003).

Występowanie kozy bałtyckiej w Polsce nie zostało w pełni poznane, głównie ze względu na jej skryty tryb życia (zagrzebuje się w podłożu). Wciąż odkrywane nowe stanowiska występowania tego gatunku świadczą o tym, że zasięg kozy bałtyckiej jest większy niż dotychczas sądzono (Boroń i inni 2011). Koza bałtycka została wpisana do Polskiej Czerwonej Księgi Zwierząt jako gatunek zagrożony wyginięciem (VU) (Witkowski i inni 2009).

Oba gatunki – koza i koza bałtycka – charakteryzują się zbliżoną morfologią, mają niewielkie rozmiary ciała oraz dolny otwór gębowy otoczony trzema parami wąsów czuciowych. Największą aktywność wykazują po zmierzchu, co pozwala sądzić, iż główną rolę w odnajdywaniu pokarmu pełni zmysł węchu. Małe, wysoko rozmieszczone oczy związane są z przystosowaniem do zakopywania się w podłożu dennym. Dlatego oba gatunki ryb spotykane są w wodach o dnie pokrytym stosunkowo

drobnym substratem nieorganicznym (Boroń 2000, Boroń i Danilkiewicz 2000a, 2000b, Boroń i inni 2002, Kotusz 2008, Pietraszewski 2015).

Pomimo podobieństw morfologicznych, pomiędzy badanymi gatunkami występują różnice w preferencjach mikrosiedliskowych. Koza bałtycka preferuje wody płynące, najczęściej o dnie pokrytym drobnym żwirem i grubym piaskiem (Pietraszewski 2015). Koza natomiast zasiedla nie tylko cieki, ale również jeziora i zbiorniki zaporowe, preferuje dno piaszczysto-muliste i dlatego też uznawana jest za gatunek ubikwistyczny (Boroń i inni 2002, Przybylski i inni 2003, Steponėnas 2003, Witkowski i inni 2009, Pietraszewski 2015).

Z powodu wciąż niewystarczającej wiedzy na temat biologii odżywiania się kozy i kozy bałtyckiej postanowiono zbadać ich aktywność żerowania oraz dietę, które zaprezentowane zostały w pierwszej części dysertacji. Na różnice w efektywności żerowania ryb wpływać mogą narządy zmysłów odpowiadające za znajdowanie pożywienia, dlatego druga część pracy dotyczy budowy narządu węchu obu gatunków.

Na wszystkie badania uzyskano pozwolenia wydane przez Lokalną Komisję Etyczną oraz Generalną Dyrekcję Ochrony Środowiska.

Praca była finansowana w ramach grantu Narodowego Centrum Nauki nr N N304 365 338, pt. „Preferencje siedliskowe kozy złotawej (*Sabanejewia aurata*) i kozy (*Cobitis taenia*)".

I. Porównanie diety i aktywności żerowania kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994)

I. 1. WSTĘP

Pozyskiwanie pokarmu ma kluczowe znaczenie dla organizmów heterotroficznych, zapewniając im energię niezbędną do utrzymania czynności życiowych, wzrostu i rozmnażania, a także jest podstawowym procesem określającym funkcjonowanie sieci pokarmowej i interakcje między gatunkami, takie jak drapieżnictwo i rywalizacja o zasoby. Prowadząc badania nad ekologią żerowania zwierząt powinno się szukać odpowiedzi na trzy podstawowe pytania: co jest spożywane, kiedy oraz w jakich ilościach (Wootton 1998). Dzięki temu możliwe będzie zdobycie informacji, m.in. na temat: podziału zasobów, preferencji siedliskowych, selekcji ofiar, drapieżnictwa, konkurencji czy też transferu energii w obrębie ekosystemów oraz pomiędzy nimi. Zagadnienia te mają dużą wartość nie tylko dla ichtiologów, lecz także dla specjalistów zajmujących się ekologią zwierząt wodnych oraz dla pracowników rybołówstwa i akwakultury przy opracowywaniu strategii ochrony ryb. Stanowią kluczowy element ochrony gatunków i ekosystemów (Braga i inni 2012, Manko 2016).

W badaniach terenowych analiza zawartości przewodów pokarmowych jest często jedyną dostępną metodą zdobycia informacji na temat ekologii odżywiania się badanych organizmów (Amundsen i inni 1996). Dokładny opis diety i sposobu żerowania ryb stanowi również podstawę badań dotyczących oddziaływań troficznych w sieciach pokarmowych rzek i jezior. Umożliwia zrozumienie wielu aspektów ekologii

ryb na poziomie osobniczym, populacji, zespołów oraz całego ekosystemu (Baker i inni 2013, Manko 2016).

Jednakże udzielenie jednoznacznych odpowiedzi często nastręcza trudności. Przede wszystkim, badania nad zawartością przewodów pokarmowych ryb opierają się na próbach, które reprezentują jedynie migawki w czasie (Baker i inni 2013). Formułowane na tej podstawie wnioski mogą okazać się prawdziwe tylko w odniesieniu do zbadanego wycinka czasu. W dodatku dokładne oznaczenie pokarmu bywa niełatwe, a czasem wręcz niemożliwe do wykonania, gdyż uzależnione jest od stopnia strawienia ofiar (Hyslop 1980). Z kolei stan zachowania pokarmu zależy od rodzaju ofiary i czasu, który upłynął od jej połknięcia, jak również od sposobu obchodzenia się z nią (maceracja pokarmu lub dzielenie na kawałki) (Scharf i inni 1997). Nieodłącznym problemem związanym z każdą metodą jest zawyżony udział wolno trawionych taksonów w diecie. Niestrawione pozostałości ofiar, w szczególności twarde części ciała, takie jak: otolity rybne, gastrolity raków, chitynowe puszki głowowe owadów, muszle mięczaków i inne części egzoszkieletu lub szkieletu, są znacznie łatwiejsze do zidentyfikowania niż pozostałości zwierząt o miękkich tkankach (Amundsen i Sánchez-Hernández 2019). Niestrawione resztki mogą być zatrzymywane w żołądku przez dłuższy okres, a ich rola w diecie będzie nieuchronnie przeszacowana w analizie zawartości przewodu pokarmowego (Jørgensen i Jobling 1988, dos Santos i Jobling 1991). Z drugiej strony, procesy trawienne i postępująca fragmentacja ofiary oraz obficie występujący śluz znacznie utrudniają identyfikację taksonomiczną (Buckland i inni 2017). Wówczas jedyną możliwością jest określenie rodzaju pokarmu w oparciu o zachowane struktury twardych części ciała (np. puszki głowowe Chironomidae).

Ontogenetyczne i sezonowe zmiany diety ryb

Prowadząc badania dotyczące żerowania ryb należy uwzględnić fakt, że wraz ze wzrostem i towarzyszącym mu zmianom morfologicznym, często dochodzi do modyfikacji ich diety, na którą również mogą nakładać się zmiany występujące wskutek dobowego lub sezonowego cyklu żerowania (Wootton 1998). Większość zmian ontogenetycznych diety jest prawdopodobnie spowodowana wzrostem wielkości jamy ustnej i poprawą zdolności ruchowych. Istotne mogą być też inne czynniki, w tym sposób użytkowania siedlisk zależny od wieku oraz dojrzewanie płciowe. Z kolei dobowe i sezonowe modyfikacje dostępności pokarmu mogą być powodowane zmianami wynikającymi z historii życia ofiar, aktywności żerowania samych ryb czy też dostępności siedlisk do żerowania (Wootton 1998, Reebs 2002).

Strategia żerowania

Wskutek działania doboru naturalnego sukces uzyskują te ryby, które optymalizując stosunek korzyści do kosztów żerują w bardziej wydajny sposób (Helfman i inni 2009). W celu zmniejszenia skutków konkurencji, w toku ewolucji gatunki lub też osobniki należące do tego samego gatunku dążą do dywersyfikacji wykorzystywanych zasobów środowiska (Svanbäck i Bolnick 2007). Można stwierdzić, że konkurencja o zasoby promuje różnorodność ekologiczną i fenotypową (Slatkin 1980, Taper i Case 1985, Bürger i Gimelfarb 2004), ponieważ rzadkie fenotypy mogą mieć dostęp do alternatywnych zasobów, unikając w ten sposób konkurencji z fenotypami występującymi częściej (Pfennig 1992, Maret i Collins 1997, Swanson i inni 2003). Prawdopodobnie najbardziej znaną konsekwencją dywersyfikacji konkurencyjnej jest międzygatunkowe przesunięcie rodzaju oddziaływań (*interspecific character displacement*) (Grant 1972, Dayan i Simberloff 2005). Z kolei konkurencja

wewnątrzgatunkowa utrzymuje zmienność wewnątrzgatunkową (Bolnick 2004, Bürger i Gimelfarb 2004), polimorfizm troficzny (Smith i Skulason 1996), a także może napędzać specjację (Rosenzweig 1978, Dieckmann i inni 2004). Należy jednak mieć na uwadze, że zwiększona różnorodność może wynikać również z plastyczności behawioralnej, bez konieczności zachodzenia ewolucyjnych zmian o charakterze morfologicznym i anatomicznym (Svanbäck i Bolnick 2007).

Realizowana strategia żerowania jest wypadkową różnych, często odmiennie oddziałujących czynników środowiska, co promuje elastyczność troficzną, którą wykazuje wiele gatunków ryb. Istnieje ona pomiędzy osobnikami, a także przejawia się w ontogenetycznych, sezonowych i dobowych zmianach diety. Ryby z tej samej populacji, z której pobrano próby w przybliżeniu w tym samym czasie i miejscu, mogą mieć istotnie różny skład diety (Bryan i Larkin 1972). Niektóre z tych różnic odzwierciedlają indywidualne zróżnicowanie fizjologicznych i morfologicznych cech badanych zwierząt (Wootton 1998).

Interakcje pokarmowe między gatunkami wydają się być szczególnie ważne w przypadku gatunków o bardzo zbliżonej morfologii, gdyż ograniczenia konstrukcyjne powodują, że takie gatunki mogą wykorzystywać bazę pokarmową w podobny sposób.

Koza (*Cobitis taenia*) i koza bałtycka (*Sabanejewia baltica*) należą do organizmów bentonicznych. Zakopują się w dnie rzek i strumieni, stąd zazwyczaj spotykane są w wodach o dnie pokrytym stosunkowo drobnym substratem nieorganicznym (Boroń 2000, Boroń i Danilkiewicz 2000a, 2000b, Boroń i inni 2002). Zarówno ich nieduże rozmiary ciała, jak i wielkość otworu gębowego ograniczają spektrum ofiar do małych bezkręgowców oraz detrytusu (Boroń i Boroń 1994, Marszał i inni 1998, 2003, Boroń i inni 2002). Przewód pokarmowy kozy i kozy bałtyckiej jest prosty i stosunkowo krótki, stanowi około 75% długości ciała (liczonej do nasady

płetwy ogonowej). Nie posiada wyraźnie wyodrębnionej części żołądkowej (Boroń i Danilkiewicz 2000a, 2000b).

Pomimo wielu podobieństw w morfologii i sposobie życia, między badanymi gatunkami stwierdzono różnice dotyczące preferencji siedliskowych. *C. taenia* należy do ryb eurytopowych, bytuje w rzekach o dnie piaszczystym lub mulisto-piaszczystym, najchętniej w miejscach o małym przepływie wody, około 0,15 m s^{-1} (maksymalnie do 0,3 m s^{-1}), a także słabo zeutrofizowane jeziora i zbiorniki zaporowe (Witkowski i inni 2009). Koza bałtycka jest gatunkiem reofilnym, preferuje wody o przepływie 0,4–0,8 m s^{-1} z dnem piaszczysto-żwirowym (Boroń 2000, Kotusz 2001).

Przeprowadzono dotychczas szereg badań na temat szeroko pojętej diety ryb należących do rodzajów *Cobitis* i *Sabanejewia*, dotyczących: składu diety i mechanizmu odżywiania (Skóra 1966, Robotham 1977, Boroń i Boroń 1994, Marszał i inni 1998), aktywności żerowania i jej zmienności w cyklu dobowym i sezonowym (Marszał i inni 2003), konkurencji z innymi gatunkami (Micetić i inni 2008), segregacji troficznej pomiędzy osobnikami młodymi a dojrzałymi płciowo (Sánchez-Carmona i inni 2008). Niemniej, o ile biologia odżywiania kozy była już przedmiotem wielu badań, ukazała się zaledwie jedna praca dotycząca żerowania kozy bałtyckiej (Marszał i inni 1998).

Cel pracy

Dotychczasowe badania nad pokarmem kozy i kozy bałtyckiej wykazują w ich diecie pewne różnice, dotyczące głównie składu gatunkowego i udziału larw ochotkowatych (Chironomidae) (Marszał i inni 1998). Larwy Chironomidae wykazują znaczne zróżnicowanie ekologiczne, a występowanie poszczególnych gatunków jest ściśle związane z typem podłoża nieorganicznego (Grzybkowska 1993). Dokładne

określenie składu treści przewodów pokarmowych obu gatunków ryb pozwoli sprawdzić, czy między gatunkami może dochodzić do interakcji konkurencyjnych, a także precyzyjnie opisać preferencje siedliskowe kozy i kozy bałtyckiej w oparciu o preferencje siedliskowe ofiar. Co więcej, w diecie kóz stwierdzano obecność detrytusu, który może być pobierany przypadkowo wraz z pokarmem lub intencjonalnie, zaś jego rola w odżywianiu tych ryb nie została wyjaśniona. Podjęte badania umożliwią również poznanie biologii żerowania kozy bałtyckiej oraz porównanie jej z biologią żerowania kozy w miejscu ich sympatrycznego występowania. Dlatego celem niniejszej części dysertacji dla obu gatunków kóz było ustalenie:

- aktywności żerowania w porach roku i cyklu dobowym,
- składu pokarmu, a także jego zmienności w zależności od rozmiarów ciała ryb oraz pory roku,
- strategii żerowania,
- udziału detrytusu w diecie,
- preferencji siedliskowych na podstawie zjadanych ofiar,
- szerokości i stopnia pokrywania się nisz pokarmowych.

I. 2. TEREN BADAŃ

Do badań wybrano odcinek rzeki Pilicy usytuowany na 102. km biegu, na wysokości wsi Mysiakowiec (N 51°34.462' E 20°20.155'), gdzie wcześniej stwierdzono występowanie obu gatunków kóz w dużym zagęszczeniu. Rzeka ta, o powierzchni zlewni 9245 km^2 i długości 333 km, stanowi najdłuższy lewy dopływ Wisły (EMPHP 2007). Stanowisko badań położone jest ok. 37 km poniżej Zbiornika Sulejowskiego, na V-rzędowym odcinku rzeki – zgodnie z klasyfikacją sieci rzecznej wg Strahlera (1957). W miejscu tym Pilica płynie naturalnym korytem o szerokości od 60 do 85 m, a jej dno ma charakter mozaikowy, tj. odznacza się znacznym zróżnicowaniem podłoża nieorganicznego, na które składają się ił, piasek, żwir, a także drobne kamienie (Ryc. 1). Sezonowo pojawiają się tu glony nitkowate oraz płaty roślinności naczyniowej, w tym przede wszystkim: rdestnicy *Potamogeton* sp., wywłócznika *Myriophyllum* sp. i moczarki kanadyjskiej *Elodea canadensis*.

Osobniki obu gatunków odławiano na głębokości 0,2-1,0 m w typowych dla nich siedliskach, czyli w łachach piasku, jakkolwiek kozę napotykano częściej w drobnocząsteczkowych frakcjach podłoża nieorganicznego, osadzonych w miejscach gdzie nurt rzeki był wolniejszy, podczas gdy kozę bałtycką znajdowano zakopaną w łachach gruboziarnistego piasku z niewielką domieszką drobnego żwiru, gdzie prędkość wody była większa (Pietraszewski 2015).

I. 3. MATERIAŁ I METODY

Odłowy kozy i kozy bałtyckiej przeprowadzono okołodobowo w trzech porach roku: wiosną (16-17 maja 2012 r.), latem (22-23 czerwca 2010 r.) i jesienią (8-9 października 2012 r.). W każdym z tych terminów ryby odławiano w strefie brzegowej (w pasie ok. 4 m od linii brzegu) z głębokości od około 1 m do 20 cm przy pomocy włoka o wymiarach 3,5 m × 1,0 m i wielkości oczek 2 mm, ciągniętego przy dnie przez dwie osoby w kierunku przeciwnym do nurtu rzeki. Metoda ta została wybrana ze względu na niewielką inwazyjność, co jest szczególnie istotne w przypadku gatunków chronionych. Każdorazowo ryby łowiono w ciągu 24 godzin, pobierając próby co trzy godziny, począwszy od godziny 12:00 (południe). W trakcie badań zebrano łącznie 24 próby, w każdej porze roku po 8 prób. W pojedynczej próbie pozyskiwano po ok. 10-12 osobników, należących do obu badanych gatunków ryb, które poddawano anestezji w roztworze benzokainy (50 mg dm^{-3}) i utrwalano w 4% roztworze formaliny. Czas pojedynczego połowu wahał się od 20 do 40 minut, wydłużając się w godzinach nocnych. Ogółem odłowiono 257 osobników kozy bałtyckiej o długości całkowitej (*LT*) od 43 do 79 mm (średnia 63 mm) oraz 283 osobniki kozy – o *LT* od 44 do 111 mm (średnia 79 mm), które następnie przyporządkowano do arbitralnie ustalonych klas wielkości (Tabela 1). W każdej porze roku dokonywano pomiarów parametrów fizycznych i chemicznych wody przy pomocy miernika wieloparametrowego WTW Multi 3430 (Niemcy): temperatury (^{o}C), nasycenia tlenem (%) i stężenia tlenu rozpuszczonego (mg O_2 dm^{-3}) (Ryc. 2). Wartości odczynu pH i konduktywności nie różniły się istotnie pomiędzy porami roku, dlatego zostały uśrednione i wynosiły odpowiednio 8,4 i 369 µS cm^{-1}. Przy pomocy młynka hydrometrycznego (Valeport, Anglia) dokonywano pomiarów prędkości nurtu wody przy dnie (m s^{-1}), która średnio

na stanowisku wynosiła 0,47 ± 0,27 m s^{-1} i również nie różniła się znacząco między porami roku.

W miejscu połowu ryb każdorazowo pobierano próby bentosu z powierzchni 40 cm^2 za pomocą chwytacza rurowego. W laboratorium próby bentosu przeglądano, a znalezione bezkręgowce utrwalano w 4% roztworze formaliny. Następnie je identyfikowano oraz zliczano liczbę osobników każdego wyróżnionego taksonu. Dostępność bazy pokarmowej przedstawiono w postaci sezonowych zmian w udziale pięciu najważniejszych taksonów ofiar stwierdzonych w podłożu (Ryc. 3).

W laboratorium złowione ryby mierzono (*LT*) z dokładnością do 1 mm, ważono (całkowita masa ciała – W_c) z dokładnością do 0,1 g, a następnie sekcjonowano. Zawartość każdego przewodu pokarmowego została wypreparowana i zważona (W_p) z dokładnością do 0,0001 g. Następnie, pod binokularem treść pokarmową rozdzielano na dwie frakcje: detrytusową – zawierającą drobiny substratu organicznego i części roślin, oraz zwierzęcą – składającą się z całych organizmów lub ich części (głów, odnóży, skrzydeł itp.). W dalszej kolejności szacowano procentowy udział obu frakcji i na tej podstawie, w oparciu o masę pokarmu (W_p) oceniano masę każdej z nich.

I. 3.1. Aktywność żerowania

Okołodobową aktywność żerowania kozy i kozy bałtyckiej analizowano na podstawie:

- udziału procentowego osobników o niepustych przewodach pokarmowych (%NPP), wyrażonego jako iloraz liczby przewodów pokarmowych z treścią pokarmową i liczby wszystkich zbadanych przewodów,

- współczynnika wypełnienia (FI) przewodu pokarmowego (Simenstad i Cailliet 1984) określonego jako:

$$FI = W_p/W_c \times 100$$

gdzie:

W_p – masa treści pokarmowej ryby (g),

W_c – masa ciała ryby (g).

Zróżnicowanie współczynnika wypełnienia pomiędzy gatunkami, porami roku i godzinami połowów analizowano wstępnie przy pomocy trójczynnikowej analizy wariancji (ANOVA III). W celu uzyskania jednorodności wariancji dane pierwiastkowano (Zar 2010). W przypadku odrzucenia hipotezy zerowej przeprowadzano analizę kontrastów (Stanisz 2007), aby ustalić, czy współczynniki wypełnienia różnią się między gatunkami kóz w badanych porach roku. Następnie – osobno dla każdej z trzech pór roku – przeprowadzono dwuczynnikową analizę wariancji (ANOVA II), aby ustalić wzorzec dobowej aktywności żerowania obydwu gatunków ryb. W przypadku odrzucenia hipotezy zerowej o równości wartości średnich, wykonywano analizę wielokrotnych porównań – test *post-hoc* HSD (Honest Significant Difference) Tukeya.

I. 3.2. Ogólna analiza diety

Wyodrębnioną frakcję zwierzęcą identyfikowano do możliwie najniższych kategorii taksonomicznych przy użyciu mikroskopu stereoskopowego NIKON SMZ 1000 (wybór powiększenia od 8 do 80 razy zależał od wielkości oznaczanego taksonu). Larwy Chironomidae oznaczano do gatunku lub rodzaju, gdyż stanowią dominującą kategorię pokarmową w diecie kóz (Boroń i Boroń 1994, Marszał i inni 1998), a ich chitynowe części (szczególnie puszki głowowe) stosunkowo dobrze się zachowują

w przewodach pokarmowych. Ponadto często są związane z konkretnym typem podłoża, co pozwoli sprawdzić, czy istnieją różnice pomiędzy badanymi gatunkami ryb dotyczące rodzaju substratu, na którym one żerują.

Ofiary liczono (N_i) oraz wolumetrycznie szacowano ich udział procentowy w treści przewodu pokarmowego danej ryby, po czym w oparciu o łączną masę frakcji zwierzęcej obliczano masę (g) wyróżnionych taksonów ofiar (Hyslop 1980).

Aby sprawdzić, czy liczba ofiar stwierdzonych w przewodach pokarmowych ryb różni się między porami roku oraz między gatunkami, przeprowadzono dwuczynnikową analizę wariancji ANOVA II. Następnie wykonano analizę wielokrotnych porównań testem *post-hoc* Newmana-Keulsa, aby ustalić w których porach roku średnie liczby ofiar różnią się.

Dla każdej wyróżnionej grupy osobników (gatunek × klasa wielkości) obliczano:

- wartość średnią (± odchylenie standardowe SD) udziału kategorii pokarmowej *i* w całkowitej masie pokarmu frakcji zwierzęcej ($\%B_i$),
- częstość występowania kategorii *i* w przewodach pokarmowych ryb ($\%F_i$) (Hyslop 1980),
- indeks ważności diety (Index of Relative Importance, Pinkas 1971), wg wzoru:

$$IRI_i = (N_i + B_i) \times F_i, \text{ gdzie:}$$

N_i – udział kategorii pokarmowej *i* w całkowitej liczebności ofiar,

B_i – udział kategorii pokarmowej *i* w całkowitej masie pokarmu frakcji zwierzęcej.

Następnie IRI przeliczano na wartości procentowe (%IRI).

Strategie żerowania kozy bałtyckiej i kozy analizowano przy pomocy graficznej metody Costello (1990) z modyfikacją Amundsena i innych (1996). Uwzględniono tylko te kategorie pokarmowe, dla których wartość indeksu ważności

diety (%IRI) była większa od 1% przynajmniej dla jednego z gatunków kóz. Ten sam zestaw 12 najważniejszych kategorii pokarmowych był przedmiotem wszystkich kolejnych analiz.

Różnice w diecie między klasami wielkości kóz w porach roku

Różnice w diecie badanych klas wielkości obu gatunków ryb w porach roku analizowano za pomocą jednoczynnikowej permutacji analizy podobieństwa (ANOSIM) w oparciu o definicję podobieństwa Braya-Curtisa (Clarke 1993). ANOSIM jest analogiczną procedurą do jednoczynnikowej analizy wariancji (ANOVA) z wykorzystaniem permutacji wykonywanych na macierzy podobieństwa rangowego prób (Clarke 1993). W tej procedurze statystyka R zapewnia bezwzględną miarę rozdzielania grup. Wartości R mieszczą się między 0, gdy grupy są nie do odróżnienia, a wartością 1, gdy wszystkie podobieństwa w obrębie grup są mniejsze niż podobieństwo między grupami (Clarke i Warwick 1994). Po stwierdzeniu istotności różnic w składzie pokarmu badanych grup ryb stosowano test *post-hoc* Bonferroniego, aby sprawdzić które grupy różnią się.

W celu wskazania komponentów diety odpowiedzialnych za wzorce wykryte za pomocą metody ANOSIM, wykorzystano analizę SIMPER (Clarke 1993). Pozwala ona ustalić średnie różnice między gatunkami ryb i wyznaczyć kategorie pokarmowe, które w największym stopniu przyczyniły się do odmienności diety analizowanych grup ryb.

Preferencje siedliskowe kóz względem wyróżnionych kategorii pokarmowych

Na podstawie danych literaturowych obecne w przewodach pokarmowych ofiary przypisano do typu podłoża, w którym najczęściej występują (Tabela 2).

Następnie za pomocą ANOSIM analizowano różnice w diecie ryb na podstawie wyodrębnionych 7 grup funkcjonalnych ofiar oraz detrytusu w oparciu o definicję podobieństwa zbiorów Braya-Curtisa. Z zastosowaniem analizy procentowego podobieństwa SIMPER sprawdzano zróżnicowanie udziału ofiar o określonych preferencjach siedliskowych w pokarmie między klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej.

Analiza zawartości detrytusu w przewodach pokarmowych ryb

Frakcja detrytusu w dużej ilości obecna w treści pokarmowej, analizowana była niezależnie od innych komponentów pokarmu. W celu ustalenia czy detrytus jest przypadkowym czy intencjonalnym komponentem treści przewodów pokarmowych, zróżnicowanie procentowego udziału detrytusu w przewodach pokarmowych w trzech porach roku pomiędzy gatunkami analizowano przy pomocy dwuczynnikowej analizy wariancji (ANOVA II). Nie brano pod uwagę pustych przewodów pokarmowych. W celu uzyskania jednorodności wariancji oraz normalności rozkładu dane transformowano z użyciem funkcji arcus sinus (Zar 2010). Po stwierdzeniu istotnego zróżnicowania udziału detrytusu w pokarmie ryb, wykonywano analizę wielokrotnych porównań testem *post-hoc* Newmana-Keulsa, aby ustalić które wartości średnie różnią się. Następnie, oddzielnie dla obu gatunków kóz, przeprowadzono analizę korelacji między udziałem detrytusu i pozostałych kategorii pokarmowych w treści przewodów pokarmowych, aby zweryfikować czy detrytus jest pobierany intencjonalnie (wówczas brak korelacji), czy też przypadkowo (dodatnia korelacja) wraz z określoną kategorią pokarmową podczas żerowania.

Szerokość i nakładanie się niszy pokarmowej

Wszystkie analizy przeprowadzono na udziałach masy poszczególnych kategorii pokarmowych w całkowitej masie frakcji zwierzęcej.

Szerokość niszy pokarmowej każdej wyróżnionej grupy ryb wyrażono w postaci indeksu Levinsa (D):

$D = 1 / \Sigma p_i^2$

oraz indeksu różnorodności Shannona-Wienera (H'):

$H' = -\Sigma p_i \times \log p_i$

gdzie:

p_i – udział kategorii pokarmowej *i* we frakcji zwierzęcej treści przewodu pokarmowego ryby.

Indeks Levinsa przyjmuje wartości maksymalne równe liczbie wszystkich kategorii pokarmowych (S) przy równym udziale kategorii pokarmowych w diecie, a wartości minimalne (D = 1), gdy w diecie występuje tylko jedna kategoria pokarmowa. Z kolei indeks Shannona-Wienera może przyjmować wartości od 0 do logS (Krebs 1999).

Obliczono również wartości standaryzowane tych indeksów:

$Ba = (D -1) / (S-1)$

$J' = H' / \log S$

Dla obu indeksów szerokości niszy pokarmowej obliczono wartości średnie, błędy standardowe (se) oraz 95% przedziały ufności (95% C.L.) z wykorzystaniem techniki randomizacji danych *jack-knife* (Magurran 2004). Zróżnicowanie wartości tych indeksów pomiędzy klasami wielkości badanych gatunków w porach roku analizowano przy pomocy nieparametrycznej jednoczynnikowej analizy wariancji (test Kruskala-Wallisa) oraz testem *post-hoc* Dunna (Zar 2010).

W celu obliczenia stopnia zachodzenia diety między kozą i kozą bałtycką zastosowano metodę Schoenera (1970):

$$C_{xy} = 1 - 0{,}5 \times \left(\sum_i \left| P_{xi} - P_{yi} \right| \right)$$

gdzie:

P_{xi} – udział kategorii pokarmowej *i* we frakcji zwierzęcej przewodu pokarmowego gatunku *x*,

P_{yi} – udział kategorii pokarmowej *i* we frakcji zwierzęcej przewodu pokarmowego gatunku *y*.

C_{xy} (indeks zachodzenia diety, Schoenera) przyjmuje wartość od 0 (co oznacza brak nakładania się diety) do 1 (całkowite nakładanie), przy czym wartość większa od 0,6 uważana jest za biologicznie istotną (Wallace 1981).

Zachodzenie diety między gatunkami oraz klasami wielkości ryb obliczono jako wartości średnie indeksu Schoenera wraz z błędami standardowymi (se) w oparciu o technikę randomizacji danych *jack-knife* (Magurran 2004), a następnie jednostronnym testem t-Studenta sprawdzano, czy wartości indeksu zachodzenia diety są w sposób istotny większe od 0,6.

Wszystkie wielowariantowe techniki analizowania danych dotyczących diety (ANOSIM, SIMPER) przeprowadzono przy użyciu oprogramowania PAST v. 3,15 (Hammer i inni 2001). Pozostałe analizy statystyczne wykonano przy użyciu pakietu STATISTICA (StatSoft 2011).

I. 4. WYNIKI

I. 4.1. Aktywność żerowania

Przy pomocy analizy ANOVA III wykazano, że na zróżnicowanie współczynników wypełnienia miały istotny wpływ wszystkie zmienne: gatunek ($F_{1, 442} = 121,74$; $p < 0,001$), godzina połowu ($F_{7, 442} = 8,45$; $p < 0,001$) oraz pora roku ($F_{2, 442} = 137,29$; $p < 0,001$). Istotną interakcję stwierdzono jedynie pomiędzy dwiema ostatnimi zmiennymi ($F_{14, 442} = 3,06$; $p < 0,001$). Analiza kontrastów wykazała, że wartości średnie współczynnika wypełnienia w obrębie danego gatunku nie różniły się między wiosną i latem, natomiast takie różnice stwierdzono jesienią (linia ciągła oznacza brak różnic między gatunkami w porach roku):

$\underline{CT_W CT_L}$ $\underline{SB_W SB_L}$ $\underline{CT_J}$ $\underline{SB_J}$

O każdej porze roku wartości FI dla kozy bałtyckiej były wyższe niż dla kozy, przy czym najwyższe wartości współczynnika wypełnienia dla obu gatunków zaobserwowano wiosną i latem, najniższe zaś jesienią (Ryc. 4).

Wiosną analiza zróżnicowania współczynników wypełnienia (ANOVA II) oddzielnie w poszczególnych porach roku wykazała, że wartości średnie FI różniły się zarówno między gatunkami ($F_{1, 150} = 63,250$; $p < 0,001$), jak i godzinami poboru prób ($F_{7, 150} = 2,273$; $p = 0,032$) oraz że brak było interakcji między tymi zmiennymi ($F_{7, 150} = 0,964$; $p = 0,460$). W każdej godzinie poboru prób wartości współczynnika wypełnienia były wyższe dla kozy bałtyckiej i wyniosły średnio (± SD) 1,07 ± 0,34, natomiast dla kozy 0,61 ± 0,42 (Ryc. 5). W przypadku kozy bałtyckiej wartości współczynnika FI w poszczególnych godzinach nie różniły się od siebie, z wyjątkiem 18:00 i 21:00, kiedy to były najniższe (Ryc. 5a). Równocześnie wszystkie osobniki kozy bałtyckiej miały wypełnione przewody pokarmowe (Ryc. 5a). Dla kozy niższe wartości współczynnika FI stwierdzono od 12:00 do 21:00, zaś proporcja osobników

z treścią pokarmową (%NPP) wahała się od 60 do 100% i tylko o 6:00 wszystkie osobniki miały treść pokarmową (Ryc. 5b). Analiza wielokrotnych porównań (test *post-hoc* HSD Tukeya) wykazała, że w istotne różnice między badanymi gatunkami obserwowano o 12:00 i 15:00.

Latem, tj. w okresie najdłuższego dnia, wartość indeksu wypełnienia również zależała od pory dnia ($F_{7,\ 149}$ = 10,725; p < 0,001) i różniła się wyraźnie między gatunkami ($F_{1,\ 149}$ = 5,984; p < 0,001). O każdej porze doby współczynnik wypełnienia kozy bałtyckiej przyjmował większą wartość niż kozy (średnia ± SD odpowiednio: 1,02 ± 0,42 i 0,66 ± 0,50) (Ryc. 6). W przypadku kozy bałtyckiej najwyższe wartości FI odnotowano od godziny 3:00 do 12:00, a najniższą o godzinie 15:00 (Ryc. 6a). Dla kozy zaobserwowano wysokie wartości FI od godziny 0:00 do 12:00 (Ryc. 6b). Współczynnik wypełnienia wyraźnie przyjmował niższe wartości w godzinach popołudniowych, czyli o 15:00 i 18:00, po czym ponownie wzrastał o 21:00 (Ryc. 6b). Test wielokrotnych porównań (HSD Tukeya) wykazał, że istotne różnice między badanymi gatunkami obserwowano o 9:00, 12:00 i 18:00.

Porównując zróżnicowanie współczynnika wypełnienia latem, można zauważyć podobny wzorzec okołodobowej aktywności żerowania pomiędzy badanymi gatunkami ryb. Obie kozy przestawały intensywnie żerować ok. godziny 15:00, przy czym koza bałtycka rozpoczynała żerowanie wcześniej niż koza, o czym świadczy wzrost wartości współczynnika FI o godz. 18:00, a więc o godzinie, w której dla kozy odnotowano najniższą jego wartość (Ryc. 6). Taki wzorzec aktywności żerowania potwierdzony został również zróżnicowaniem proporcji pustych przewodów pokarmowych obu gatunków (Ryc. 6). W przypadku kozy bałtyckiej, jedynie w próbie z godz. 15:00 odnotowano 20% osobników bez treści pokarmowej (Ryc. 6a), podczas gdy dla kozy we wszystkich analizowanych porach doby obserwowano zmienną liczbę osobników

o pustych przewodach pokarmowych, a ich największą liczbę odnotowano w próbach pobranych o godzinie 15:00 i 18:00 (Ryc. 6b).

Jesienią na zróżnicowanie wartości współczynnika FI miał wpływ gatunek ($F_{1, 143} = 3{,}586$; $p < 0{,}001$), natomiast nie odnotowano wpływu pory dnia ($F_{7, 143} = 0{,}794$; $p = 0{,}593$). Podobnie jak w przypadku poprzednich pór roku nie stwierdzono istotnych interakcji gatunek × godzina ($F_{7, 143} = 1{,}132$; $p = 0{,}346$). Oba gatunki, oprócz ogólnie dużego spadku intensywności żerowania, wykazywały silne zróżnicowanie wartości współczynnika wypełnienia (Ryc. 7). Wartości FI były średnio wyższe u kozy bałtyckiej (0,38 ± 0,48) niż u kozy (0,08 ± 0,22). Test wielokrotnych porównań wykazał, że różnice w wartościach współczynnika wypełnienia między kozą i kozą bałtycką występowały jedynie w godzinach: 6:00, 9:00 i 18:00. Ponadto, jesienią odnotowano największy udział osobników z pustymi przewodami pokarmowymi. W przypadku kozy bałtyckiej pokarmu nie posiadało od 50% osobników (w godzinach 21:00 – 06:00) do 80% osobników (o godzinie 18:00) (Ryc. 7a). U kozy, proporcja ta zmieniała się od 60 do nawet 100% osobników w próbach zebranych o godzinie 9:00 i 18:00 (Ryc. 7b).

I. 4.2. Ogólna analiza diety

Liczba zjadanych ofiar

Na zróżnicowanie liczby ofiar w przewodach pokarmowych ryb wpływ miał zarówno gatunek ($F_{1, 534} = 51{,}29$; $p < 0{,}001$), jak i pora roku ($F_{2, 534} = 69{,}96$; $p < 0{,}001$). Stwierdzono również istotną interakcję gatunek × pora roku ($F_{2, 534} = 8{,}29$; $p < 0{,}001$). Średnia (± SD) liczba ofiar w przewodach pokarmowych kozy bałtyckiej była istotnie wyższa niż u kozy i wynosiła wiosną: 139,4 ± 13,0, a latem 97,0 ± 8,8, podczas gdy u kozy odpowiednio: 68,7 ± 9,4 i 39,3 ± 4,7. Jesienią nie stwierdzono istotnej różnicy

w liczbie ofiar między gatunkami. Zarówno w przypadku kozy, jak i kozy bałtyckiej liczba ofiar istotnie malała od wiosny do jesieni (test *post-hoc* Newmana-Keulsa) (Ryc. 8).

Skład taksonomiczny diety ryb

W przewodach pokarmowych zarówno kozy, jak i kozy bałtyckiej wyróżniono po 33 kategorie pokarmowe. Wiosną i latem oba gatunki miały podobną liczbę oznaczonych taksonów ofiar, przy czym latem było ich najwięcej, a najmniej jesienią. Ponadto wiosną i latem nie było różnicy między gatunkami w liczbie taksonów ofiar. Różnica pojawiła się jesienią, kiedy osobniki kozy miały dietę mniej różnorodną niż osobniki kozy bałtyckiej. Biorąc pod uwagę klasy wielkości ryb, u *S. baltica* nie stwierdzono różnicy w liczbie taksonów ofiar w pokarmie pobieranym przez ryby małe (SB-a) i duże (SB-b). U *C. taenia* wraz z wielkością ciała rosła liczba kategorii ofiar, ale prawidłowość ta była lepiej widoczna wiosną i jesienią (Ryc. 9).

W diecie obu gatunków ryb dominowały Chironomidae („Chironomidae wszystkie"), a także larwy Simuliidae. Te dwie kategorie stanowiły łącznie 60% masy pokarmu u kozy bałtyckiej, występując odpowiednio u 81% i 61% osobników. U kozy odnotowano znacznie mniejszy udział wagowy dominujących kategorii ofiar (35%), zaś częstość ich występowania w pokarmie również była mniejsza (Chironomidae u 55%, a Simuliidae u 40% osobników) (Tabela 2). Kolejne taksony o znaczącym udziale i frekwencji w diecie obu gatunków ryb stanowiły Cladocera oraz Ephemeroptera, które jednak w przypadku kozy bałtyckiej miały wyższe wartości od kozy. Spośród Chironomidae, w diecie kozy bałtyckiej największy udział i zarazem frekwencję miały: *Cricotopus* oraz *Synorthocladius semivirens*, a wysoką frekwencję *Cladotanytarsus* i *Rheocricotopus*. Dieta kozy odznaczała się stosunkowo dużym udziałem i frekwencją

rodzajów *Procladius* oraz *Cricotopus*, i frekwencją *Cladotanytarsus* oraz *Synorthocladius semivirens* (Tabela 2). W przewodach pokarmowych kozy nie natrafiono na larwy ochotek z rodzaju *Endochironomus*, a u kozy bałtyckiej nie napotkano ofiar z rodziny Gammaridae. Dane dotyczące diety ryb w klasach wielkości umieszczone zostały w Apendyksie 1.

Indeks ważności diety

Wyróżniono 12 kategorii pokarmowych, których wartość indeksu ważności diety (IRI) była wyższa od 1% przynajmniej dla jednego z badanych gatunków ryb (Ryc. 10). Zarówno dla kozy bałtyckiej, jak i kozy, największe znaczenie miały ochotkowate („Chironomidae wszystkie", obejmujące wszystkie kategorie należące do Chironomidae) (Tabela 2). Kolejne kategorie o wysokim IRI dla obu gatunków ryb stanowiły Simuliidae i *Cricotopus* (Tabela 2). W diecie kozy bałtyckiej dodatkowo duże znaczenie miały larwy Chironomidae z gatunku *S. semivirens* i rodzaju *Rheocricotopus*, zaś dla kozy skorupiaki Cladocera i Copepoda oraz larwy Chironomidae: *Procladius* i *Chironomus* (Ryc. 10).

Strategia żerowania

W oparciu o graficzną metodę Costello (1990) z poprawkami Amundsena i innych (1996) oba gatunki kóz zaklasyfikowano do generalistów, gdyż wszystkie kategorie pokarmowe znajdowały się w dolnej części wykresu (Ryc. 11). Podobieństwo ich diety przejawiało się w udziale dwóch dominujących kategorii ofiar, czyli larw Simuliidae oraz Chironomidae. Jednakże bardziej szczegółowa analiza taksonów ochotek i pozostałych kategorii ofiar uwidoczniła znaczne różnice międzygatunkowe w diecie. Przede wszystkim, nawet przy podobnym udziale w ogólnej biomasie

pokarmu, taksony takie jak: *Cricotopus, S. semivirens, Chironomus, Rheocricotopus* częściej występowały w przewodach pokarmowych kozy bałtyckiej. Jedyną kategorią znacznie częściej spotykaną u kozy (i jednocześnie o wyższym udziale % biomasy) był *Procladius* (Ryc. 11).

Reasumując, dieta badanych gatunków kóz w niewielkim stopniu różniła się udziałami w biomasie poszczególnych kategorii pokarmowych, a zdecydowanie bardziej różniła się pod względem częstości występowania danych kategorii ofiar.

I. 4.3. Różnice w diecie między klasami wielkości kóz w porach roku

We wszystkich porach roku, w których przeprowadzono badania, występowały istotne różnice w diecie pomiędzy wyznaczonymi klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej. Wiosną analiza podobieństwa składu pokarmu (ANOSIM) wykazała, że różnice w diecie badanych grup ryb były istotne ($R = 0{,}135$; $p < 0{,}001$). Test porównań wielokrotnych Bonferroniego wykazał brak różnic w diecie pomiędzy obiema klasami wielkości kozy bałtyckiej, ale duże osobniki tego gatunku (*SB*-b) różniły się składem diety od wszystkich klas kozy (*CT*), zaś małe osobniki kozy bałtyckiej (*SB*-a) różniły się od małych osobników kozy (*CT*-a). Nie stwierdzono różnic między klasami wielkości w przypadku kozy. Małe osobniki kozy bałtyckiej oraz średnie i duże osobniki kozy również nie wykazywały różnic w diecie. Wyniki testu Bonferroniego przedstawiono poniżej w formie graficznej (linia ciągła oznacza brak różnic między wyróżnionymi klasami): *SB*-b *SB*-a *CT*-c *CT*-b *CT*-a

Analiza niepodobieństwa diety ryb SIMPER (Tabela 3) wykazała, że kategorią pokarmową, która miała najwyższy średni wskaźnik niepodobieństwa, były larwy Simuliidae. Dodatkowo, ta kategoria pokarmu wraz z trzema kolejnymi, tj. *Synorthocladius semivirens*, wylinkami Chironomidae oraz Cladocera, łącznie miała

udział na poziomie ponad 70% w wyjaśnieniu różnic pomiędzy poszczególnymi klasami wielkości obu gatunków ryb. Simuliidae, *Synorthocladius semivirens* oraz *Cricotopus* wykazywały kilkakrotnie większy udział w diecie kozy bałtyckiej niż u kozy. Cladocera i Copepoda, których łączny udział w analizie niepodobieństwa diety badanych grup ryb wynosił 17,8%, miały dużo większe znaczenie w diecie kozy niż kozy bałtyckiej (Tabela 3).

Latem skład diety badanych kóz istotnie się różnił ($R = 0{,}107$; $p < 0{,}001$). Małe osobniki kozy bałtyckiej (*SB*-a) różniły się od wszystkich pozostałych klas wielkości ryb, które nie różniły się istotnie między sobą: *SB*-a | *SB*-b *CT*-c *CT*-b *CT*-a

Podobnie jak wiosną, latem największy udział w występowaniu różnic pomiędzy klasami wielkości ryb miały larwy Simuliidae, które wraz z kolejnymi kategoriami: Ephemeroptera, *Procladius* i *Cricotopus*, odpowiadały za ponad 75% różnic w diecie badanych grup ryb. Takie kategorie jak: *S. semivirens, Cladotanytarsus* oraz *Rheocricotopus* miały nawet kilkakrotnie większy udział w diecie kozy bałtyckiej niż w diecie kozy (Tabela 4).

Jesienią zróżnicowanie diety badanych ryb ($R = 0{,}097$; $p < 0{,}001$) wynikało z różnic w składzie pokarmu między średnimi osobnikami kozy bałtyckiej (*SB*-b) a wszystkimi klasami wielkości kozy (*CT*) oraz między małymi osobnikami kozy bałtyckiej (*SB*-a) a dużymi osobnikami kozy (*CT*-c). Nie stwierdzono istotnych różnic pomiędzy klasami wielkości osobników kozy bałtyckiej oraz między osobnikami kozy. Małe osobniki kozy bałtyckiej (*SB*-a) nie różniły się od małych (*CT*-a) i średnich osobników kozy (*CT*-b): *SB*-b *SB*-a *CT*-a *CT*-b *CT*-c

O tej porze roku, odmiennie niż wiosną i latem, za różnice diety pomiędzy badanymi klasami wielkości gatunków ryb odpowiadały głównie Cladocera, *Cricotopus* oraz Copepoda. Te trzy kategorie pokarmowe łącznie miały ponad 72% udział

w wyjaśnieniu różnic w diecie ryb, jednak udział Cladocera i *Cricotopus* wraz z wylinkami Chironomidae był znacznie wyższy w diecie kozy bałtyckiej niż w diecie kozy. Z kolei Copepoda miały szczególnie duże znaczenie w diecie małych i średnich kóz (*CT*-a i *CT*-b) (Tabela 5).

I. 4.4. Preferencje siedliskowe względem wyróżnionych kategorii pokarmowych

Pomiędzy klasami wielkości ryb występowały istotne różnice w preferencjach siedliskowych ofiar (ANOSIM, R = 0,082; p < 0,001). Za pomocą testu wielokrotnych porównań stwierdzono, iż małe i średnie kozy (*CT*-a i *CT*-b) różniły się od kóz o analogicznej wielkości (*SB*-a i *SB*-b). Poza tym, że duże kozy (*CT*-c) różniły się od wszystkich pozostałych klas wielkości ryb, nie znaleziono różnic pomiędzy klasami w obrębie gatunków: *CT*-a *CT*-b *CT*-c *SB*-a *SB*-b

Analiza niepodobieństwa preferencji siedliskowych ofiar ryb SIMPER wykazała, że największy wpływ na wyjaśnienie różnic miał detrytus (34,6%), przy czym większą zawartość detrytusu stwierdzono u kozy, zaś u kozy bałtyckiej była ona około o połowę mniejsza (Tabela 6). Zróżnicowanie zawartości detrytusu między klasami wielkości ryb w obrębie gatunków było nieznaczne. Wyjątkiem były duże kozy (*CT*-c), które w diecie miały wyraźnie większy udział detrytusu (56,8%) od pozostałych kóz. Udział ofiar związanych z roślinnością, żwirem i mułem był większy u kozy bałtyckiej, a razem odpowiadały one w ponad 50% za różnice w diecie. Udział ofiar związanych z mułem i grubocząsteczkową materią organiczną (CPOM), których łączny wkład w zróżnicowanie diety był nieznaczny (< 5%), był większy u kozy.

I. 4.5. Analiza zawartości detrytusu w przewodach pokarmowych ryb

Na zróżnicowanie udziału detrytusu w przewodach pokarmowych ryb wpływ miał zarówno gatunek ($F_{1, 338}$ = 42,58; $p < 0,001$), jak i pora roku ($F_{2, 338}$ = 31,32; $p < 0,001$). Stwierdzono także interakcję gatunek × pora roku ($F_{2, 338}$ = 16,40; $p < 0,001$). Średni udział detrytusu w treści przewodów pokarmowych kozy był wyższy niż u kozy bałtyckiej (odpowiednio: 43,93 ± 2,83 i 29,87 ± 2,06). U kozy zawartość detrytusu wzrastała od wiosny do jesieni, zaś u kozy bałtyckiej od wiosny do lata (Ryc. 12). Za pomocą testu *post-hoc* Newmana-Keulsa wykazano, że udział detrytusu w treści pokarmowej kozy bałtyckiej był istotnie mniejszy wiosną, a istotnie większy u kozy jesienią. Latem udział detrytusu nie różnił się między gatunkami. Ponadto u osobników kozy nie stwierdzono różnic pomiędzy wiosną i latem, a w przypadku kozy bałtyckiej między latem i jesienią: $\underline{SB_{W}}\ \underline{SB_{L}\ SB_{J}\ CT_{W}\ CT_{L}}\ \underline{CT_{J}}$

Analiza korelacji procentowego udziału detrytusu w treści przewodów pokarmowych z udziałem ofiar wiosną wykazała jedynie dwie istotne wartości (negatywną korelację z Simuliidae u kozy oraz dodatnią korelację z *Procladius* u kozy bałtyckiej). Liczne korelacje udziału detrytusu z kategoriami pokarmu stwierdzono latem (14) i jesienią (8) w przypadku kozy. W obu porach roku dla kozy bałtyckiej stwierdzono tylko pojedyncze korelacje (Tabela 7).

I. 4.6. Szerokość i nakładanie się niszy pokarmowej

Pomiędzy badanymi gatunkami kóz stwierdzono zachodzenie diety, $C_{CT:SB}$ = 0,70 ± 0,03 (indeks Schoenera), co stanowi wartość istotną biologicznie (Wallace 1981).

Wiosną wartości indeksu Schoenera obliczone pomiędzy klasami wielkości ryb w poszczególnych porach roku, wykazały zachodzenie diety (wyrażone wartością

indeksu > 0,6) pomiędzy małymi i dużymi oraz średnimi i dużymi osobnikami kozy (kolejno: *CT*-a i *CT*-c oraz *CT*-b i *CT*-c), a także między średnimi osobnikami kozy i kozy bałtyckiej (*CT*-b i *SB*-b) oraz małymi i średnimi osobnikami kozy bałtyckiej (*SB*-a i *SB*-b) (Tabela 8). Jednak istotnie wyższą wartość zachodzenia diety od 0,6 stwierdzono jedynie w przypadku tej ostatniej pary $C_{SB\text{-a}:SB\text{-b}} = 0,9$ (Tabela 8).

Latem zachodzenie diety stwierdzono pomiędzy wszystkimi klasami wielkości obu gatunków ryb, ale istotnie wyższą wartość indeksu Schoenera od 0,6 wykazano dla małych i dużych osobników kozy ($C_{CT\text{-a}:CT\text{-c}} = 0,9$) oraz średnich osobników kozy i kozy bałtyckiej ($C_{CT\text{-b}:SB\text{-b}} = 0,9$) (Tabela 8).

Jesienią zachodzenie diety wykazano pomiędzy małymi i średnimi oraz średnimi i dużymi osobnikami kozy (odpowiednio: *CT*-a i *CT*-b oraz *CT*-b i *CT*-c), a także między małymi i średnimi osobnikami kozy bałtyckiej (*SB*-a i *SB*-b), jednak żadna z otrzymanych wartości indeksu Schoenera nie była istotnie wyższa od 0,6 (Tabela 8).

W tej części nie zostały uwzględnione ryby złowione jesienią, ze względu na duży udział w próbie osobników o pustych przewodach pokarmowych, co uniemożliwiło przeprowadzenie wiarygodnej analizy szerokości niszy pokarmowej (por. rozdz. I. 4.1. Aktywność żerowania).

Szerokość niszy pokarmowej, mierzona standaryzowanym indeksem Levinsa (Ba), różniła się istotnie między gatunkami (ANOVA $F_{1,\ 379} = 27,14$; $p < 0,001$). Wartość tego indeksu (średnia ± SD) była wyższa w przypadku kozy i wynosiła: $Ba_{CT} = 0,24 \pm 0,02$, a dla kozy bałtyckiej: $Ba_{SB} = 0,10 \pm 0,02$. Wszystkie klasy wielkości kozy miały większe średnie wartości standaryzowanego indeksu Levinsa od klas kozy bałtyckiej, a największe wartości miały duże kozy ($Ba_{CT\text{-c}} = 0,30 \pm 0,02$), zaś najmniejsze małe kozy bałtyckie ($Ba_{SB\text{-}a} = 0,09 \pm 0,02$) (Tabela 9).

Standaryzowany indeks Levinsa istotnie różnił się pomiędzy klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej w badanych porach roku (wiosną: test Kruskala-Wallisa $H_{4, 214} = 52{,}63$; $p < 0{,}001$; latem: $H_{4, 214} = 27{,}86$; $p < 0{,}001$).

Wiosną wartość standaryzowanego indeksu Levinsa małych osobników kozy bałtyckiej (*SB*-a) różniła się od małych i dużych osobników kozy (*CT*-a i *CT*-c) (test *post-hoc* Dunna). Wartość tego samego indeksu dla średnich osobników kozy bałtyckiej (*SB*-b) różniła się od wartości wszystkich trzech klas wielkości kozy (*CT*-a, *CT*-b i *CT*-c). Nie stwierdzono istotnych różnic w indeksie Ba pomiędzy klasami wielkości osobników należących do tego samego gatunku: *SB*-b *SB*-a *CT*-b *CT*-a *CT*-c

Latem indeks Levinsa różnił się istotnie jedynie pomiędzy małymi osobnikami kozy bałtyckiej (*SB*-a) a małymi i dużymi osobnikami kozy (*CT*-a i *CT*-c):

SB-a *SB*-b *CT*-b *CT*-a *CT*-c

Średnia wartość indeksu równomierności Pielou (J') była najwyższa u małych osobników, a najniższa u średnich osobników, niezależnie od gatunku. W przypadku kozy wartości indeksu J' były mało zróżnicowane między klasami wielkości (Tabela 9). Podobnie jak w przypadku szerokości niszy pokarmowej opisanej indeksem Levinsa, również indeks Pielou wykazywał istotne zróżnicowanie pomiędzy klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej w poszczególnych porach roku (wiosną: $H_{4, 214} = 44{,}67$; $p < 0{,}001$; latem: $H_{4, 214} = 90{,}42$; $p < 0{,}001$).

Wiosną wartość tego indeksu dla średniej wielkości osobników kozy bałtyckiej (*SB*-b) różniła się od wartości wszystkich trzech klas wielkości kozy (*CT*-a, *CT*-b i *CT*-c). Nie stwierdzono istotnych różnic wartości indeksu J' pomiędzy klasami wielkości osobników należących do tego samego gatunku:

SB-b *SB*-a *CT*-a *CT*-b *CT*-c

Latem wartość indeksu Pielou dla małych osobników kozy bałtyckiej (*SB*-a) różniła się od wszystkich pozostałych klas wielkości. Dodatkowo, małe osobniki kozy (*CT*-a) różniły się wartością indeksu równomierności od dużych osobników kozy (*CT*-c). Pozostałe klasy wielkości nie różniły się od siebie w sposób istotny:

SB-a *CT*-a *SB*-b *CT*-b *CT*-c

I. 5. DYSKUSJA

I. 5.1. Aktywność żerowania

Porównanie żerowania kozy i kozy bałtyckiej w warunkach sympatrycznego występowania dotychczas było przedmiotem zaledwie jednej pracy Marszał i inni (1998), opartej na niewielkiej liczbie osobników z jednej pory roku. W publikacji tej autorzy nie stwierdzili różnic w wypełnieniu przewodów pokarmowych między kozą i kozą bałtycką, w przeciwieństwie do wyników otrzymanych w niniejszej pracy. Koza bałtycka o każdej porze roku miała istotnie wyższą wartość współczynnika wypełnienia (FI) przewodu pokarmowego od kozy. Szczególnie jesienią różnica ta była największa, na co z pewnością wpłynęła duża liczba pustych przewodów pokarmowych *C. taenia complex* (Ryc. 4). Również jesienią ryby obu gatunków miały istotnie mniej treści pokarmowej w porównaniu z wiosną i latem.

Wpływ czynników abiotycznych na aktywność żerowania

Jednym z głównych czynników wpływających na aktywność żerowania ryb jest temperatura wody. W niższych temperaturach poszukują one pożywienia wolniej, a szerokość diety jest tak dostosowywana, aby wykorzystanie czasu było optymalne w tych warunkach. Na przykład u bassa niebieskiego *Lepomis macrochirus* zaobserwowano, że przy takim samym zagęszczeniu i rozmieszczeniu ofiar, przy temperaturze 14°C wzrastała szerokość diety w porównaniu z tą przy 23°C (Werner i Hall 1974).

Będące przedmiotem licznych badań ryby łososiowate, w cieplejszych miesiącach aktywnie pobierają pożywienie w ciągu dnia, a zimą przestawiają się na żerowanie w nocy. Ten wzorzec nie opiera się jedynie na sezonowych różnicach w temperaturze – młode osobniki łososia i troci w przypadku obniżenia się temperatury

wody mogą pozostawać w ukryciu również latem i jesienią (Bradford i Higgins 2001). Fraser i inni (1993) wykazali, że młodociane osobniki łososia zmieniają tryb żerowania z dziennego na nocny i odwrotnie, wyłącznie pod wpływem temperatury wody, niezależnie od fotoperiodu i pory roku. Powyżej 10°C łososie żerowały głównie w ciągu dnia, spędzając noc w toni wodnej, natomiast gdy temperatura wody spadała poniżej 10°C, w ciągu dnia pozostawały w ukryciu, a żerowały nocą. Według autorów taka zależna od temperatury strategia maksymalizuje wydajność żerowania latem, a redukuje presję drapieżników zimą. Robotham (1977) stwierdził korelację między temperaturą powietrza a aktywnością żerowania *C. taenia* wiosną i jesienią. Temperatura od 4 do 6°C stanowiła granicę, poniżej której ryby nie żerowały, a maksymalną aktywność zaobserwował w zakresie temperatur między 11 i 14°C.

Podczas prowadzonych badań temperatura wody wiosną i jesienią była do siebie bardzo zbliżona (Ryc. 2), jednak wartości współczynnika FI różniły się. Aktywność żerowania ryb wiosną i latem nie różniła się pomiędzy osobnikami należącymi do tego samego gatunku, pomimo znacznie wyższej temperatury wody w czerwcu. Prawdopodobnie dlatego nie stwierdzono korelacji między temperaturą a współczynnikiem wypełnienia. Biorąc pod uwagę, że wraz ze wzrostem temperatury wody rośnie tempo przemiany materii ryb, a tym samym ilość zjadanego pokarmu, zwiększa się również jego przyswajanie oraz tempo wzrostu, aż do uzyskania optimum (Opuszyński 1983). Jakikolwiek dalszy wzrost temperatury będzie skutkował nagłym spadkiem tych parametrów (Matthews 1998). Być może koza i koza bałtycka wiosną i latem pozostawały w optymalnym zakresie temperatury i dlatego jej wzrost w czerwcu nie wpłynął znacząco na aktywność żerowania.

Czynnikiem, którym wiosna i jesień różniły się najbardziej, był fotoperiod. Wiosną dzień trwał 15h 40', podczas gdy jesienią 10h 55' (czas od wschodu do zachodu

słońca). U większości ryb fotoperiod nie tylko warunkuje dojrzewanie gonad i przystępowanie do rozrodu, ale również wpływa w sposób bezpośredni i pośredni na wzrost i aktywność metaboliczną, odpowiadając także za ilość dostępnego pokarmu (Matthews 1998, Bolliet i inni 2001, Veras i inni 2013). Trudno jest arbitralnie stwierdzić, który z czynników – temperatura czy ilość dostępnego światła – bardziej oddziałuje na organizmy, ponieważ czynniki te są ze sobą powiązane. Jednak w przypadku młodocianych ryb łososiowatych dobowy wzorzec aktywności jest określony przez temperaturę, z aktywnością nocną w okresie zimowym (Bradford i Higgins 2001). Podobny wzorzec odkryto w przypadku strzebli potokowej *Phoxinus phoxinus*. Obserwacje prowadzone w ciągu dnia wykazały, że ryby w temperaturze 13,2°C ukrywały się tylko w 20% przypadków, a w temperaturze 6,6°C w ponad 75%. W nocy przeciwnie, niezależnie od temperatury wody ryby pozostawały w toni wodnej i rzadko korzystały z kryjówek. W konsekwencji ich aktywność wraz ze spadkiem temperatury stawała się coraz bardziej nocna. Sugeruje się, że może to być adaptacja mająca na celu uniknięcie dziennych drapieżników (Greenwood i Metcalfe 1998).

W przypadku kozy bałtyckiej, fotoperiod okazał się mieć większe znaczenie niż temperatura, gdyż jesienią jej aktywność żerowania była większa w ciągu krótkiego dnia niż w pozostałej części doby. Koza jesienią w dużej mierze zaprzestała żerowania, więc nie można określić wpływu warunków świetlnych na jej aktywność.

Poza temperaturą i fotoperiodem również inne czynniki abiotyczne mogą wpływać na odżywianie się ryb, w tym przede wszystkim tlen. Anoksja wywołuje natychmiastową śmierć organizmów, a niskie stężenie tlenu w wodzie powoduje szeroki wachlarz reakcji związanych ze stresem, a także ogranicza rozmieszczenie i aktywność życiową ryb (Matthews 1998). Zróżnicowanie zawartości tlenu w wodzie potrafi być znaczne, zarówno w ciągu doby, jak i przestrzennie w tym samym czasie. Te fluktuacje

mogą być powodowane przez fotosyntezę i respirację bioty, jak również przez zmiany temperatury (Matthews 1998). Jednak różnice w ilości tlenu rozpuszczonego i saturacji między wiosną i jesienią również nie były znaczące (Ryc. 2).

Wpływ czynników biotycznych na aktywność żerowania

Wydaje się prawdopodobne, że również inne czynniki miały wpływ na niską aktywność żerowania ryb jesienią. Zazwyczaj baza pokarmowa o tej porze roku jest mniej zasobna niż wiosną i latem, co znalazło potwierdzenie w postaci całkowitego braku larw Simuliidae (Ryc. 3), które stanowiły bardzo ważną składową diety obu gatunków kóz (Ryc. 11). Udział skąposzczetów (Oligochaeta) w bentosie również był znacznie mniejszy jesienią, jednak trudno jest stwierdzić, czy organizmy te można zaliczyć do ważnych komponentów diety badanych gatunków kóz. Związane jest to z brakiem twardych struktur, które przetrwałyby proces trawienia. Dlatego też udział tych bezkręgowców w przewodach pokarmowych ryb może być niedoszacowany (Marszał i inni 2003). Liczba zjadanych ofiar oraz liczba kategorii ofiar w przewodach pokarmowych ryb była najmniejsza jesienią, co również mogłoby potwierdzać mniejszą zasobność środowiska o tej porze roku (Ryc. 8, 9).

Możliwe, że wyższa wartość współczynnika wypełnienia przewodów pokarmowych kozy bałtyckiej w porównaniu z kozą, szczególnie zaznaczona jesienią, wynika z jej większej odporności na niskie temperatury. Koza bałtycka spotykana jest tylko w rzekach i strumieniach, a zatem można przyjąć, że preferuje wody płynące (Boroń 2004, Pietraszewski 2015), które zazwyczaj mają niższą temperaturę niż woda stagnująca przy brzegu rzeki, gdzie częściej można napotkać kozę. Możliwe, że *S. baltica* ma szerszą tolerancję niskich temperatur niż *C. taenia* i w związku z tym, wraz z nastaniem jesieni dłużej pozostaje aktywna. Jednak aby móc to potwierdzić,

należałoby przeprowadzić dalsze szczegółowe badania.

Zagadnienia dotyczące wpływu czynników biotycznych (tj. konkurencji, podziału zasobów, interakcji drapieżnik – ofiara, przystosowań fizjologicznych) i czynników abiotycznych (częściowo już wcześniej omówionych) wpływających ograniczająco na populacje ryb od dawna stanowią przedmiot debaty naukowej (Matthews 1998). Pomimo, iż badania prowadzone nad zespołami ryb wykazują istotne znaczenie zarówno czynników biotycznych, jak i abiotycznych, to jednak żadne z nich nadal nie wyjaśniają w pełni sukcesu populacji w danym środowisku (Matthews 1998).

Zróżnicowanie okołodobowe aktywności żerowania

Koza bałtycka wiosną żerowała przez większość doby, dlatego łatwiej wyznaczyć spadek jej aktywności, który następował w godzinach 18:00 – 21:00. Latem ten wzorzec był wyraźniejszy z aktywnością od 3:00 do 12:00, natomiast jesienią czas żerowania przesuwał się wraz z fotoperiodem i trwał od 6:00 do 15:00. Na tej podstawie nie można uznać, że jest to gatunek żerujący głównie nocą. W przypadku kozy, aktywność żerowania była bardziej zróżnicowana w poszczególnych porach roku, ale zwykle szczyt żerowania przypadał na godziny nocne, od godziny 00:00 do kilku godzin po wschodzie słońca (wyjątkowo jesienią następował kolejny szczyt o 15:00). Uzyskane wyniki znajdują potwierdzenie w literaturze – koza należy do gatunków nokturalnych (Boroń i Boroń 1994, Culling i inni 2003, Marszał i inni 2003), co jednak pozostaje w sprzeczności z doniesieniami Robothama (1977), który twierdził, że koza prowadzi dzienny tryb życia, choć obserwował również wysoką aktywność żerowania o świcie.

Nocną aktywność kozy potwierdza również wzorzec zróżnicowania wartości współczynnika wypełnienia przewodów pokarmowych (FI) w poszczególnych porach

roku (Marszał i inni 2003). Wiosną i latem, gdy różnica między długością nocy i dnia zmniejsza się, można zaobserwować mniejsze zróżnicowanie wartości współczynnika FI. Z kolei największe zróżnicowanie występuje latem, gdy noc trwa najkrócej, a dzień – czyli okres mniejszej aktywności żerowania – najdłużej (Ryc. 5, 6, 7). Culling i inni (2003) zaobserwowali, że nocą koza wyraźnie częściej pływała i rzadziej zakopywała się w podłożu i to bez względu na płeć i wiek. W swojej pracy dowodzili, że ryby mogą mieć różne preferencje siedliskowe za dnia i w nocy, a skoro kozy żerują głównie w nocy, należałoby to uwzględnić w planach ochrony siedlisk tego gatunku, jak również prowadząc badania. Podczas badań monitoringowych rzek zgodnie z dotychczas przyjętymi zasadami (Jażdżewski i inni 2014), liczebność populacji kozy i kozy bałtyckiej może być mocno niedoszacowana. Żeby móc zebrać bardziej reprezentatywną próbę w przypadku gatunków nokturalnych, być może należałoby prowadzić badania nocą (choć często nie jest to możliwe, głównie ze względów bezpieczeństwa pracy).

Nocna aktywność ryb może być wynikiem unikania konkurencji, ale też zagrożenia ze strony drapieżników (Ross 1986, Reebs 2002, Culling i inni 2003). Ryby w trakcie żerowania w większym stopniu narażone są na ryzyko ze strony drapieżników, dlatego aktywność żerowania jest kompromisem między pozyskiwaniem energii z pokarmu, a bezpieczeństwem (Bradford i Higgins 2001). Ryby będące potencjalnymi ofiarami zwykle unikają drapieżników pozostając w kryjówkach, bądź wybierając siedliska, których nie preferują drapieżniki, np. płycizny. Innym sposobem jest żerowanie w gorszych warunkach świetlnych (zmierzch, noc, świt). Od decyzji, ile czasu osobnik przeznaczy na przebywanie w ukryciu, a ile na żerowanie, zależy nie tylko jego indywidualne dostosowanie, ale także dynamika populacji. Stwierdzono, że młodociane ryby łososiowate (Salmonidae) znacznie wydajniej potrafią żerować

w ciągu dnia, ale warunki zmierzchowe lub nocne w porównaniu z aktywnością dzienną znacznie zmniejszają ryzyko śmierci w skutek drapieżnictwa (Fraser i Metcalfe 1997).

Nocna aktywność żerowania może się również wiązać z większą ilością dostępnej bazy pokarmowej (Rader 1997, Marszał i inni 2003). Dryf bezkręgowców bytujących w dnie jest w wodach płynących większy nocą niż w ciągu dnia, często nawet o jeden rząd wielkości (Allan 1995). Jest to wynik unikania presji drapieżników posługujących się wzrokiem podczas polowań (głównie ryb) (Brittain i Eikeland 1988). W pracy dotyczącej aktywności żerowania babki marmurkowatej *(Proterorhinus marmoratus*) i *Cobitis vardarensis*, jej autorzy sugerowali, że nocne żerowanie obu gatunków może być reakcją na obecność i zwiększoną aktywność bezkręgowców bentosowych w nocy (Gaygusuz i inni 2010).

Dobowy wzorzec aktywności żerowania (FI) kozy wiosną i latem był wyraźniej zróżnicowany oraz przyjmował ogólnie niższe wartości współczynnika FI, co sugeruje, że gatunek ten żerował mniej intensywnie niż koza bałtycka. Podobna sytuacja ma miejsce jesienią, kiedy u kozy bałtyckiej zmieniał się rytm dobowy (szczyt aktywności żerowania przypadał w godzinach: 9.00–18.00). Mniej wyraźny wzorzec dobowy kozy bałtyckiej prawdopodobnie świadczy o tym, że musi ona więcej czasu poświęcać na żerowanie, co może wynikać z większego zapotrzebowania energetycznego gatunku żyjącego w szybszym nurcie (Lujan i Conway 2015).

Wydaje się, że pomiędzy kozą i kozą bałtycką dochodziło do przesunięcia szczytu aktywności żerowania, który u *C. taenia complex* występował wcześniej i szybciej się kończył, a u *S. baltica* zaczynał później i był bardziej rozciągnięty w czasie, nawet do godzin popołudniowych. Możliwe jest, że wynika to z oddziaływania presji konkurencji międzygatunkowej. Czasowe rozdzielenie pojawiania się larw różnych gatunków ryb jest dobrze znane (Ross 1986) i stanowi

prawdopodobnie mechanizm zmniejszania potencjalnej konkurencji troficznej w krytycznym okresie po wchłonięciu woreczka żółtkowego (May 1974). Toft (1985) odkrył również, że separacja czasowa jest niezwykle istotna dla larw płazów (za: Ross 1986). Z kolei Baker i Ross (1981) wykazali, że współwystępujące ryby ekosystemów lotycznych różniły się czasem żerowania.

Pomimo, że na badanym stanowisku w Mysiakowcu oba gatunki kóz współwystępowały, to jednak wykorzystywały odmienne mikrosiedliska (Pietraszewki 2015). Aczkolwek, w przypadku zespołów ryb (w przeciwieństwie do systemów lądowych) troficzna separacja wydaje się być ważniejsza od separacji siedlisk (Ross 1986).

I. 5.2. Ogólna analiza diety

Mniejsza liczba ofiar zjadanych przez ryby w kolejnych porach roku zdaje się świadczyć o niższej intensywności żerowania, choć niekoniecznie. Nie można wykluczyć, że zaczynają one żerować na większych ofiarach, zgodnie z teorią optymalnego żerowania (Townsend i Winfield 1985). Wraz z upływem czasu, larwy owadów żyjących w wodzie rosną, stając się bardziej opłacalnym energetycznie pokarmem (Matthews 1998). Jednak dotychczasowe badania wskazują, że koza, żerując na ofiarach niewielkich rozmiarów (Ritterbusch i Bohlen 2000), odznacza się również niską selektywnością (Robotham 1982). Podobnie dieta kozy bałtyckiej ze względu na niewielki rozmiar otworu gębowego ograniczona jest do niewielkich bezkręgowców (Marszał i inni 1998).

Duża liczba wyodrębnionych taksonów ofiar u obu gatunków kóz świadczy o braku specjalizacji pokarmowej. W wyższych wartościach szerokości geograficznej najwięcej jest gatunków ryb euryfagicznych, co wiąże się ze znaczną zmiennością

dostępnej bazy pokarmowej. W strefie umiarkowanej skład pokarmu poszczególnych gatunków ryb może być zmienny w różnych zbiornikach. Euryfagi zasiedlają środowiska o zróżnicowanych warunkach pokarmowych, charakteryzują się większym zasięgiem występowania oraz większą liczebnością w porównaniu ze stenofagami. Stenofagia jest specyficzna dla ryb niskich szerokości geograficznych i wynika ze stabilności występowania pokarmu. Zazwyczaj w wodach śródlądowych nizinnych obszarów strefy umiarkowanej jeden gatunek ryb odżywia się ok. 14 różnymi komponentami pokarmowymi, a w jeziorach Afryki już tylko trzema lub czterema (Opuszyński 1983).

Skład taksonomiczny diety

Najważniejszym komponentem diety obu gatunków kóz były larwy Chironomidae oraz Simuliidae. Dominacja larw ochotkowatych w pokarmie kóz została stwierdzona w większości prac naukowych dotyczących diety tych ryb (Boroń i Boroń 1994, Marszał i inni 1998, 2003, Ritterbusch i Bohlen 2000, Mičetić i inni 2008, Sánchez-Carmona i inni 2008). Larwy te stanowią jeden z najcenniejszych zasobów pokarmowych bentosu w systemie lotycznym, ponieważ są dominującą grupą bezkręgowców bentonicznych rzek oraz mogą żyć w osadach przez tygodnie, a nawet miesiące (Ritterbusch i Bohlen 2000).

W Czarnej Włoszczowskiej (prawobrzeżnym dopływie Pilicy), najważniejszym składnikiem obu gatunków kóz również były ochotkowate, a w następnej kolejności skorupiaki: wioślarki (Cladocera) i widłonogi (Copepoda), zaś udział meszkowatych (Simuliidae) był niewielki (Marszał i inni 1998). Larwy Simuliidae preferują wody płynące z podłożem gruboziarnistym, które są jednocześnie siedliskami zamieszkiwanymi przez kozę bałtycką. Dla kozy ten rodzaj pokarmu jest

trudniej dostępny. W Pilicy meszkowate były ważniejsze w diecie kozy bałtyckiej, zaś w diecie kozy – wioślarki (Ryc. 11). Najwyższe udziały skorupiaków stwierdzono w diecie tych kóz, które zamieszkują jeziora i zbiorniki zaporowe (Boroń i Boroń 1994, Ritterbusch i Bohlen 2000, Marszał i inni 2003).

Ryby wykazują dużą plastyczność fenotypową i mogą przechodzić z jednego rodzaju pożywienia na inny, gdy zmienia się względna liczebność dostępnych taksonów ofiar (Wootton 1998). Modyfikacja diety jest dobrze znana u takich generalistów jak okonie i pstrągi, ale występuje również u gatunków, które wydają się być wyspecjalizowane do żerowania na określonych typach pokarmów. Na przykład pielęgnice (Cichlidae) z jeziora Wiktorii, które są zazwyczaj planktonożerne, owadożerne lub detrytusożerne, zaczynają się odżywiać okrzemkami z rodzaju *Melosira* w momencie ich okresowego obfitego występowania (Wootton 1998). Jednak zazwyczaj dieta gatunków o szerokim spektrum pokarmowym charakteryzuje się zmianami w składzie taksonomicznym, a gatunki o bardziej wyspecjalizowanej diecie wykazują zmiany raczej w proporcjach niż w samym jej składzie (Wootton 1998). Koza, która występuje zarówno w rzekach, jak i jeziorach jest oportunistą, odżywia się tym, czego akurat w danym momencie jest najwięcej (Ritterbusch i Bohlen 2000).

Choć oba gatunki kóz żerują na larwach ochotek, to jednak przy dokładniejszej identyfikacji ofiar widać różnice w diecie, które podobnie jak w przypadku Simuliidae, wynikają głównie z preferencji mikrosiedliskowych tych bezkręgowców. Np. *Procladius* o indeksie ważności (IRI) wyższym dla kozy związany jest z piaskiem, a *Synorthocladius semivirens* o IRI wyższym dla kozy bałtyckiej – występuje na żwirze (Ryc. 10). W pracy dotyczącej diety sympatrycznie występujących ryb bentosowych, kiełbia (*Gobio gobio*) i śliza (*Barbatula barbatula*) larwy Chironomidae, które występowały w pokarmie, nie zostały dokładnie oznaczone, a pomiędzy badanymi

gatunkami wykazano dużą zbieżność pokarmową (Przybylski i Bańbura 1989). Uzyskany wynik może być obarczony błędem, ponieważ po identyfikacji ochotek prawdopodobnie okazałoby się, że podobieństwo diety ryb jest mniejsze.

Strategia żerowania

Otrzymany wynik, że zarówno koza bałtycka, jak i koza należą do generalistów, przynajmniej w przypadku tego ostatniego gatunku, jest zgodny z dotychczasowymi doniesieniami (Ritterbusch i Bohlen 2000, Marszał i inni 2003). Analizując wykres Costello (Ryc. 10) wydaje się, że strategia żerowania obu gatunków kóz jest wynikiem znacznego zróżnicowania diety między osobnikami danego gatunku. W przypadku kozy bałtyckiej w pokarmie większości osobników stwierdzono większą liczbę kategorii ofiar, ale o mniejszym udziale w biomasie, co świadczyło o ich okazjonalnym zjadaniu. Tym samym większe znaczenie miał komponent wynikający ze zróżnicowania składu pokarmu na poziomie osobniczym (*within-phenotype component*) (Pianka 1988). Najważniejsze kategorie ofiar były zjadane przez ponad połowę osobników w próbie, ale ich średni udział w treści pokarmowej był niewielki (strategia generalisty). W przypadku kozy wszystkie kategorie ofiar (z wyjątkiem Chironomidae) były konsumowane przez mniej niż połowę osobników w próbie, a zatem na strategię żerowania wpływało przede wszystkim zróżnicowanie diety między osobnikami (*between-phenotype component*) (Pianka 1988). Wydaje się więc, że oba gatunki kóz realizują strategię zbieracza, zgodnie z którą pobierają taki rodzaj pokarmu, który w danym momencie jest najłatwiejszy do zdobycia. Nie wykazują zaś specjalizacji, polegającej na aktywnym poszukiwaniu konkretnej ofiary, czyli strategii myśliwego (Mackenzie i inni 2009).

Rozmieszczenie makrobezkręgowców w rzece nie jest równomierne. W profilu poprzecznym obserwuje się spadek ich różnorodności, zagęszczenia i biomasy od brzegów do środkowej części koryta (Grzybkowska 1991). Ponadto mikrosiedliska z roślinnością zanurzoną charakteryzują się największą obfitością fauny bezkręgowców w odróżnieniu od uboższych mikrosiedlisk na podłożu żwirowym i najuboższych na podłożu piaszczystym (Cogerino i inni 1995). Możliwe, że mikrosiedliska, w których żeruje koza, są bardziej zróżnicowane pod względem zasobności poszczególnych kategorii ofiar. Koza bałtycka żyje w szybszym nurcie, gdzie siedliska są bardziej jednorodne, prawdopodobnie również pod względem bazy pokarmowej. O odrębności wykorzystywanych do żerowania mikrosiedlisk świadczy również fakt, że w diecie kozy jest więcej ofiar związanych z podłożem mułowym, a u kozy bałtyckiej – z podłożem żwirowym (Tabela 2).

Podobne zależności stwierdzono w przypadku kiełbia i śliza, które różniły się nieznacznie preferencjami siedliskowymi oraz aktywnością dobową (Worischka i inni 2015). Aktywność kiełbia nie była ściśle nocna, ale żerował on tylko w głęboczkach, natomiast śliz wykorzystywał również bystrza, przy czym żerował wyłącznie nocą. W warunkach nocnych ofiary lokalizowane były za pomocą węchu i prawdopodobnie organów linii bocznej. U obu gatunków dominującym typem ofiar były larwy Chironomidae, ale szersze spektrum ofiar stwierdzono u śliza. Ogólnie w ich diecie stwierdzono silne preferowanie małych i bardzo małych, ale jednocześnie licznych ofiar, a unikanie dużych (mimo braku ograniczenia wielkością otworu gębowego). Zdaniem autorów wynikało to ze sposobu żerowania bentosowych gatunków ryb aktywnie przeszukujących (przesiewających) podłoże oraz z faktu, że małe taksony ofiar są zwykle bardziej liczne niż duże (Worischka i inni 2015). Ryby mogą wybierać ofiary, które są bardziej liczne w danym momencie i żerować na nich z intensywnością

większą niż to wynika z dostępu do nich. Dzieje się tak w momencie, w którym drapieżnik przestawia się na inny rodzaj pokarmu, ze względu na silne eksploatowanie ofiar dotychczas występujących najliczniej (Murdoch i inni 1975).

W pracy dotyczącej diety innego gatunku kozy – *C. paludica* stwierdzono, że wszystkie gatunki z rodzaju *Cobitis* są zazwyczaj opisywane z troficznego punktu widzenia jako generaliści. Opis ten był oparty na badaniach populacyjnych, a nie na indywidualnych strategiach żerowania (Sánchez-Carmona i inni 2008). To zrozumiałe, że populacja z wąską niszą troficzną z konieczności składa się z osobników, które mają również wąskie i wyspecjalizowane nisze troficzne. Jednak populacja, która wykazuje szeroką niszę troficzną, może się składać zarówno z osobników z szerokimi, jak i osobników z wąskimi niszami troficznymi, lub kombinacją obu (Amundsen 1995).

Reasumując, analiza wykresu Costello pozwala wnioskować, iż koza bałtycka w odniesieniu do analizowanych kategorii pokarmowych była w większym stopniu generalistą niż koza.

I. 5.3. Różnice w diecie między klasami wielkości kóz w porach roku

Brak istotnych różnic w diecie we wszystkich trzech porach roku pomiędzy klasami wielkości tego samego gatunku może dziwić. U większości gatunków ryb spektrum ofiar zmienia się wraz z rozmiarami ciała (Wootton 1998). W przypadku kozy stwierdzono, iż żeruje ona na małych bezkręgowcach, co związane jest z techniką pobierania pokarmu (Robotham 1982, Ritterbusch i Bohlen 2000). Prawdopodobnie koza bałtycka pobiera pokarm w podobny sposób, a uzyskane w tej pracy wyniki sugerują, że jej dieta również jest ograniczona do bardzo niewielkich ofiar. Co więcej, należy ona wraz z kozą do oportunistów, tak samo jak *Sabanejewia balcanica* i *Cobitis*

elongata (Mičetić i inni 2008). Zatem dieta obu badanych gatunków ryb nie zmienia się w sposób istotny wraz ze zmianą długości ciała w analizowanych zakresach. Prawdopodobnie w ontogenezie kóz następuje jednak zmiana diety w momencie osiągnięcia rozmiarów umożliwiających przejście na odżywianie się organizmami bentosowymi.

Wiosną dominantą diety wszystkich klas wielkości kozy bałtyckiej były larwy Simuliidae, zaś w przypadku kozy – wioślarki (Tabela 3). Z kolei jesienią, gdy nie było już w środowisku larw meszkowatych, dieta *S. baltica* uzupełniona została większym niż dotychczas udziałem skorupiaków Cladocera. W tym samym czasie udział wszystkich ofiar w diecie kozy znacznie się zmniejszył i to pomimo dostępności w rzece pokarmu w postaci wioślarek (Tabela 5). Potwierdza to wcześniej prezentowane wyniki dotyczące aktywności żerowania, że koza – w przeciwieństwie do kozy bałtyckiej – w znacznym stopniu zaprzestała pobierania pokarmu jesienią.

I. 5.4. Preferencje siedliskowe kóz w oparciu o wyróżnione kategorie pokarmowe

W tej części dysertacji dokonano w rzeczywistości analizy preferencji siedliskowych ofiar badanych gatunków kóz. Jednak, szczególnie w przypadku tak mocno związanych z dnem i w dodatku stosunkowo mało mobilnych ryb (Pietraszewski 2015), powiązanie preferencji ofiar z preferencjami siedliskowymi kóz wydaje się więc uprawnione. Różnice w diecie i strategii żerowania obu gatunków są wynikiem ich preferencji siedliskowych, na co wskazuje większy udział i znaczenie w pokarmie kozy bałtcykiej: Simuliidae, *Synorthocladius semivirens*, *Rheoricotopus*, czyli taksonów związanych ze żwirem i piaskiem. U kozy stwierdzono przewagę taksonów występujących na piasku i mule – m.in. takich, jak: *Procladius*, *Chironomus* czy *Ablabesmyia*.

Uzyskane wyniki korespondują z pracami wielu autorów. *C. taenia* jako ryba bentoniczna, preferuje siedliska płytkie, wolno płynące lub stojące (Robotham 1978, Marconato i Rassoto 1989). Występowanie tego gatunku zależy głównie od wielkości drobnych cząstek podłoża (Robotham 1978, Slavik i inni 2000, Przybylski i inni 2003), które pozwalają rybom zarówno zagrzebywać się, jak i żerować (Robotham 1977, 1982, Pietraszewski 2015). Z kolei koza bałtycka również preferuje stosunkowo płytkie wody, za to szybciej płynące niż w przypadku kozy, z dnem pokrytym gruboziarnistym substratem (Witkowski i inni 1991, Witkowski 1994, Pietraszewski 2015).

I. 5.5. Analiza zawartości detrytusu w przewodach pokarmowych ryb

Detrytus, jako element diety ryb, może być pobierany ze środowiska celowo lub przypadkowo wraz z ofiarami. Celowe zjadanie detrytusu może mieć miejsce, gdy jest mniejsza dostępność ofiar w środowisku (Darnell 1961, Robotham 1977). W takiej sytuacji zwiększona ilość detrytusu w przewodach pokarmowych ryb powinna występować, gdy liczba ofiar w pokarmie jest mniejsza. Natomiast nieintencjonalne pobieranie detrytusu wraz z jakąś kategorią ofiar może być uwidocznione poprzez dodatnią korelację między udziałem detrytusu a udziałem określonego rodzaju ofiar w treści przewodu pokarmowego.

Liczba ofiar zjadanych przez oba gatunki ryb spadała od wiosny do jesieni (Ryc. 8), zaś w tym samym czasie udział detrytusu wzrastał u kozy, pozostając na tym samym poziomie latem i jesienią dla kozy bałtyckiej (wiosną miała ona bardzo niski udział detrytusu) (Ryc. 12). Wydaje się, że w przypadku kozy, detrytus stanowił uzupełnienie diety.

Jednocześnie koza (oraz koza bałtycka) ma stosunkowo krótki przewód pokarmowy, stanowiący około 2/3 długości ciała. Długość jelita w dużym stopniu różni

się u ryb, zasadniczo korelując z ich nawykami żywieniowymi. Stanowi od 1/3 do 1/4 długości ciała u niektórych mięsożernych ryb, do 2–20 razy więcej niż długość ciała u roślinożerców i detrytusożerców (Helfman i inni 2009). Jednak w przypadku innego bentonicznego gatunku należącego do Cobitidae – piskorza (*Misgurnus fossilis*) detrytus również stanowił uzupełnienie diety i to pomimo braku typowego dla detrytusożerców długiego jelita (Pyrzanowski i inni 2019).

Obecność detrytusu w diecie kozy stwierdzono w wielu pracach oraz podkreślano jego ważną rolę jako komponentu pokarmu (Skóra 1966, Maksunov 1969, Robotham 1977). Z kolei Boroń i Boroń (1994) stwierdzili, że udział detrytusu zmieniał się sezonowo, zaś Soriguer i inni (2000), a także Sanchéz-Carmona i inni (2008) wykazali niewielką jego ilość w przewodach pokarmowych u *Cobitis paludica*.

Znaczenie odżywcze detrytusu dla *Cobitis taenia complex* nie jest znane, ale przypuszczalnie towarzyszące mu większe szczątki roślin i zwierząt są trawione wraz z pewną ilością rozkładającego się materiału (Robotham 1977). W innej swojej pracy Robotham (1982) opisując niezwykle dokładny mechanizm filtrowania pokarmu przez kozę w warunkach laboratoryjnych, zwrócił uwagę na to, że miała ona bardzo niewiele cząsteczek substratu w przewodzie pokarmowym. Dlatego wydaje się mało prawdopodobne, żeby koza, posiadając tak precyzyjny sposób odżywiania, pobierała detrytus przypadkowo.

Zawartość detrytusu była skorelowana z udziałem wielu kategorii ofiar w diecie kozy, zaś w przypadku kozy bałtyckiej stwierdzono bardzo niewiele korelacji. Możliwe, że podczas żerowania koza intencjonalnie pobierała porcję detrytusu wraz z ofiarą, w celu uzupełnienia diety. Najczęstsze występowanie korelacji jesienią (gdy jednocześnie wykazano najmniejszą liczbę ofiar) zdaje się to potwierdzać (Tabela 7).

I. 5.6. Szerokość i nakładanie się niszy pokarmowej

Dieta obu gatunków ryb istotnie zachodzi na siebie. Szczególnie uderzające jest częste zachodzenie diety pomiędzy wszystkimi klasami wielkości ryb latem. Jednak zarówno wysoka dostępność pokarmu, jak i jego niedostatek mogą powodować duże nakładanie nisz pokarmowych, choć są to dwie różne sytuacje. Dlatego przy tego typu analizach zawsze należy brać pod uwagę dostępność bazy pokarmowej oraz opis warunków środowiskowych (Matthews 1998). Na przykład Zaret i Rand (1971) oraz Greenfield i inni (1983) wykazali mniejsze zachodzenie nisz u ryb strumieniowych występujących w Ameryce Środkowej w porze suchej, gdy pokarmu było mało. Gascon i Leggett (1977) stwierdzili mniejsze nakładanie się nisz w mniej produktywnych obszarach jeziora z silnym gradientem składników odżywczych; Nilsson (1955) donosił o mniejszym nakładaniu się nisz między pstrągiem (*Salmo trutta*) a golcem (*Salvelinus alpinus*) w okresach ograniczonego dostępu do pożywienia. Z kolei Harrington i Harrington (1961) opisali zachodzenie niszy pokarmowej ryb w okresie dostępu do bogatej bazy pokarmowej i segregację pokarmową w czasie mniejszej obfitości pożywienia; zaś Thorman (1982) wykazał zwiększoną segregację pokarmową ryb estuariowych w okresie spadku ilości dostępnego pokarmu. Występowanie komplementarności niszy u dwóch różnych gatunków może sugerować duży wpływ oddziaływań konkurencyjnych. Ross (1977) stwierdził, że ryby należące do kurkowatych (Triglidae), charakteryzujące się dużym nakładaniem się siedlisk, miały tendencję do żerowania na ofiarach o różnych rozmiarach. Ewoluując gatunki dążą do zmniejszenia presji konkurencji, tworząc na przestrzeni lat odpowiednie mechanizmy. Dlatego też współcześnie obserwowane oddziaływania między organizmami często są wynikiem długiego procesu dostosowywania się i w efekcie mogą być niewielkie (zjawisko „ducha minionej konkurencji”, Connel 1980).

W niniejszych badaniach, latem w przewodach pokarmowych obu gatunków kóz wyróżniono największą liczbę kategorii ofiar, co pozwala sądzić, iż wynikało to ze znacznej obfitości dostępnej bazy pokarmowej właśnie o tej porze roku (Ryc. 9). Co więcej, rzeka na badanym stanowisku jest szeroka, o zróżnicowanych płatach podłoża (Ryc. 1), więc zapewnia dostęp do dużej liczby mikrosiedlisk zarówno dla bezkręgowców (ofiar), jak i ryb bentonicznych.

Marszał i inni (1998) zaobserwowali, że zbieżność pokarmowa kozy i kozy bałtyckiej wyniosła 41% oraz że dieta kozy była bardziej zróżnicowana. Z kolei Ritterbusch i Bohlen (2000) stwierdzili istotne zachodzenie niszy pomiędzy diploidalnymi i poliploidalnymi osobnikami *C. taenia*. Zachodzenie diety pomiędzy innymi gatunkami kozowatych, występujących w środkowej Hiszpanii, *Cobitis paludica* i *Cobitis calderoni,* było całkowite (z wyjątkiem września) (Valladolid i Przybylski 2003). Jednak w tym wypadku wynikało to przede wszystkim z gromadzenia się ryb w niewielkich basenach pozostałych po wyschnięciu okresowo płynących strumieni.

Czasowe i przestrzenne nakładanie się dwóch sympatrycznych gatunków często prowadzi do rozwoju różnych sposobów współwystępowania (Ross 1986, Hartney 1989). Gatunki ryb mogą współistnieć w tym samym siedlisku dzięki drobnym różnicom w wykorzystaniu zasobów na poziomie mikrosiedliska albo w wyniku przemieszczenia jednego z nich do siedliska alternatywnego (Werner et al. 1983, Larson 1980 za: Fischer 2000). W pracy dotyczącej preferencji siedliskowych kozy i kozy bałtyckiej, dokładnie na tym samym stanowisku co w tej pracy, wykazano, że oba gatunki są w stanie współwystępować bez konkurowania ze sobą dzięki odmiennym preferencjom ryb dotyczącym prędkości nurtu (Pietraszewski 2015). Wówczas zachodzenie diety między kozami byłoby najprawdopodobniej wynikiem ich bardzo

zbliżonej morfologii oraz zasobności bazy pokarmowej. Ponadto, zarówno koza, jak i koza bałtycka w głównej mierze żerowały na tych samych zwierzętach – larwach Simuliidae i Chironomidae. Jak już również wspominano, oba gatunki można zaliczyć do ryb o strategii generalistów, co w znacznym stopniu nasila zachodzenie diety (Pianka 1988).

Większa szerokość niszy pokarmowej kozy wynika z jej plastyczności fenotypowej. Koza może występować zarówno w wodach płynących, jak i jeziorach, a jej larwy są w stanie znosić nawet okresowe niedoboru tlenu (Bohlen 2000). W porównaniu z kozą bałtycką, gatunku obligatoryjnie rzecznego (Pietraszewski 2015), koza jest gatunkiem ubikwistycznym. Należy jednak zaznaczyć, że gatunek należący do eurybiontów pod względem wymagań pokarmowych, może jednocześnie wykazywać specjalizację siedliskową (Matthews 1998). Taka sytuacja ma miejsce w przypadku kozy bałtyckiej i w nieco mniejszym stopniu w przypadku kozy. Oba gatunki muszą mieć odpowiednie warunki, żeby móc się zakopywać w substracie dennym, dlatego tak ważna jest w ich przypadku ochrona siedlisk (Przybylski 2012, Pietraszewski 2015).

I. 6. LITERATURA

Allan J.D. 1995. Stream Ecology. Structure and Function of Running Waters. Chapman & Hall, London.

Amundsen P.A. 1995. Feeding strategy of Artic charr (*Salvelinus alpinus*). General opportunist, but individual specialist. Nordic Journal of Freshwater Research 71: 150–156.

Amundsen P.A., Sánchez-Hernández J. 2019. Feeding studies take guts – critical review and recommendations of methods for stomach contents analysis in fish. Journal of Fish Biology 95: 1364–1373.

Amundsen P.A., Gabler H.M., Staldvik F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. Journal of Fish Biology 48: 607–614.

Baker J.A., Ross S.T. 1981. Spatial and temporal resource utilization by southeastern cyprinids. Copeia: 178–189.

Baker R., Buckland A., Sheaves M. 2013. Fish gut content analysis: robust measures of diet composition. Fish and Fisheries 15: 170–177.

Bănărescu P. 1990. General distribution and dispersion of freshwater animals. Zoogeography of Fresh Waters 1: 48–219.

Bohlen J. 2000. Similarities and differences in the reproductive biology of loaches (*Cobitis* and *Sabanejewia*) under laboratory conditions. Folia Zoologica 49: 179–186.

Bohlen J., Freyhof J., Wolter C. 2005. First records of *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia baltica* (Cobitidae) for Germany. Cybium 29(1): 103–104.

Bolliet V., Aranda A., Boujard T. 2001. Demand-feeding rhythm in rainbow trout and European catfish synchronisation by photoperiod and food availability. Physiology & Behavior 73: 625–633.

Bolnick D.I. 2004. Can intraspecific competition drive disruptive selection? An experimental test in natural populations of sticklebacks. Evolution 87: 608–618.

Boroń A. 1992. Karyotype study of diploid and triploid *Cobitis taenia* (Pisces Cobitidae) from Vistula river basin. Cytobios 72: 201–206.

Boroń A. 1999. Banded karyotype of spined loach *Cobitis taenia* and triploid *Cobitis* from Poland. Genetica 105: 293–300.

Boroń A. 2000. Koza bałtycka *Sabanejewia aurata* (de Filippi, 1865). W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 344–347. PWN, Warszawa.

Boroń A. 2001. Zróżnicowanie chromosomowe ryb z rodzaju *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) występujących w Polsce. Rozprawy i monografie, Wyd. UWM, Olsztyn.

Boroń A. 2003. Karyotypes and cytogenetic diversity of the genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) in Poland: a review. Cytogenetic evidence for a hybrid origin of some *Cobitis* triploids. Folia Biologica 51: 49–54.

Boroń A. 2004. Koza złotawa. W: Adamski P., Bartel R., Bereszyński A., Kepel A., Witkowski Z. (red.) Gatunki zwierząt (z wyjątkiem ptaków): 241–244. Ministerstwo Środowiska, Warszawa.

Boroń A., Boroń S. 1994. Diet of spined loach, *Cobitis taenia* (L.) from Zegrzyński Dam Reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria 24: 111–124.

Boroń A., Danilkiewicz Z. 2000a. Koza *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758). W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 339–343. PWN, Warszawa.

Boroń A., Danilkiewicz Z. 2000b. Koza złotawa *Sabanejewia aurata* (Filippi, 1865). W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 344–347. PWN, Warszawa.

Boroń A., Kotusz J., Przybylski M. 2002. Koza, koza złotawa, piskorz, śliz. Wyd. IRŚ, Olsztyn.

Boroń A., Ozouf-Costaz C., Coutanceau J.P., Woroniecka K. 2006. Gene mapping of 28S and 5S rDNA sites in the spined loach *Cobitis taenia* (Pisces, Cobitidae) from a diploid population and a diploid–tetraploid population. Genetica 128: 71–79.

Boroń A., Juchno D., Grabowska A., Szlachciak J. 2011. Biological diversity of the loaches Cobitidae (Pisces, Teleostei) in Poland. W: Jankun M., Furgała-Selezniow G., Woźniak M., Wiśniewska A.M. (red.) Water biodiversity assessment and protection: 67–79. Olsztyn.

Bradford M.J., Higgins P.S. 2001. Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58(2): 365–374.

Braga R.R., Bornatowski H., Vitule J.R. 2012. Feeding ecology of fishes: an overview of worldwide publications. Reviews in Fish Biology and Fisheries 22: 915–929.

Brittain J.E., Eikeland T.J. 1988. Invertebrate drift – review. Hydrobiologia 166: 77–93.

Bryan J.E., Larkin P.A. 1972. Food specialization by individual trout. Journal of the Fisheries Research Board 20: 1615–1624.

Buckland A., Baker R., Loneragan L., Sheaves M. 2017. Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. Fisheries Research 196: 126–140.

Bürger R., Gimelfarb A. 2004. The effects of intraspecific competition and stabilizing selection on a polygenic trait. Genetics 167: 1425–1443.

Clarke K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Australian Journal of Ecology 18: 117–143.

Clarke K.R., Warwick R.M. 1994. A framework for studying changes in community structure. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth Marine Laboratory, Plymouth.

Cogerino L., Cellot B., Bournaud M. 1995. Microhabitat diversity and associated macroinvertebrates in aquatic banks of a large European river. Hydrobiologia 304(2): 103–115.

Connell J.H. 1980. Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131–138.

Costello M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. Journal of Fish Biology 36: 261–263.

Costello M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. Journal of Fish Biology 36: 261–263.

Culling M.A., Valero I.L., Côté I.M. 2003. Substratum preferences and diel activity patterns of spined loach *Cobitis taenia* in England: implications for conservation management. Folia Biologica 51:129–133.

Darnell R.M. 1961. Trophic spectrum of an estuarine community based on studies of Lake Pontchartrain, Lousiana. Ecology 42: 553–568.

Dayan T., Simberloff D. 2005 Ecological and communitywide character displacement: the next generation. Ecology Letters 8: 875–894.

Dieckmann U., Doebeli M., Metz, J.A.J., Tautz D. (red.). 2004. Adaptive speciation. New York, NY: Cambridge University Press.

EMPHP (Elektroniczna mapa podziału hydrologicznego Polski). 2007. Instytut Meteorologii i Gospodarki Wodnej (http://www.imgw.gov.pl/).

Fischer P. 2000. Test of competitive interactions for space between two benthic fish species, burbot *Lota lota*, and stone loach *Barbatula barbatula*. Environmental Biology of Fishes 58: 439–446.

Fraser N.H.C., Metcalfe N.B., Thorpe J.E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. Proceedings of the Royal Society of London: Biological Sciences 252: 135–139.

Fraser N.H.C., Metcalfe N.B. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. Functional Ecology 11: 385–391.

Gascon D., Legett W.C. 1977. Distribution, abundance, and resource utilization of littoral zone fishes in response to a nutrient/production gradient in Lake Memphremagog. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1105–1117.

Gaygusuz C.G., Tarkan A.S., Gaygusuz O. 2010. The diel changes in feeding activity, microhabitat preferences and abundance of two freshwater fish species in small temperate streams (Omerli, Istanbul). Ekoloji 19 (76): 15–24.

Grabowska A. 2013. Zróżnicowanie cytogenetyczne poliploidalnych taksonów *Cobitis* (Pisces; Teleostei) i ich gatunków rodzicielskich. Praca doktorska, Olsztyn: Uniwersytet Warmińsko-Mazurski.

Grant P.R. 1972. Convergent and divergent character displacement. Biological Journal of Linnean Society 4: 39–69.

Greenfield D.W., Greenfield T.A. 1982. Habitat and resource partitioning between two species of *Acanthemblemaria* (Pisces: Chaenopsidae) with comments on the chaos hypothesis. Smithsonian Contributions to the Marine Sciences 12: 499–507.

Greenwood M.F.D., Metcalfe N.B. 1998. Minnows become nocturnal at low temperatures. Journal of Fish Biology 53(1): 25–32.

Grzybkowska M. 1991. Development and habitat selection of chironomid communities. Regulated Rivers: Research and Management 6(4): 257–264.

Grzybkowska M. 1993. Chironomidae w bentosie i dryfie odcinków rzek o różnej rzędowości w Polsce Środkowej. Acta Universitatis Lodziensis, Wyd. UŁ, Łódź.

Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): 9.

Harrington R.W., Harrington E.S. 1961. Food selection among fishes invading a high subtropical salt marsh: from onset of flooding through the progress of a mosquito brood. Ecology 42: 546–666.

Hartney K.B. 1989. The foraging ecology of two sympatric gobiid fishes: importance of behavior in prey type selection. Environmental Biology of Fishes 26: 105–118.

Helfman G., Collette B.B., Facey D.E., Bowen B. 2009. The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology. Wiley-Blackwell.

Hyslop E.J. 1980. Stomach content analysis – a review of methods and their application. Journal of Fish Biology 17: 411–429.

Janko K., Vasil'ev V.P., Ráb P., Rábova M., Šlechtová V., Vasil'eva E.D. 2005. Genetic and morphological analyses of 50-chromosome spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae, Pisces) from the Black Sea basin that are morphologically similar to *C. taenia*, with a description of a new species. Folia Zoologica 54: 405–420.

Janko K., Flajšhans M., Choleva L., Bohlen J., Šlechtová V., Rábová M., Lajbner Z. Šlechta V., Ivanova P., Dobrovolov I., Culling M., Persat H., Kotusz J., Ráb P. 2007. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination. Journal of Fish Biology 71: 387–408.

Jażdżewski M., Rachalewska D., Zięba G., Marszał L., Przybylski M. 2014. Monitoring ichtiofauny rzek – cele i problem. Roczniki Naukowe PZW 27: 129–145.

Jeleń I., Boroń A., Szlachciak J., Juchno D. 2008. Morphology of the karyologically identified spined loach *Cobitis taenia* (Teleostei, Cobitidae) from a diploid population. Folia Zoologica 57: 131–138.

Jørgensen E.H., Jobling M. 1988. Use of radiographic methods in feeding studies: a cautionary note. Journal of Fish Biology 32: 487–488.

Kotusz J. 2000. Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy *Cobitis* from Poland. Folia Zoologica 49: 219–226.

Kotusz J. 2001. Koza złotawa *Sabanejewia aurata*. W: Głowaciński Z. (red.). Polska czerwona księga zwierząt. Kręgowce: 313–314, PWRiL, Warszawa.

Kotusz J. 2008. Morphological relationships between polyploid hybrid spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae) and their parental species. Annales Zoologici 58(4): 891–905.

Krebs C.J. 1999. Ecological Methodology. Benjamin/Cummings, New York.

Lujan N.K., Conway K.W. 2015. Life in the Fast Lane: A Review of Rheophily in Freshwater Fishes. W: Riesch R., Tobler M., Plath M. (red.) Extremophile Fishes: 107–136. Springer, Cham.

Mackenzie A., Ball A.S., Virdee S.R. 2009. Krótkie wykłady, Ekologia. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

Magurran A. E. 2004. Measuring Biological Diversity. Blackwell Publishing.

Maksunov V.A. 1969. The Aral Loach, *G. aurata aralensis*. Problemy Ichthyology 9: 320–325.

Manko P. 2016. Stomach content analysis in freshwater fish feeding ecology. Vydavateľstvo Prešovskej Univerzity, Prešov.

Marconato A., Rasotto B.M. 1989. The biology of a population of spined loach, *Cobitis taenia* L. Italian Journal of Zoology 56: 73–80.

Maret T.J., Collins J.P. 1997. Ecological origin of morphological diversity: a study of alternative trophic phenotypes in larval salamanders. Evolution 51: 898–905.

Marszał L., Grzybkowska M., Kostrzewa J., Kruk A. 1998. Podział zasobów pokarmowych między kozą (*Cobitis taenia* L.) i kozą złotawą (*Sabanejewia aurata* Fil.) w rzece nizinnej. Roczniki Naukowe PZW 11: 51–64.

Marszał L., Grzybkowska M., Przybylski M., Valladolid M. 2003. Feeding activity of spined loach *Cobitis* sp. in Lake Lucień, Poland. Folia Biologica 51: 159–165.

Matthews W.J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Chapman and Hall, Norwell, Mass.

May R.C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. W: Blaxter J.H.S. (red.) The early life history of fish: 3–19. Springer Verlag, New York.

Mičetić V., Bučar M., Ivković M., Piria M., Krulik I., Mihoci I., Delić A., Kučinić M. 2008. Feeding ecology of *Sabanejewia balcanica* and *Cobitis elongata* in Croatia. Folia Zoologica 57: 181–190.

Murdoch W.W., Avery S., Smyth M.E.B. 1975. Switching in predatory fish. Ecology 56: 1094–1105.

Nilsson, N.-A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and char in north Swedish lakes. Report. Institute of Freshwater Research, Drottningholm 36: 163–225.

Opuszyński K. 1983. Podstawy biologii ryb. PWRiL, Warszawa.

Perdices A., Doadrio I. 2001. The molecular systematics and biogeography of the European cobitids based on mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 19(3): 468–478.

Pfennig D.W. 1992 Polyphenism in spadefoot toad tadpoles as a locally adjusted evolutionary stable strategy. Evolution 46: 1408–1420.

Pianka E.R. 1988. Evolutionary Ecology. Harper Collins, New York.

Pietraszewski D. 2015. Analiza preferencji mikrosiedliskowych kozy (*Cobitis taenia*) i kozy bałtyckiej (*Sabanejewia baltica*) w Pilicy. Praca doktorska, Łódź, Uniwersytet Łódzki.

Pinkas L., Oliphant M.S., Iverson L.R. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. Fish Bulletin 152: 1–105.

Przybylski M. 2012. Koza złotawa *Sabanejewia aurata* (Filippi, 1865). W: Makomaska-Juchiewicz M., Baran P. (red.) Monitoring gatunków zwierząt. Przewodnik metodyczny. Część III: 223–235. GIOŚ, Warszawa.

Przybylski M., Bańbura J. 1989. Feeding relations between the gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) and the stone loach (*Noemacheilus barbatulus* (L.)). Acta Hydrobiologica 31: 109–119.

Przybylski M., Zięba G., Marszał L., Dukowska M. 2003. Microhabitat preferences of spined loach, *Cobitis* sp. in the Grabia River – multivariation approach. Folia Biologica 51: 167–171.

Pyrzanowski K., Zięba G., Dukowska M., Smith C., Przybylski M. 2019. The role of detritivory as a feeding tactic in a harsh environment – a case study of weatherfish (*Misgurnus fossilis*). Scientific Reports 9: 8467.

Ráb P., Rábová M., Bohlen J., Lusk S. 2000. Genetic differentiation of the two hybrid diploid-polyploid complexes of loaches, genus *Cobitis* (Cobitidae) involving *C. taenia, C. elongatoides* and C. spp. in the Czech Republic: Karyotypes and cytogenetics diversity. Folia Zoologica 49: 55–66.

Rader R.B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 54: 1211–1234.

Reebs S. 2002. Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12(4): 349–371.

Ritterbusch D., Bohlen J. 2000. On the ecology of spined loach in Lake Müggelsee. Folia Zoologica 49: 187–192.

Robotham P.W.J. 1977. Feeding habits and diet in two populations of spined loach, *Cobitis taenia*. Freshwater Biology **7**: 469–477.

Robotham P.W.J. 1978. Some factors influencing the microdistribution of a population of spined loach, *Cobitis taenia* (L.). Hydrobiologia 61: 161–167.

Robotham P.W.J. 1982. An analysis of a specialized feeding mechanism of the spined loach, *Cobitis taenia* (L.), and a description of the related structures. Journal of Fish Biology 20: 173–181.

Rosenzweig M.L. 1978. Competitive speciation. Biological Journal of Linnaen Society 10: 275–289.

Ross S.T. 1977. Patterns of resource partitioning in searobins (Pisces: Triglidae). Copeia 561–571.

Ross S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia 352–388.

Sánchez-Carmona R., Encina L., Rodríguez-Ruíz A., Rodríguez-Sánchez V. 2008. Age, growth and diet of the Iberian loach, *Cobitis paludica* in two different environments. Folia Zoologica 57: 420–434.

dos Santos J., Jobling M. 1991. Gastric emptying in cod, *Gadus morhua* L.: Emptying and retention of indigestible solids. Journal of Fish Biology 38: 187–197.

Scharf F.S., Buckel J.A., Juanes F., O'Connor D.O. 1997. Estimating piscine prey size from partial remains: testing for shifts in foraging mode by juvenile bluefish. Environmental Biology of Fishes 49: 377–388.

Schoener T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51: 408–418.

Simenstad C.A., Cailliet G.M. (red.). 1984. Contemporary studies on fish feeding: the proceedings of GUTSHOP'84. Developments in environmental biology of fishes 7: 315–320. Springer, Dordrecht.

Skóra S. 1966. Spined loach (*Cobitis taenia* L.) from the Wschodnia River. Acta Hydrobiologica 8: 425–435.

Slatkin M. 1980. Ecological character displacement. Ecology 61: 163–177.

Smith T.B., Skulason S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds. Annual Review of Ecology and Systematics 27: 111–133.

Soriguer M.C., Vallespín C., Gomez-Cama C., Hernando J.A. 2000. Age, diet, growth and reproduction of a population of *Cobitis paludica* (de Buen, 1930) in the Palancar Stream (southwest of Europe, Spain) (Pisces: Cobitidae). Hydrobiologia 436: 51–58.

Stanisz A. 2007. Przystępny kurs statystyki z zastosowaniem STATISTICA PL na przykładach z medycyny. Tom 3. Analizy wielowymiarowe. StatSoft Polska, Kraków.

Steponėnas A. 2003. Golden loach (*Sabanejewia aurata* (de Filippi, 1865)) – a new freshwater fish species in Lithuania. Acta Zoologica Lituanica 13(3): 279–282.

Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transactions of the American Geophysical Union 38(6): 913–920.

Svanbäck R., Bolnick D.I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 274: 839–844.

Swanson B.O., Gibb A.C., Marks J.C., Hendrickson D.A. 2003. Trophic polymorphism and behavioral differences decrease intraspecific competition in a cichlid, *Herichthys minckleyi*. Ecology 84: 1441–1446.

Taper M.L., Case T.J. 1985. Quantitative genetic models for the coevolution of character displacement. Ecology 66: 355–371.

Thorman S. 1982. Niche dynamics and resource partitioning in a fish guild inhabiting a shallow estuary on the Swedish west coast. Oikos 39: 32–39.

Toft C.A. 1985. Resource partitioning in amphibians and reptiles. Copeia 1985: 1–21.

Townsend C.R., Winfield I.J. 1985. The application of optimal foraging theory to feeding behaviour in fish. W: Tytler P., Calow P. (red.) Fish Energetics: New Perspectives: 67–98. London: Croom Helm.

Valladolid M., Przybylski M. 2003. Feeding Ecology of *Cobitis paludica* and *Cobitis calderoni* in Central Spain. Folia Biologica 51: 135–141.

Vasil'eva K.D., Vasil'ev V.P. 1998. Sibling species in genus *Cobitis* (Cobitoidae). *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova. Journal of Ichthyology 38(8): 580–590.

Veras G.C., Murgas L.D.S., Rosa P.V., Zangeronimo M.G., Ferreira M.S., Leon J.A. 2013. Effect of photoperiod on locomotor activity, growth, feed efficiency and gonadal development of Nile tilapia. Revista Brasileira de Zootecnia 42(12): 844–849.

Wallace R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. Transactions of the American Fisheries Society 110: 72–76.

Werner E.E., Hall D.J. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). Ecology 55: 1042–1052.

Witkowski A. 1994. Morphological characteristics of *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1865) from the Odra River basin, with description of a new subspecies (Teleostei: Cypriniformes: Cobitidae). Zoologische Abhandlungen 48: 23–51.

Witkowski A., Błachuta J., Kusznierz J. 1990. Golden loach, *Sabanejewia aurata* (de Filippi, 1865) in the Widawa River – The second locality in the Odra River basin. Przegląd Zoologiczny 34: 319–337.

Witkowski A., Kotusz J., Przybylski M. 2009. Stopień zagrożenia słodkowodnej ichtiofauny Polski: Czerwona lista minogów i ryb – stan 2009. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 65(1): 33–52.

Wootton R.J. 1998. Ecology of teleost fishes. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Worischka S., Schmidt S.I., Hellmann C., Winkelmann C. 2015. Selective predation by benthivorous fish on stream macroinvertebrates – the role of prey traits and prey abundance. Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters 52: 41–50.

Zar J.H. 2010. Biostatistical Analysis. Pearson Prentice-Hall, New Jersey.

Zaret T.M., Rand A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for competitive exclusion principle. Ecology 52: 336–342.

I. 7. TABELE

Tabela 1. Klasy wielkości (*LT* – długość całkowita w mm) kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (*SB*) i kozy *Cobitis taenia complex* (*CT*) oraz ich liczebność.

Klasa	*LT*	*SB*	*CT*
a	≥ 60	72	44
b	61-80	185	107
c	≤ 81	0	132
	Suma	257	283

Tabela 2. Średnie wartości udziału procentowego danej kategorii pokarmowej w ciężarze całkowitym pokarmu %B (odchylenie standardowe), frekwencja %F oraz indeks ważności diety %IRI poszczególnych kategorii pokarmowych kozy bałtyckiej i kozy. Klasyfikację głównych składników pokarmu ryb ze względu na typ substratu podano w nawiasach obok nazwy kategorii pokarmowej (Grzybkowska 1993). Legenda: M – muł, drobna materia organiczna, P – piasek, R – rośliny, Ż – żwir, CPOM – grubocząsteczkowa materia organiczna, K – kamienie, ALL – wszystkie typy substratu.

Kategorie pokarmowe	**Koza bałtycka**			**Koza**		
(typ substratu)	%B	%F	%IRI	%B	%F	%IRI
Crustacea:						
Cladocera	7,16 (13,69)	60,31	10,03	4,54 (9,31)	41,70	16,54
Copepoda	1,11 (3,79)	23,74	0,60	3,06 (9,38)	24,73	5,39
Ostracoda	0,73 (3,34)	12,84	0,21	0,27 (1,98)	8,48	0,17
Gammaridae (R)	- -	-	-	0,07 (1,07)	0,71	0,00
A. aquaticus (CPOM)	0,04 (0,33)	2,33	0,00	0,07 (0,59)	1,41	0,00
Arachnoidea:						
P. aquatica	0,02 (0,25)	0,39	0,00	0,07 (0,94)	0,71	0,00
Hydracarina	0,00 (0,04)	1,17	0,00	0,01 (0,08)	0,71	0,00
Insecta:						
Odonata (R)	0,01 (0,11)	0,39	0,00	0,02 (0,36)	0,71	0,00
Ephemeroptera (R)	5,99 (11,12)	39,69	3,13	5,50 (13,18)	25,09	4,41
Coleoptera (R)	0,18 (1,66)	3,11	0,01	0,19 (1,85)	2,47	0,02
Trichoptera (Ż)	1,08 (3,83)	17,90	0,26	1,25 (5,88)	14,13	0,59
Diptera:						
Simuliidae (R, K)	26,88 (31,28)	61,09	29,50	14,05 (23,19)	39,58	22,49
Ceratopogonidae (P, M)	0,11 (1,23)	1,95	0,00	0,40 (4,36)	2,83	0,04
Chironomidae wszystkie (*)	35,69 (29,83)	81,38	61,98	22,80 (27,50)	54,77	65,45
Procladius (M)	1,48 (4,78)	21,01	0,73	5,30 (12,41)	35,69	12,51
Ablabesmyia (P)	0,67 (2,10)	21,79	0,28	0,98 (3,86)	21,55	1,10
P. olivacea (CPOM)	0,03 (0,34)	1,17	0,00	0,03 (0,22)	1,77	0,00
Potthastia (P)	0,70 (6,23)	8,56	0,08	0,18 (1,19)	6,71	0,06
Cricotopus (P, M)	9,91 (14,22)	75,88	19,37	4,35 (6,97)	49,12	14,94

Tabela 2 (cd.). Średnie wartości udziału procentowego danej kategorii pokarmowej w ciężarze całkowitym pokarmu %B (odchylenie standardowe), frekwencja %F oraz indeks ważności diety %IRI poszczególnych kategorii pokarmowych kozy bałtyckiej i kozy. Klasyfikację głównych składników pokarmu ryb ze względu na typ substratu podano w nawiasach obok nazwy kategorii pokarmowej (Grzybkowska 1993). Legenda: M – muł, drobna materia organiczna, P – piasek, R – rośliny, Ż – żwir, CPOM – grubocząsteczkowa materia organiczna, K – kamienie, ALL – wszystkie typy substratu.

Kategorie pokarmowe (typ substratu)	**Koza bałtycka**			**Koza**		
	%B	%F	%IRI	%B	%F	%IRI
Rheocricotopus (Ż, M)	1,91 (4,53)	46,30	2,32	0,61 (2,32)	15,90	0,65
S. semivirens (Ż)	8,26 (12,67)	65,37	24,07	1,96 (5,29)	36,04	9,60
Thienemaniella (Ż)	0,60 (1,73)	26,46	0,61	0,21 (1,43)	7,42	0,09
Epoicocladius (P, M)	0,02 (0,13)	3,50	0,00	0,03 (0,17)	3,53	0,01
Polypedilum (P, M)	0,34 (1,53)	12,06	0,09	0,64 (2,22)	14,84	0,55
Stictochironomus (P)	0,55 (6,18)	3,89	0,03	0,01 (0,09)	1,06	0,00
C. defectus (ALL)	0,48 (1,96)	17,51	0,16	0,20 (0,93)	9,89	0,12
Chironomus (P, M)	0,79 (4,64)	14,79	0,19	1,37 (3,80)	23,32	1,70
Paratendipes (P)	0,03 (0,31)	2,33	0,00	0,17 (1,48)	4,24	0,03
Microtendipes (M)	0,44 (2,49)	7,78	0,05	0,43 (1,75)	12,37	0,25
Endochironomus (**)	0,02 (0,26)	1,17	0,00	- -	-	-
Robackia (P)	0,72 (2,72)	29,57	0,37	0,26 (1,44)	9,89	0,13
Cladotanytarsus (P, M)	2,69 (7,46)	53,70	3,08	1,23 (2,33)	38,87	4,54
Micropsectra (M)	0,05 (0,34)	4,28	0,01	0,12 (0,62)	7,42	0,09
Paratanytarsus (R)	0,01 (0,13)	2,33	0,00	0,01 (0,08)	2,12	0,01
Chironomidae nieoznaczone	0,02 (0,13)	5,06	0,01	0,04 (0,28)	4,59	0,02
Chironomidae pozostałe stadia:						
poczwarka	0,68 (5,42)	7,00	0,04	0,55 (4,88)	4,24	0,08
wylinka	4,88 (10,94)	37,74	1,59	3,84 (10,09)	25,44	3,76
imago	0,38 (1,72)	9,73	0,03	0,29 (1,82)	6,36	0,08
Diptera inne	0,16 (1,34)	1,95	0,00	0,52 (6,14)	1,77	0,03

*Kategoria „Chironomidae wszystkie" obejmuje wszystkie larwy ochotkowatych, „Chironomidae nieoznaczone" oraz „Chironomidae pozostałe stadia".

**Kategoria *Endochironomus* miała bardzo niewielki udział i wystąpiła tylko u kozy bałtyckiej, dlatego nie została uwzględniona w analizie preferencji siedliskowych kóz.

Tabela 3. Wskaźnik niepodobieństwa i udział najważniejszych kategorii pokarmowych (z indeksem ważności diety IRI > 1%) w diecie klas wielkości kozy i kozy bałtyckiej wiosną (analiza SIMPER). Ch – Chironomidae.

Kategorie pokarmowe	*SB*-a	*SB*-b	*CT*-a	*CT*-b	*CT*-c	Wskaźnik niepodobieństwa (%)	Udział (%)
Simuliidae	32,7	35,9	5,6	12,2	12,1	22,40	31,2
S. semivirens	15,2	16,7	0,5	7,3	4,8	10,82	15,1
wylinka Ch.	8,8	9,4	6,0	13,9	10,8	9,99	13,9
Cladocera	6,4	5,1	11,8	12,8	11,0	8,27	11,5
Cricotopus	7,5	8,0	2,2	5,3	5,9	6,06	8,4
Copepoda	0,9	1,0	7,0	5,3	6,8	4,48	6,3
Ephemeroptera	2,0	5,1	0,0	4,5	1,3	3,73	5,2
Procladius	0,1	0,6	0,0	1,3	4,2	2,09	2,9
Rheocricotopus	1,5	1,4	1,0	0,7	0,9	1,31	1,8
Chironomus	0,0	0,4	0,0	1,1	2,2	1,26	1,8
Cladotanytarsus	1,5	0,6	0,4	1,3	1,2	1,15	1,6
Ablabesmyia	0,0	0,1	0,0	0,3	0,1	0,14	0,2

Tabela 4. Wskaźnik niepodobieństwa i udział najważniejszych kategorii pokarmowych (z indeksem ważności diety IRI > 1%) w diecie klas wielkości kozy i kozy bałtyckiej latem (analiza SIMPER). Ch – Chironomidae.

Kategorie pokarmowe	*SB*-a	*SB*-b	*CT*-a	*CT*-b	*CT*-c	Wskaźnik niepodobieństwa (%)	Udział (%)
Simuliidae	48,4	32,6	23,7	29,9	19,4	25,67	37,9
Ephemeroptera	11,7	15,3	11,4	8,5	13,1	11,48	17,0
Procladius	1,8	6,0	5,2	10,4	13,9	7,39	10,9
Cricotopus	10,2	8,3	7,0	5,6	5,6	6,76	10,0
S. semivirens	7,5	4,8	1,0	0,7	1,5	3,72	5,5
Cladotanytarsus	5,9	5,0	1,8	1,9	1,8	3,62	5,3
Rheocricotopus	3,0	3,8	0,2	1,4	1,6	2,29	3,4
Chironomus	0,4	2,3	1,1	2,2	2,9	1,80	2,7
Ablabesmyia	1,3	1,5	1,5	2,5	1,0	1,75	2,6
Cladocera	1,5	2,0	1,7	1,8	1,2	1,71	2,5
wylinka Ch.	1,0	1,4	1,1	0,3	0,7	1,19	1,8
Copepoda	0,4	0,2	0,2	0,5	0,1	0,36	0,5

Tabela 5. Wskaźnik niepodobieństwa i udział najważniejszych kategorii pokarmowych (z indeksem ważności diety IRI > 1%) w diecie klas wielkości kozy i kozy bałtyckiej jesienią (analiza SIMPER). Ch – Chironomidae.

Kategorie pokarmowe	*SB*-a	*SB*-b	*CT*-a	*CT*-b	*CT*-c	Wskaźnik niepodobieństwa (%)	Udział (%)
Cladocera	12,3	31,7	0,0	2,7	2,1	20,55	34,7
Cricotopus	13,4	8,8	0,0	0,3	0,2	14,19	24,0
Copepoda	2,0	3,3	14,3	6,3	2,3	8,16	13,8
wylinka Ch.	4,5	3,8	0,0	0,0	1,2	4,92	8,3
Procladius	0,2	2,3	0,0	4,2	2,6	3,37	5,7
Cladotanytarsus	1,2	1,6	0,0	1,1	0,1	1,79	3,0
Ablabesmyia	0,3	2,2	0,0	0,5	0,8	1,72	2,9
S. semivirens	1,7	0,6	0,0	0,0	0,0	1,67	2,8
Chironomus	1,0	1,3	0,0	0,0	0,6	1,38	2,3
Rheocricotopus	1,0	0,3	0,0	0,0	0,0	0,89	1,5
Ephemeroptera	0,1	0,0	0,0	0,7	0,5	0,53	0,9
Simuliidae	0,0	0,1	0,0	0,0	0,0	0,02	0,0

Tabela 6. Wskaźnik niepodobieństwa i udział komponentów związanych z typem podłoża w pokarmie wyodrębnionych klas wielkości kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*) (analiza SIMPER).

Typ podłoża	*CT*-a	*CT*-b	*CT*-c	*SB*-a	*SB*-b	Wskaźnik niepodobieństwa (%)	Udział (%)
Detrytus	48,8	47,2	56,8	28,5	24,8	18,17	34,55
Rośliny	31,7	25,9	15,8	38,3	36,5	15,58	29,63
Żwir/Muł	1,86	7,63	5,71	11,9	13,6	5,77	10,97
Żwir	1,23	6,99	4,93	10,2	12,1	5,22	9,93
Piasek/Muł	9,96	7,00	9,69	9,31	9,24	4,41	8,39
Muł	4,42	3,59	5,48	0,50	1,33	2,20	4,18
Piasek	1,76	1,62	1,44	1,29	2,32	1,15	2,18
CPOM	0,20	0,09	0,12	0,06	0,03	0,09	0,16

Tabela 7. Korelacje udziału detrytusu z udziałem kategorii pokarmowych w diecie kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*). Na czerwono zaznaczono wyniki istotne (p < 0,05).

	Wiosna		Lato		Jesień	
	CT	*SB*	*CT*	*SB*	*CT*	*SB*
Cladocera	0,061	-0,171	0,249	0,175	0,499	0,053
Copepoda	0,077	-0,120	0,121	-0,029	0,483	0,218
Ostracoda	-0,108	-0,093	0,122	-0,120		0,039
A. aquaticus		-0,065	0,170	0,021		
Gammaridae			0,115			
Odonata			0,157			
Ephemeroptera	-0,212	-0,135	0,233	-0,058	0,453	-0,008
Coleoptera	-0,070	-0,125	0,071	-0,084		
Trichoptera	-0,058	-0,086	0,298	-0,162		
Simuliidae	-0,223	-0,174	0,217	-0,536		0,033
Ceratopogonidae	0,028	-0,100			0,361	0,167
Diptera inne	0,028	-0,016	0,067	-0,005	0,263	
Procladius	0,096	0,399	0,357	0,133	0,528	0,231
Ablabesmyia	-0,119	-0,067	0,212	0,018	0,134	0,197
P. olivacea	0,028		0,002	0,140		0,014
Potthastia	0,074	0,071	0,160	-0,116	0,251	0,143
Cricotopus	0,089	-0,001	0,364	-0,276	0,123	0,056
Rheocricotopus	-0,003	-0,112	0,292	-0,169		0,065
S. semivirens	0,008	-0,120	0,265	-0,219		0,092
Thienemaniella	0,131	-0,012	0,136	-0,204		
Epoicocladius	-0,053	-0,103	0,063	-0,031		
Polypedilum	0,117	-0,017	0,348	0,051	-0,044	
Stictochironomus	0,049	-0,052	0,213	-0,003		0,016
C. defectus	0,102	-0,086	0,240	0,194		-0,009
Chironomus	0,170	0,009	0,343	0,278	0,155	0,014
Paratendipes	0,185	-0,062	0,243	0,167		0,155
Microtendipes	0,015		0,196	0,228	0,149	0,132
Endochironomus				0,153		
Robackia	-0,012	0,057	-0,050	-0,108		
Cladotanytarsus	0,099	-0,028	0,257	0,240	0,429	0,050
Micropsectra	-0,008		0,218	0,147		-0,036
Paratanytarsus			0,114	-0,024		
P. aquatica	-0,103		0,110			
Hydracarina		-0,052	0,078	-0,151		

Tabela 8. Zachodzenie diety (wartości średnie ± błąd standardowy) wyodrębnionych klas wielkości kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*). Obliczeń dokonano w wyniku zastosowania techniki randomizacyjnej jack-knife; na czerwono zaznaczono wartości istotnie większe od 0,6, a wartości wytłuszczone są istotnie mniejsze od 0,6 ($p < 0,001$, jednostronny test *t*-Studenta).

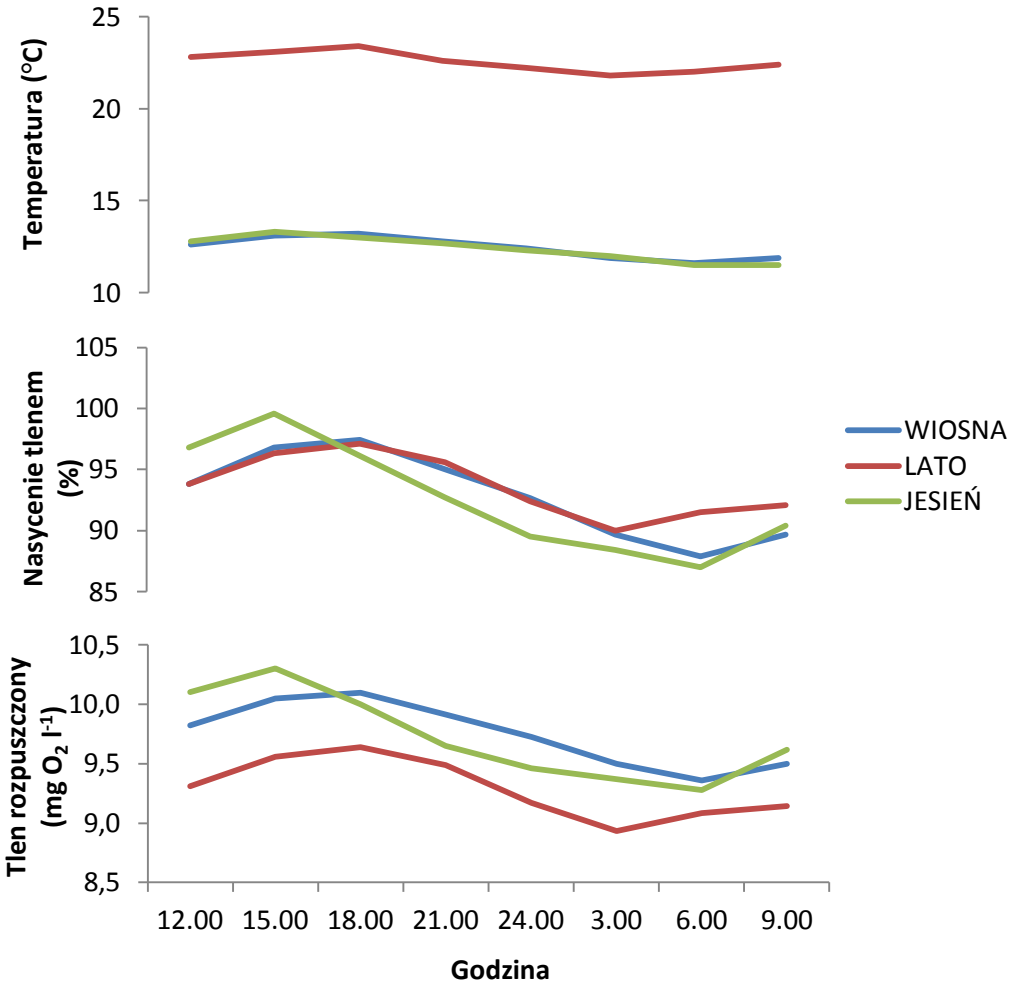
	CT-b	*CT*-c	*SB*-a	*SB*-b
		WIOSNA		
CT-a	0,43 ± 0,24	0,61 ± 0,50	**0,28 ± 0,12**	**0,29 ± 0,11**
CT-b		0,72 ± 0,60	0,59 ± 0,39	0,63 ± 0,11
CT-c			0,38 ± 0,13	0,38 ± 0,20
SB-a				0,88 ± 0,04
		LATO		
CT-a	0,74 ± 0,16	0,90 ± 0,07	0,68 ± 0,16	0,75 ± 0,17
CT-b		0,75 ± 0,38	0,79 ± 0,22	0,89 ± 0,11
CT-c			0,63 ± 0,37	0,70 ± 0,30
SB-a				0,86 ± 0,15
		JESIEŃ		
CT-a	0,61 ± 0,04	**0,23 ± 0,05**	**0,05 ± 0,04**	**0,06 ± 0,06**
CT-b		0,78 ± 0,36	0,35 ± 0,21	0,42 ± 0,28
CT-c			0,38 ± 0,28	0,49 ± 0,37
SB-a				0,89 ± 0,26

Tabela 9. Wartości średnie (± błąd standardowy) indeksów szerokości niszy pokarmowej standaryzowanego indeksu Levinsa (Ba), indeks różnorodności Shannona-Wienera (H') i równomierności Pielou (J') w klasach wielkości kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*).

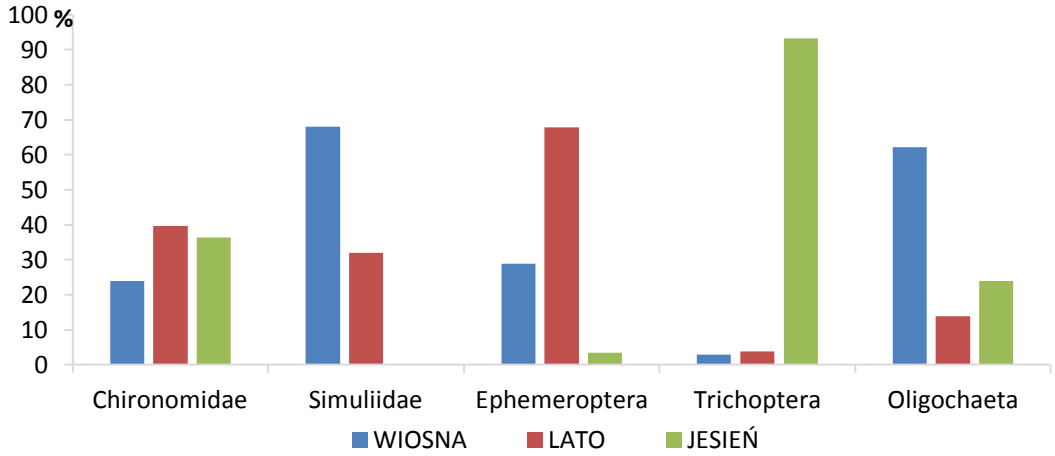
Klasa wielkości ryb	Ba		H'		J'	
SB-a	0,09	± 0,02	1,45	± 0,08	0,98	± 0,05
SB-b	0,12	± 0,03	0,87	± 0,05	0,58	± 0,03
CT-a	0,23	± 0,05	1,09	± 0,06	0,77	± 0,04
CT-b	0,18	± 0,03	0,95	± 0,05	0,66	± 0,03
CT-c	0,30	± 0,02	1,13	± 0,03	0,76	± 0,02

I. 8. RYCINY

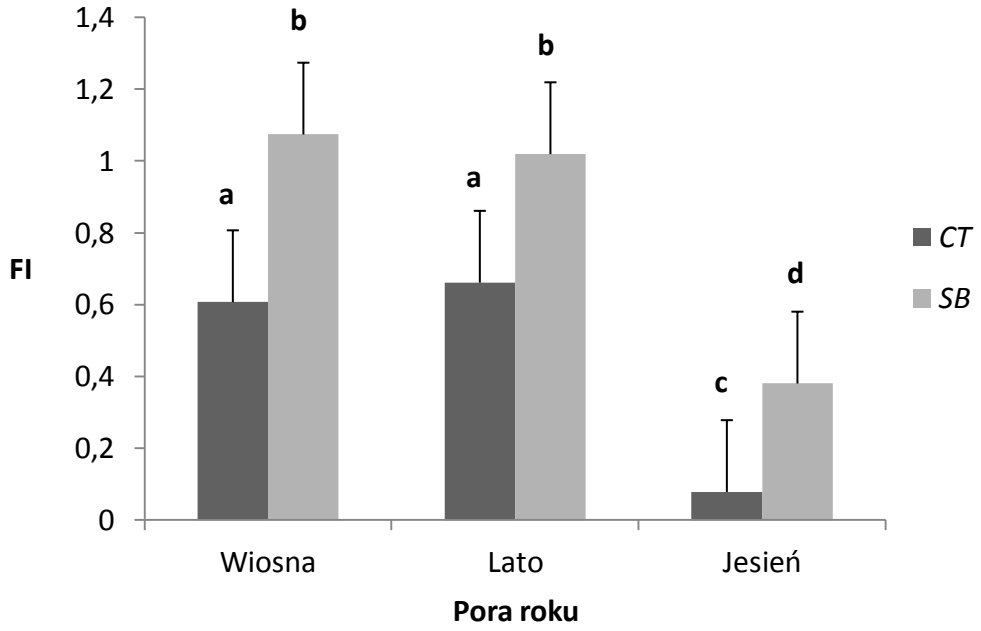
Ryc. 1. Zróżnicowanie podłoża na stanowisku badań na rzece Pilicy (wieś Mysiakowiec) (fot. Dariusz Pietraszewski).



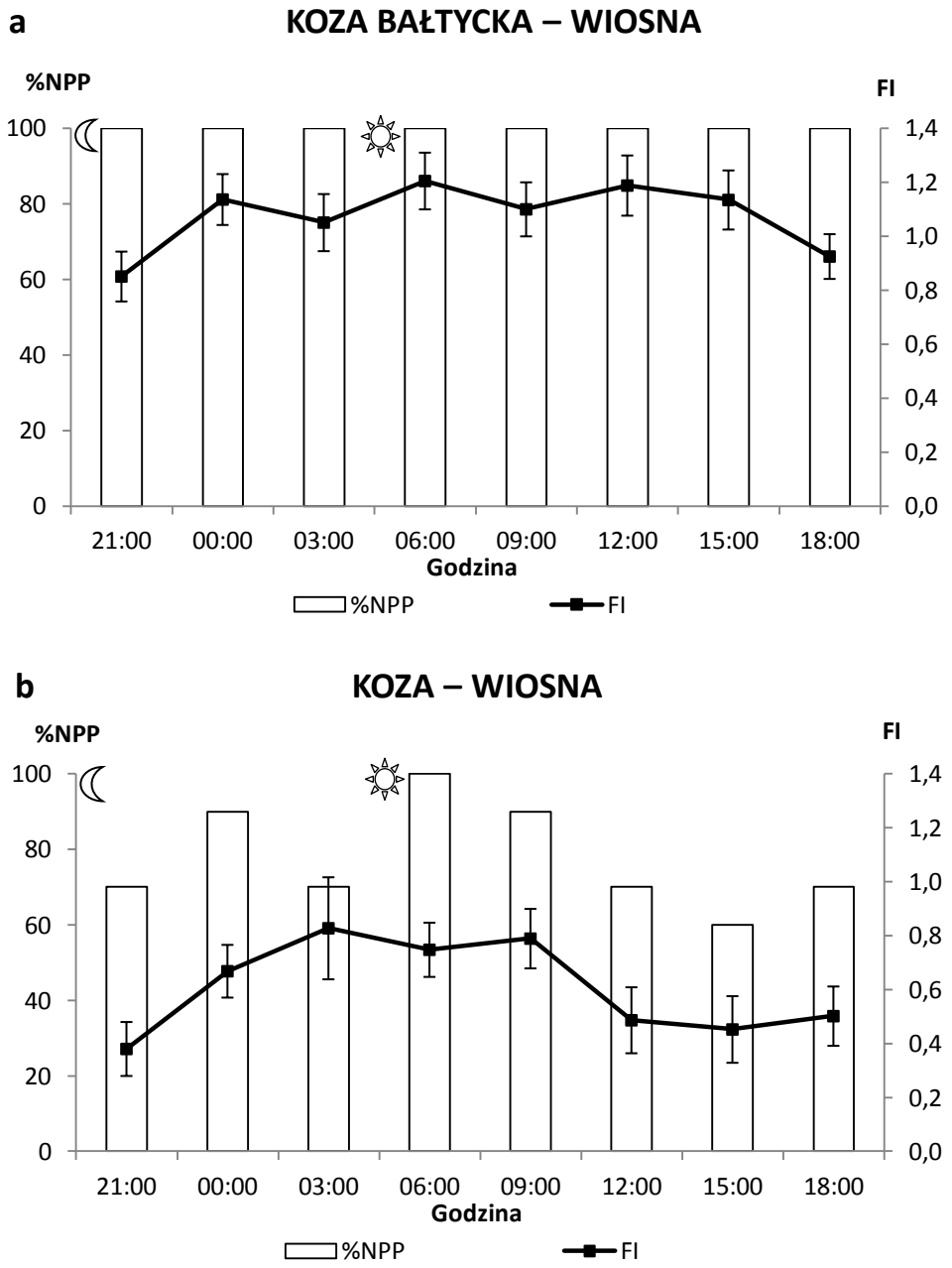
Ryc. 2. Parametry fizyczne i chemiczne wody na stanowisku badań w godzinach poboru prób w poszczególnych porach roku.



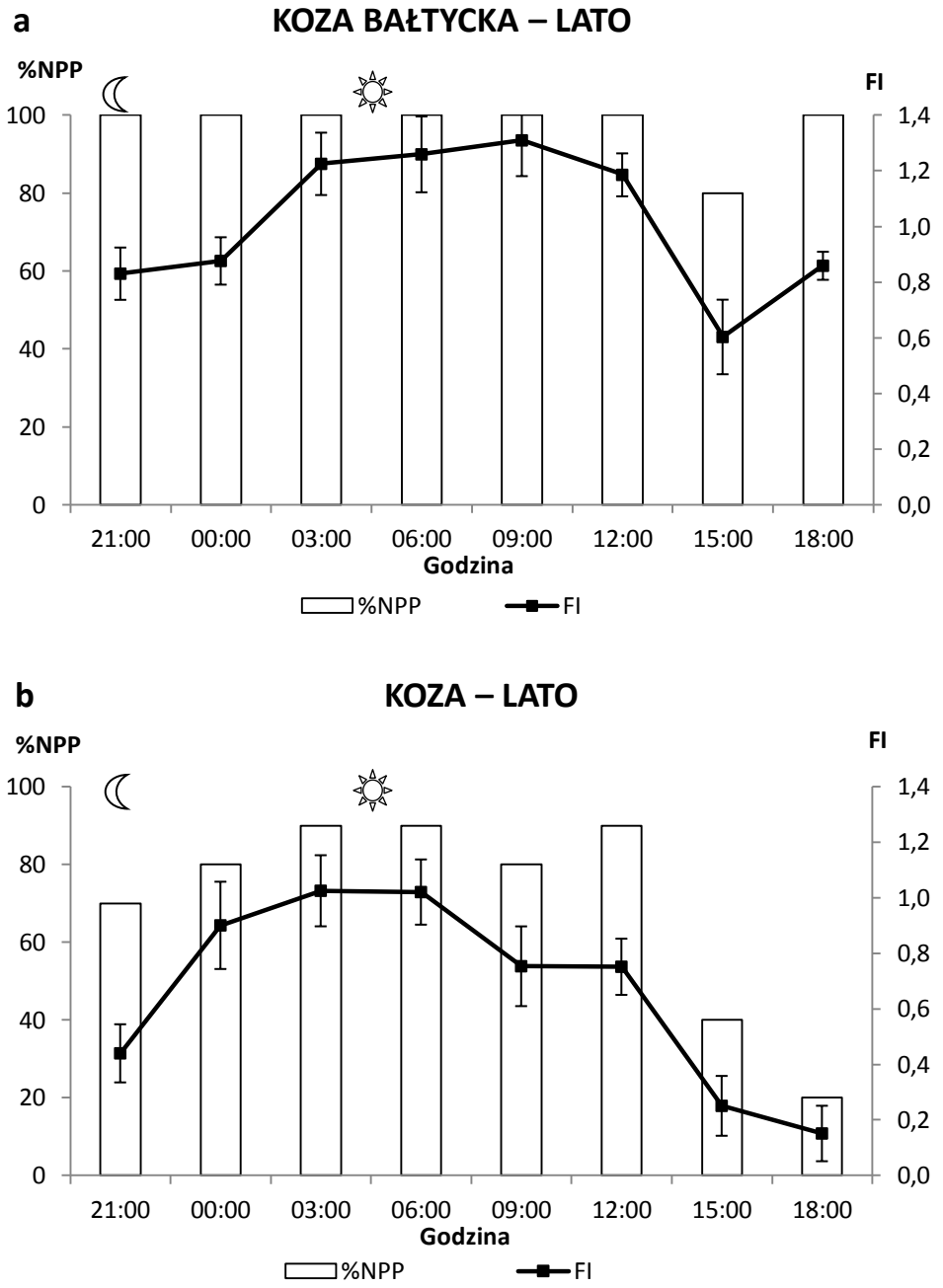
Ryc. 3. Procentowy udział wyróżnionych kategorii bezkręgowców w bazie pokarmowej dostępnej dla ryb w poszczególnych porach roku.



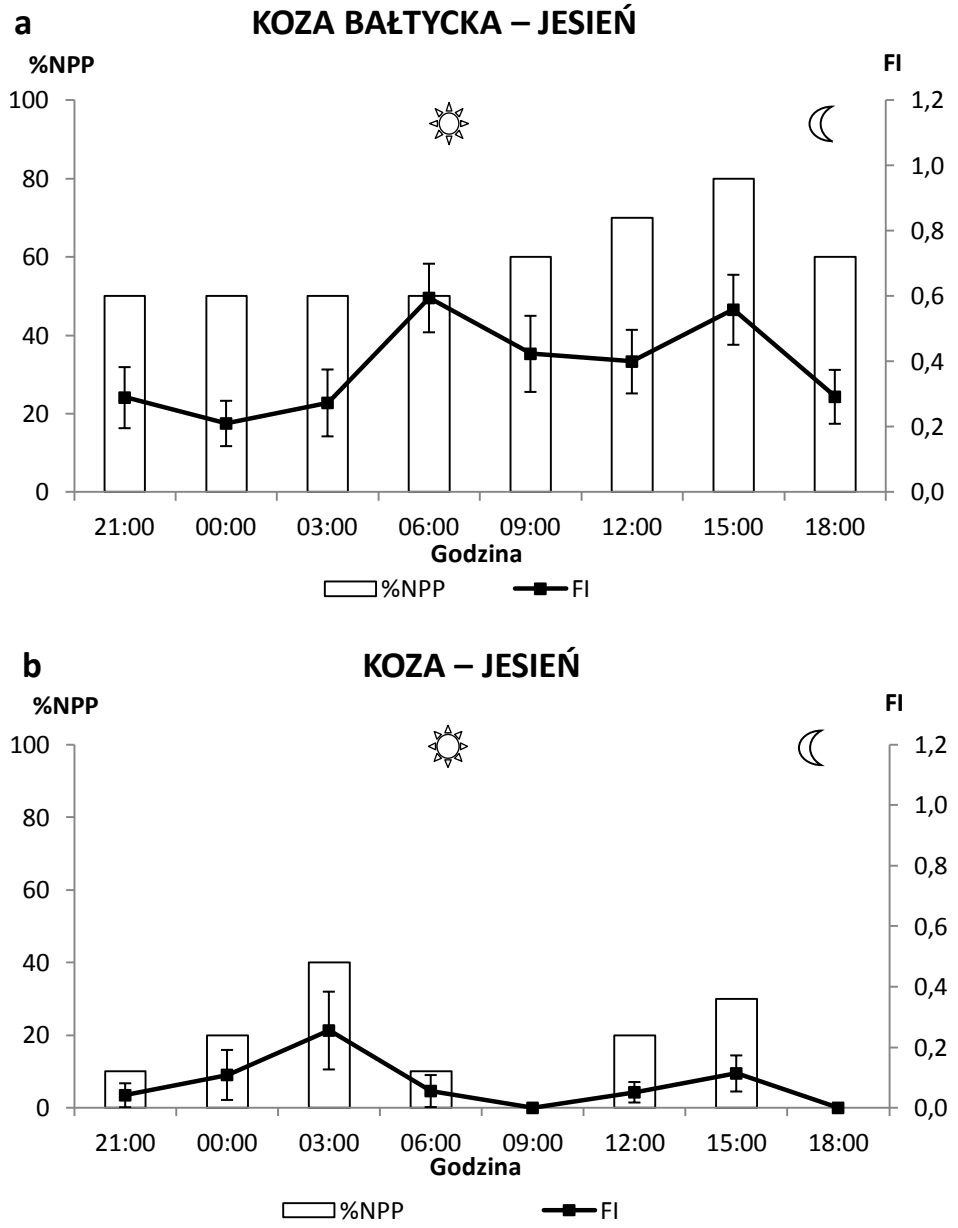
Ryc. 4. Wartości średnie współczynnika wypełnienia (FI) przewodów pokarmowych kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*) w poszczególnych porach roku. Literami od a do d oznaczono grupy jednorodne wyróżnione przy użyciu testu *post-hoc* HSD Tukeya.



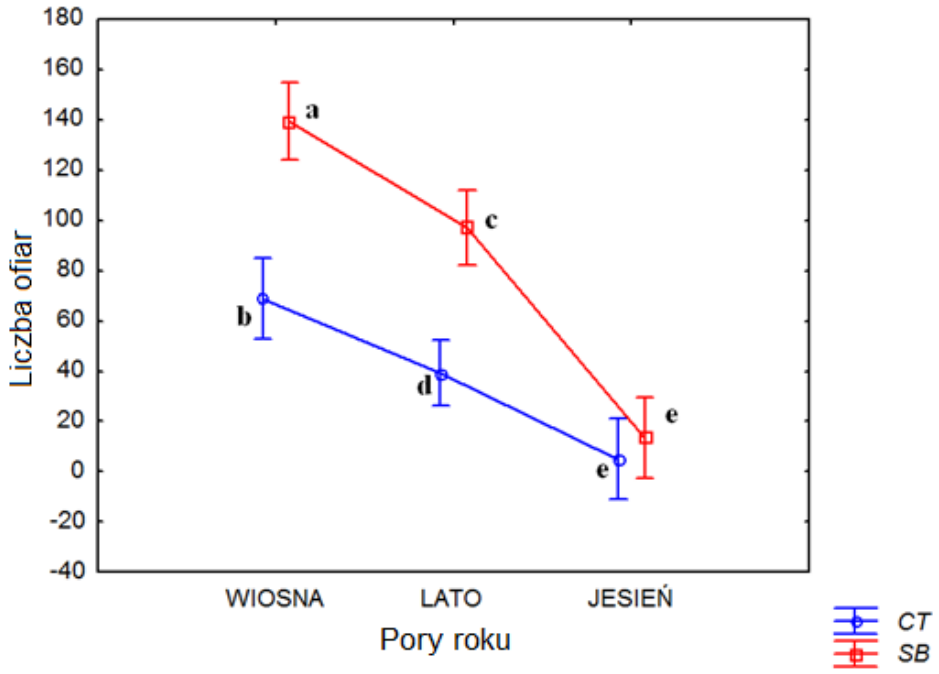
Ryc. 5. Udział procentowy ryb o niepustych przewodach pokarmowych (%NPP) oraz współczynnik wypełnienia przewodów pokarmowych (FI) kozy bałtyckiej (a) i kozy (b) w poszczególnych godzinach poboru prób wiosną; ☼ – wschód słońca: 4:41, ☾ – zachód: 20:21.



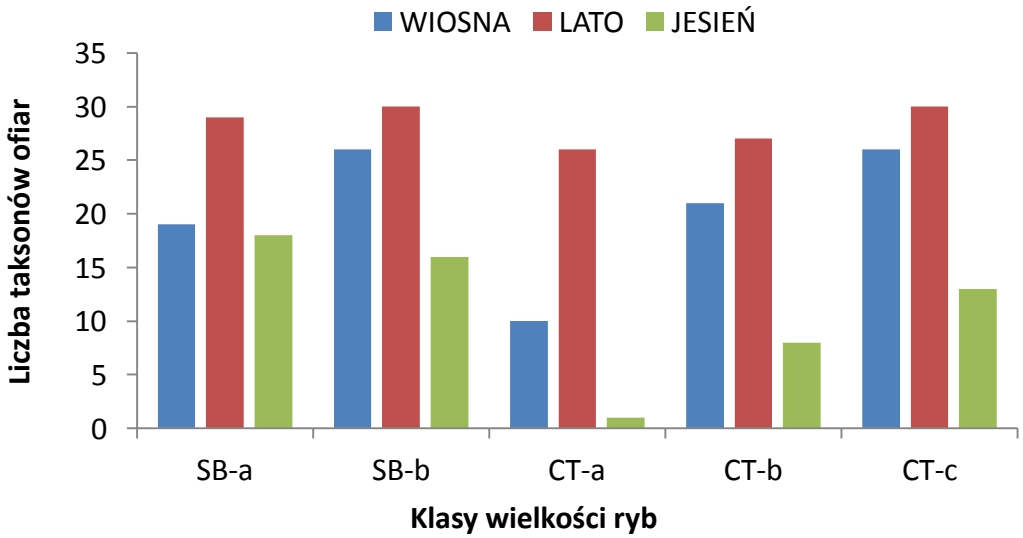
Ryc. 6. Udział procentowy ryb o niepustych przewodach pokarmowych (%NPP) i współczynnik wypełnienia przewodów pokarmowych (FI) kozy bałtyckiej (a) i kozy (b) w poszczególnych godzinach poboru prób latem; ☼ – wschód słońca: 4:19, ☾ – zachód: 20:56.



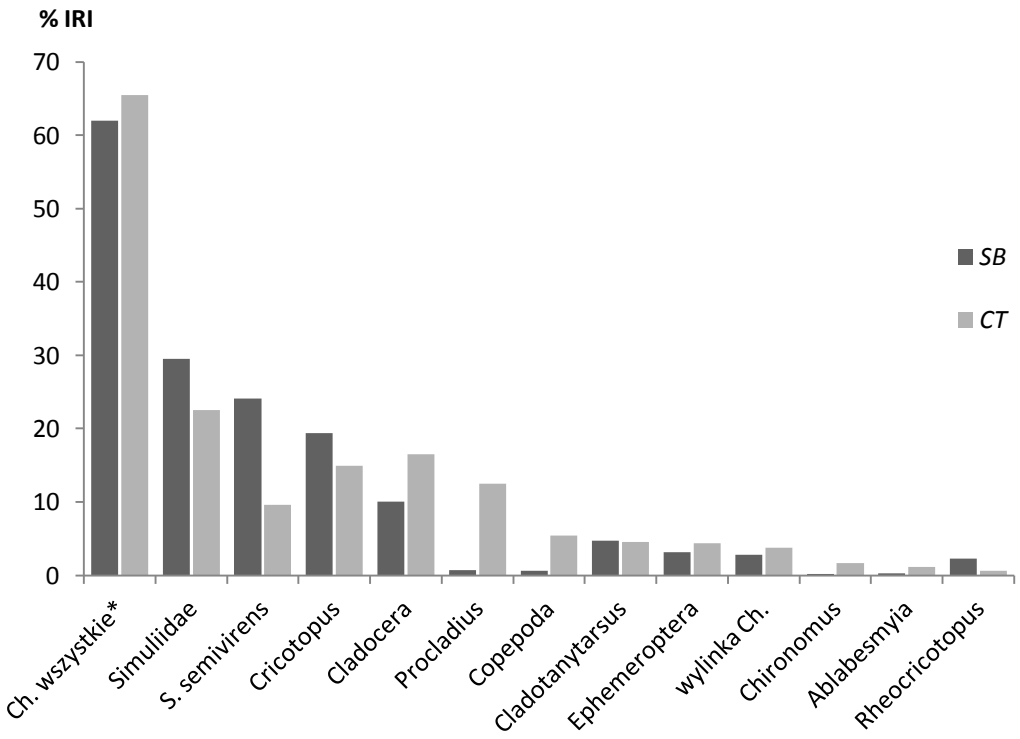
Ryc. 7. Udział procentowy ryb o niepustych przewodach pokarmowych (%NPP) i współczynnik wypełnienia przewodów pokarmowych (FI) kozy bałtyckiej (a) i kozy (b) w poszczególnych godzinach jesienią; ☼ – wschód słońca: 6:56, ☾ – zachód: 17:51.



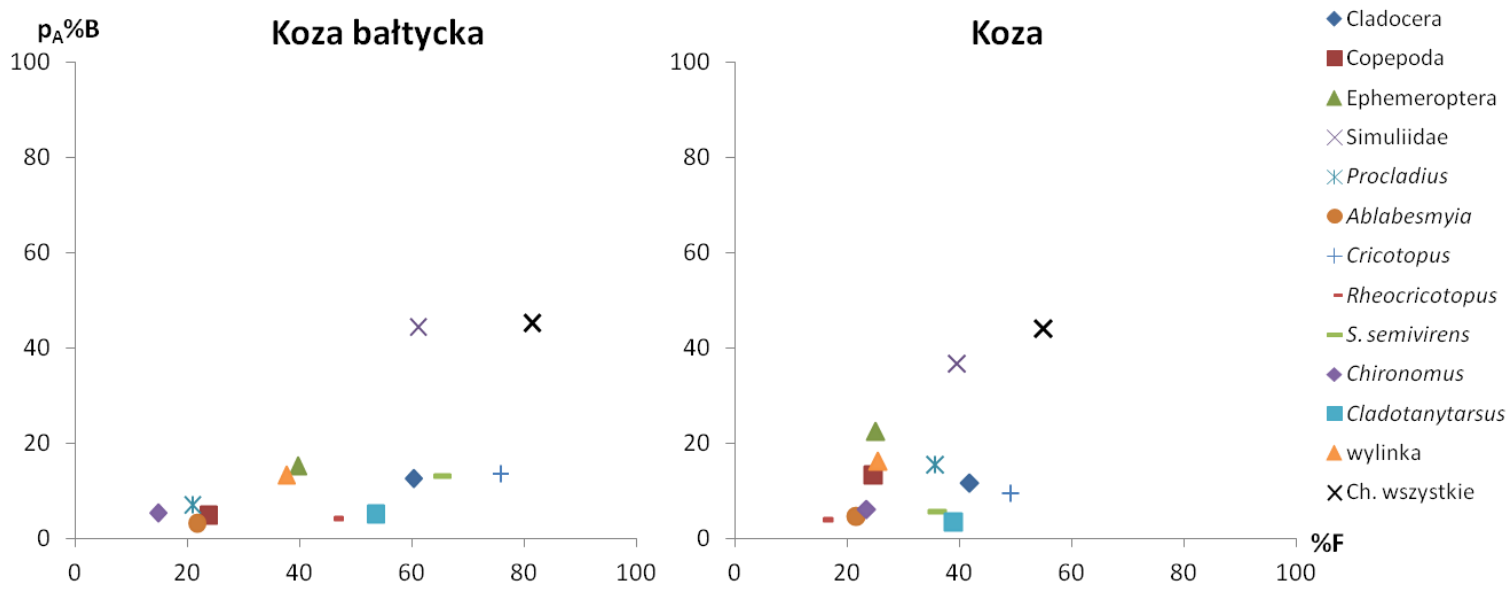
Ryc. 8. Liczba ofiar w diecie kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*) w poszczególnych porach roku. Literami: a, b, c, d, e oznaczono grupy jednorodne (test *post-hoc* Newmana-Keulsa).



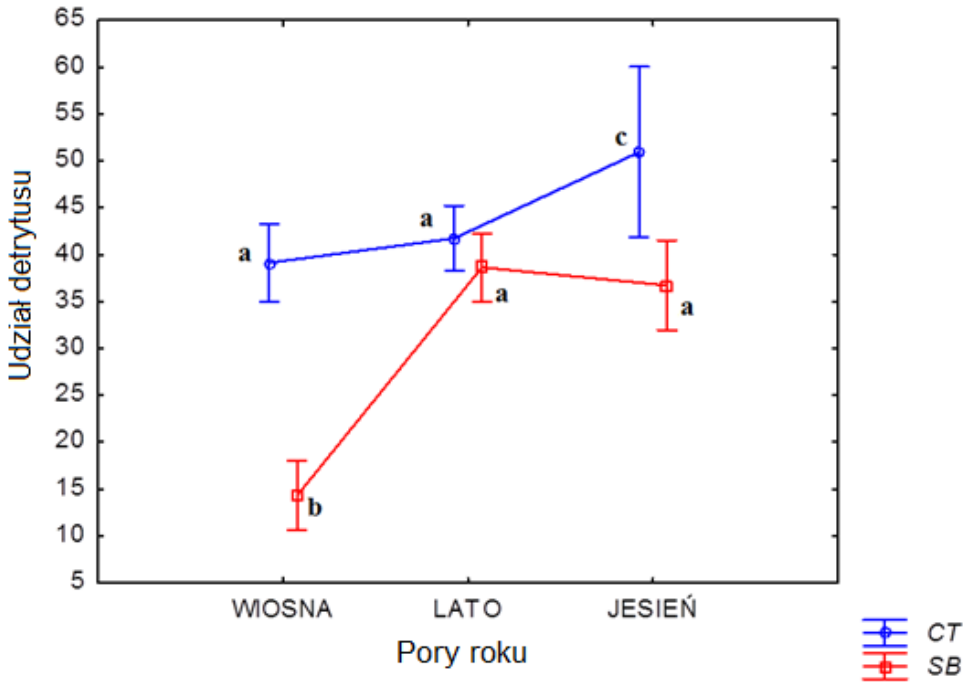
Ryc. 9. Liczba wyróżnionych kategorii (taksonów) ofiar w przewodach pokarmowych kozy bałtyckiej (*SB*) i kozy (*CT*) w porach roku. Klasy wielkości ryb – patrz Tabela 1.



Ryc. 10. Procentowy indeks ważności diety (%IRI) głównych kategorii pokarmowych (o wartości %IRI > 1%) kozy bałtyckiej (*SB*) i kozy (*CT*). *Kategoria „Ch. wszystkie" stanowi sumę larw ochotkowatych, „Ch. nieoznaczonych" oraz „Ch. pozostałych stadiów".



Ryc. 11. Strategia żerowania kozy bałtyckiej i kozy. Metoda graficzna Costello (1990) z poprawkami Amundsena i innych (1996), zastosowana do najważniejszych kategorii pokarmowych (o wartości %IRI > 1%); %F – częstość występowania, p_A%B – udział danej kategorii pokarmowej (% biomasy) w treści pokarmowej ryb, u których stwierdzono daną kategorię.



Ryc. 12. Udział detrytusu (dane transformowane arcus-sinus) w diecie kozy (*CT*) i kozy bałtyckiej (*SB*) w sezonach. Literami: a, b, c oznaczono kolejne grupy jednorodne (test *post-hoc* Newmana-Keulsa).

Apendyks 1

Apendyks 1. Średnie wartości udziału danej kategorii pokarmowej w ciężarze całkowitym pokarmu (%B śr.) wraz z odchyleniem standardowym (sd), frekwencja (%F) oraz indeks ważności diety (%IRI) kategorii pokarmowych w klasach wielkości kozy bałtyckiej (*SB*) i kozy (*CT*).

Kategorie pokarmowe	***SB*-a**				***SB*-b**				***CT*-a**				***CT*-b**				***CT*-c**			
	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI
Cladocera	7,13	14,23	50,97	8,63	7,21	12,89	74,51	10,94	2,20	5,91	27,40	4,86	5,62	9,25	52,56	17,86	5,20	10,62	43,18	22,53
Copepoda	1,20	4,42	20,65	0,74	0,97	2,57	28,43	0,47	2,00	12,03	12,33	0,80	3,20	8,42	32,05	4,56	3,55	8,19	27,27	9,39
Ostracoda	0,58	2,71	9,03	0,15	0,95	4,11	18,63	0,27	0,07	0,38	5,48	0,03	0,30	1,17	12,82	0,27	0,36	2,74	7,58	0,19
A. aquaticus	0,04	0,36	1,94	0,00	0,04	0,29	2,94	0,00	0,09	0,81	1,37	0,00	0,09	0,57	2,56	0,01	0,04	0,44	0,76	0,00
Gammaridae	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	2,11	1,37	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,08	0,76	0,00
Odonata	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,18	0,98	0,00	0,08	0,70	1,37	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09	0,76	0,00
Ephemeroptera	4,83	10,20	30,97	2,56	7,76	12,22	52,94	3,89	9,54	16,85	34,25	9,15	5,65	14,24	29,49	3,56	3,19	9,16	17,42	2,41
Coleoptera	0,04	0,26	1,94	0,00	0,40	2,61	4,90	0,02	0,53	3,50	2,74	0,04	0,06	0,41	2,56	0,01	0,07	0,66	2,27	0,02
Trichoptera	1,11	3,72	18,06	0,35	1,03	4,01	17,65	0,17	0,41	1,61	6,85	0,11	2,36	9,74	19,23	0,97	1,05	4,00	15,15	0,71
Simuliidae	24,42	31,84	49,68	29,92	30,61	30,17	78,43	29,57	20,17	25,69	53,42	37,56	18,28	26,87	44,87	24,65	8,17	17,46	28,79	11,82
Ceratopogonidae	0,01	0,16	0,65	0,00	0,25	1,94	3,92	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,82	2,56	0,01	0,78	6,35	4,55	0,14
Diptera inne	0,08	0,60	1,94	0,00	0,28	2,00	1,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,11	8,97	3,79	0,18
Procladius	0,78	2,83	18,71	0,45	2,55	6,62	24,51	0,99	4,36	10,90	38,36	10,03	6,16	13,40	41,03	10,06	5,31	12,64	31,06	14,75
Ablabesmyia	0,59	1,84	19,35	0,30	0,79	2,45	25,49	0,26	1,29	2,82	26,03	1,93	1,39	6,04	30,77	1,38	0,57	2,43	13,64	0,56
P. olivacea	0,05	0,44	1,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,11	1,28	0,00	0,05	0,31	3,03	0,01
Potthastia	0,97	7,91	8,39	0,13	0,30	1,59	8,82	0,03	0,18	1,19	4,11	0,03	0,31	1,85	7,69	0,07	0,11	0,49	7,58	0,07
Cricotopus	11,05	16,30	71,61	24,23	8,19	10,11	82,35	14,61	6,03	8,04	53,42	22,38	4,47	7,20	57,69	12,33	3,34	5,99	41,67	13,18
Rheocricotopus	1,82	4,63	44,52	3,04	2,05	4,41	49,02	1,74	0,25	0,93	9,59	0,14	0,91	2,64	25,64	0,83	0,62	2,62	13,64	0,80
S. semivirens	6,49	10,85	58,06	19,18	10,95	14,68	76,47	27,60	0,88	1,98	30,14	2,08	2,78	6,64	44,87	12,18	2,06	5,58	34,09	10,58
Thienemaniella	0,47	1,94	16,77	0,41	0,80	1,32	41,18	0,84	0,00	0,00	0,00	0,00	0,16	0,66	10,26	0,06	0,35	2,02	9,85	0,25
Epoicocladius	0,01	0,05	2,58	0,00	0,04	0,19	4,90	0,00	0,03	0,23	1,37	0,00	0,05	0,19	7,69	0,02	0,01	0,09	2,27	0,00
Polypedilum	0,22	1,20	9,68	0,05	0,52	1,92	15,69	0,13	0,37	1,25	9,59	0,24	0,98	3,13	17,95	0,65	0,59	1,96	15,91	0,68
Stictochironomus	0,65	7,63	3,23	0,03	0,40	2,78	4,90	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,13	2,27	0,00
C. defectus	0,53	2,37	13,55	0,16	0,41	1,06	23,53	0,16	0,19	0,63	10,96	0,18	0,22	1,40	7,69	0,05	0,19	0,71	10,61	0,16
Chironomus	0,58	5,17	10,97	0,13	1,12	3,70	20,59	0,28	0,89	1,96	24,66	1,18	1,40	4,13	28,21	1,35	1,62	4,32	19,70	2,13

Apendyks 1 (cd.). Średnie wartości udziału danej kategorii pokarmowej w ciężarze całkowitym pokarmu (%B śr.) wraz z odchyleniem standardowym (sd), frekwencja (%F) oraz indeks ważności diety (%IRI) kategorii pokarmowych w klasach wielkości kozy bałtyckiej (*SB*) i kozy (*CT*).

Kategorie pokarmowe	***SB*-a**				***SB*-b**				***CT*-a**				***CT*-b**				***CT*-c**			
	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI	%B śr.	sd	%F	%IRI
Paratendipes	0,04	0,38	1,29	0,00	0,02	0,14	3,92	0,00	0,03	0,23	1,37	0,00	0,21	1,59	5,13	0,03	0,22	1,78	5,30	0,07
Microtendipes	0,53	2,87	7,74	0,07	0,30	1,76	7,84	0,03	0,77	2,62	16,44	0,61	0,29	1,16	10,26	0,10	0,33	1,40	11,36	0,24
Endochironomus	0,01	0,09	1,29	0,00	0,04	0,41	0,98	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Robackia	0,40	1,47	20,00	0,26	1,20	3,88	44,12	1,02	0,14	0,62	8,22	0,08	0,17	0,69	10,26	0,07	0,38	1,99	10,61	0,23
Cladotanytarsus	3,03	8,85	52,26	7,07	2,17	4,59	55,88	2,89	1,55	2,45	42,47	6,77	1,56	2,85	48,72	4,81	0,85	1,82	31,06	3,33
Micropsectra	0,05	0,29	4,52	0,01	0,05	0,40	3,92	0,01	0,08	0,31	8,22	0,09	0,21	0,92	8,97	0,08	0,10	0,52	6,06	0,09
Paratanytarsus	0,02	0,16	1,94	0,00	0,01	0,06	2,94	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,02	0,12	2,56	0,00	0,01	0,06	3,03	0,01
Chir. nieoznaczone	0,02	0,12	5,16	0,01	0,03	0,15	4,90	0,00	0,01	0,04	4,11	0,02	0,05	0,22	5,13	0,01	0,05	0,37	4,55	0,04
poczwarka	0,97	6,90	8,39	0,14	0,24	1,25	4,90	0,01	0,67	3,59	5,48	0,12	1,22	8,53	7,69	0,20	0,10	0,91	1,52	0,01
wylinka	4,02	11,84	26,45	1,91	6,17	9,32	54,90	3,97	1,36	4,28	23,29	1,20	4,74	10,53	29,49	3,76	4,68	11,80	24,24	5,36
imago	0,28	1,13	8,39	0,05	0,53	2,34	11,76	0,06	0,60	1,98	10,96	0,30	0,11	0,47	6,41	0,03	0,23	2,19	3,79	0,04
P. aquatica	0,00	0,00	0,00	0,00	0,04	0,40	0,98	0,00	0,27	1,84	2,74	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Hydracarina	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01	0,06	2,94	0,00	0,01	0,09	1,37	0,00	0,01	0,11	1,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

II. Budowa narządów węchu kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994)

II. 1. WSTĘP

Wszystkie organizmy są zdolne do detekcji bodźców środowiskowych dzięki wykształceniu szeregu narządów zmysłów. Budowa i funkcjonowanie narządów wzroku i słuchu, w związku z niezmiennym charakterem odbieranych przez nie bodźców fizycznych (światło i dźwięk), opiera się na podobnym, stopniowo doskonalonym w rozwoju ewolucyjnym planie budowy. Natomiast zadaniem narządu węchu jest śledzenie ciągle zmieniającego się świata bodźców chemicznych, generowanych przez inne organizmy, i dlatego w toku ewolucji geny receptorów węchowych są stale testowane i odrzucane, podobnie jak zmieniane są strategie ekspresji genów. Z tego też powodu systemy węchowe zwierząt są niezwykle złożone i mogą wykrywać oraz rozróżniać większość cząsteczek unoszących się w otaczającym je środowisku (Bargmann 2006).

Receptory są bezpośrednimi detektorami bodźców środowiskowych. Ze względu na rodzaj odbieranego bodźca lub stymulacji wyróżnia się receptory chemiczne (węch, smak), fizyczne (foto-, termorecepcja itp.) lub mechaniczne (położenie ciała, ruch itp.) (Hara 1975). Znaczenie behawioralne odbieranych przez zmysły sygnałów dochodzących do mózgu różni się znacząco pomiędzy gatunkami. Dla wielu grup zwierząt najważniejszym zmysłem jest wzrok, podczas gdy dla innych bardziej istotne są informacje o chemicznym charakterze środowiska zewnętrznego (Hara 1975). Szacuje się, iż około 1% wszystkich genów odpowiada za wykrywanie zapachów. Tak ogromna ilość informacji genetycznej umożliwiająca działanie zmysłu węchu może

odzwierciedlać znaczenie tego układu sensorycznego dla przetrwania większości gatunków kręgowców (Hara 2011).

Nie inaczej jest w przypadku ryb, gdyż w środowisku wodnym, w którym słuch i wzrok mają ograniczoną użyteczność, to właśnie sygnały chemiczne odgrywają największą rolę w życiu tych organizmów (Hara 1975, Jasiński 1976).

Chemorecepcja w środowisku wodnym

W środowisku wodnym, podobnie jak w lądowym, znajduje się wiele mieszanin chemicznych, jednak sposób ich dystrybucji jest zasadniczo odmienny. Aby cząsteczki zapachowe mogły się rozprzestrzeniać, muszą znajdować się w roztworach, a nie w fazie gazowej. Woda jest ośrodkiem 800 razy bardziej gęstym od powietrza, dlatego stanowi znacznie wolniejszy nośnik niż powietrze (Hickmann i inni 2001), zarówno pod względem dyfuzji, konwekcji, jak też prądów. Zatem to rozpuszczalność, a nie lotność związków chemicznych, determinuje ich charakter jako sygnałów chemicznych i dlatego nielotne związki o względnie niskiej masie cząsteczkowej, jak np. aminokwasy, prostaglandyny, steroidy stanowią istotne kategorie potencjalnych bodźców węchowych, modyfikując m.in. behawioralne reakcje ryb (Hara 1975, 2011, Hara 1989, Hara i Zieliński 1989).

Smak czy węch – jak rozróżnić?

U zwierząt lądowych oddychających powietrzem atmosferycznym do receptorów węchowych zaliczamy te, które reagują na substancje lotne. Są to receptory chemiczne wykazujące wysoką wrażliwość i swoistość, mające zdolność odbierania bodźców nawet z dalszej odległości. Receptory o umiarkowanej wrażliwości, pobudzane przez słabsze, rozcieńczone roztwory uważa się za receptory

smakowe lub kontaktowe i zazwyczaj są one powiązane z odżywianiem (Hara 1975). Jednak w przypadku ryb, podział na zmysł węchu i smaku nie jest tak wyraźnie zarysowany, ponieważ u tej grupy kręgowców zarówno smak, jak i węch pośredniczą w rozpoznawaniu molekuł rozpuszczonych w wodzie (Hara 1975, Hara i Zieliński 1989, Kotrschal 2000, Hara 2011). Zmysły te działają zarówno jako receptory dalekiego zasięgu, wykrywając bodźce zlokalizowane z dala od receptorów (podobnie do słuchu i wzroku) oraz jako receptory kontaktowe, wykrywając bodźce, które są w bezpośrednim kontakcie z powierzchnią ciała (podobnie jak receptory dotyku i bólu). Środowisko wodne sprawia, że zmysły chemiczne ryb są wyjątkowe, a rozróżnienie między tymi dwiema modalnościami sensorycznymi nie zawsze jest tak jasne, jak w przypadku organizmów lądowych (Hara i Zieliński 1989, Hara 2011). Jednak niezależnie od typu środowiska (woda, powietrze), chemorecepcja jest zjawiskiem nierozerwalnie związanym z wodą, która pośredniczy w transporcie cząsteczki substancji zapachowej do dendrytów węchowych komórek receptorowych (Strausfeld i Hildebrand 1999). Same receptory również są pokryte płynnymi materiałami, w których zachodzi początkowy proces transdukcji czuciowej (Hara 2011).

Kontrowersje wokół węchu ryb

Badania nad rozróżnieniem między zmysłem węchu i smaku mają długą historię (Hara 1975). Istnienie zmysłu powonienia u ryb od początku wzbudzało kontrowersje. Na przykład Nagel (1894 za: Hara 1975) zaprzeczał istnieniu prawdziwego zmysłu węchu u wodnych zwierząt, dowodząc, iż zmysł ten może być stymulowany jedynie przez substancje gazowe i że stymulacja chemiczna może się odbywać jedynie poprzez zmysł smaku. Od tego czasu wielu badaczy zajmowało się fizjologicznymi różnicami pomiędzy zmysłem węchu i smaku u ryb (Hara 1975). Najbardziej przekonujących

dowodów na istnienie zmysłu węchu u ryb jako pierwszy dostarczył Strieck (1924 za: Hara 1975). Hodował on strzeble potokowe (*Phoxinus phoxinus*), które uczył rozpoznawać proste substancje zapachowe i smakowe. Ryby te nie umiały rozróżnić substancji zapachowych po usunięciu im przodomózgowia, chociaż nadal mogły percepować substancje smakowe. Doświadczenie to wskazywało na odmienne funkcje receptorów węchu i smaku u ryb. Późniejsze wyniki badań, pochodzące z morfologii porównawczej i elektrofizjologii, sugerowały, że zmysły węchu i smaku ryb pełnią różne role ekologiczne (Kotrschal 2000). Jednak wraz z kolejnymi odkryciami dotyczącymi chemorecepcji, dowiedziono, że o ile znajdowanie pokarmu jest możliwe dzięki węchowi, to zmysł smaku pełni funkcję do niego komplementarną, a informacje przekazywane przez obydwa zmysły są przetwarzane i integrowane w ośrodkach nerwowych wyższego rzędu. Z tego też powodu należy zachować ostrożność przy prostej interpretacji eksperymentów deprywacyjnych (Kotrschal 2000, Hara 2006, Hara 2011).

Znaczenie węchu

Węch należy do podstawowej reprezentacji sensorycznej ryb kostnoszkieletowych, odpowiada za ważne dla przeżycia ryb zachowania, takie jak: odnajdowanie ofiar, unikanie drapieżników, wewnątrzgatunkową komunikację, rozpoznawanie płci i gatunku, reprodukcję, zachowania rodzicielskie, migracje itp. (Hara 1975, Hara i Zielinski 1989, Laberge i Hara 2001, Kasumyan 2004). Szczególne znaczenie ma narząd węchu u ryb bentonicznych, występujących w wodach mulistych (węgorz, piskorz), a także u niektórych ryb głębinowych. U ryb żyjących w ławicach (np. u strzebli) powonienie pomaga utrzymać się w grupie oraz pozwala odbierać sygnały ostrzegawcze, gdyż skóra zranionych osobników wydziela substancje

alarmujące. Skóra ryb drapieżnych należących do okoniowatych i łososiowatych nie posiada takich właściwości. Węch umożliwia również odbywanie wędrówek na tarło rybom anadromicznym (np. troci), pomagając im w odnalezieniu drogi do potoków macierzystych (Jasiński 1976, Kasumyan 2004).

Budowa narządu węchu

Narząd węchu ryb kostnoszkieletowych znajduje się na wierzchniej części głowy, w komorach węchowych przykrytych fałdem skórnym, tworzącym przedni otwór wlotowy (wpustowy) i tylny wylotowy (wypustowy). Komory węchowe wyścieła mocno pofałdowana błona śluzowa, która tworzy rozetę węchową, składającą się z blaszek (lamelli) węchowych usytuowanych po obu stronach listwy środkowej (Hara 1975, 1986, Jasiński 1976, Hara i Zielinski 1989, Zeiske i inni 1992, Hansen i inni 1997, Sorensen i Caprio 1998, Laberge i Hara 2001, Hamdani i Døving 2007). Takie ułożenie błony śluzowej znacząco zwiększa jej powierzchnię, w tym również powierzchnię węchową. Przedstawiony powyżej, ogólny schemat budowy narządu węchowego ma wiele typów i modyfikacji (Zeiske i inni 1992), a jego struktura może się znacznie różnić u przedstawicieli poszczególnych grup taksonomicznych (Kasumyan 2004).

Blaszki węchowe pokryte są nabłonkiem węchowym zbudowanym z dwóch rodzajów komórek: zmysłowych i niezmysłowych. Do pierwszego rodzaju zalicza się komórki receptorowe, otoczone przez komórki zrębowe i leżące pod nimi komórki podstawne. Do drugiej grupy należą orzęsione komórki migawkowe i komórki gruczołowe. Wśród komórek receptorowych opisano cztery typy, zróżnicowane morfologicznie w zależności od pełnionych przez nie funkcji. Zazwyczaj najliczniejsze są komórki z kilkoma wiciami w części apikalnej komórki. Drugi typ to komórki

z pęczkiem stosunkowo krótkich mikrokosmków na wierzchołku komórki. Trzecim typem są komórki z pojedynczą wypustką, których geneza i rola wciąż są przedmiotem dyskusji. Czwarty, stosunkowo niedawno opisany typ komórek receptorowych to tzw. komórki kryptowe, u których wierzchołek komórki jest nieco zagłębiony w nabłonku i posiada krótkie wypustki apikalne (Hara 1975, 1986, Grodziński 1981, Hara i Zielinski 1989, Zeiske i inni 1992, Hansen i inni 1997, Sorensen i Caprio 1998, Laberge i Hara 2001, Kasumyan 2004, Hamdani i Døving 2007).

Cel pracy

Sukces ewolucyjny osobników mierzony przekazaniem genów do następnego pokolenia zależy m.in. od zdobycia odpowiedniej ilości zasobów pokarmowych (Wootton 1998). Ich zdobycie uzależnione jest od wyposażenia organizmów w receptory umożliwiające wykrycie pokarmu, a więc od budowy narządów zmysłu chemicznego. Koza (*Cobitis taenia*) i koza bałtycka (*Sabanejewia baltica*) wykazują podobne preferencje siedliskowe oraz pokarmowe. Nieduże gałki oczne, obecność wąsów wokół otworu gębowego, a także nocna aktywność żerowania sugerują, że u obu gatunków ryb największe znaczenie w odnajdywaniu ofiar może mieć chemorecepcja, w tym przede wszystkim zmysł węchu (Kotrschal 2000).

Modyfikacja układu węchowego może nastąpić poprzez dostosowanie do określonego środowiska (Ghosh i Chakrabarti 2013). Narządy węchu ryb potrafią się bardzo różnić między gatunkami, zarówno pod względem rodzaju i liczby komórek receptorowych, jak i sposobu rozmieszczenia zmysłowego nabłonka węchowego (Yamamoto 1982).

Celem tej części pracy było przeprowadzenie analizy porównawczej budowy narządu węchu kozy i kozy bałtyckiej, który dotąd jeszcze nie był badany u tych gatunków.

II. 2. MATERIAŁ I METODY

Analizę budowy narządów węchu kozy i kozy bałtyckiej przeprowadzono na 13 osobnikach kozy bałtyckiej i 14 osobnikach kozy. Ryby złowiono za pomocą włoka w strefie brzegowej Pilicy, w miejscowości Mysiakowiec (N 51°34.462' E 20°20.155') 29 czerwca 2012 r. Żywe ryby przetransportowano do laboratorium (Zakład Anatomii Porównawczej Uniwersytetu Jagiellońskiego), gdzie zostały uśpione w 0,1% roztworze trikainy, zmierzone z dokładnością do 1 mm (*LT*) oraz zważone z dokładnością do 0,1 g. Do dalszych analiz wykorzystywano tylko głowy. W celu zbadania struktury powierzchni narządów węchu, z czterech osobników kozy i trzech osobników kozy bałtyckiej sporządzono preparaty, które następnie poddano analizie w skaningowym mikroskopie elektronowym (SEM) model JSM 5410 Jeol w Zakładzie Biologii i Obrazowania Komórki Uniwersytetu Jagiellońskiego. Pozostały materiał pochodzący od 10 osobników kozy i 10 osobników kozy bałtyckiej wykorzystano do analizy wielkości powierzchni ich narządów węchu.

II. 2.1. Analiza budowy narządów węchu kozy i kozy bałtyckiej oraz struktury powierzchni nabłonka węchowego w skaningowym mikroskopie elektronowym (SEM)

Po utrwaleniu głów w utrwalaczu Karnowskiego, sporządzonym na 0,2 M buforze kakodylowym (w temperaturze 4°C), płukano je w 0,2 M buforze

kakodylowym, po czym z komory węchowej preparowano rozetę węchową. Następnie, tak przygotowany materiał odwadniano we wzrastającym gradiencie stężeń alkoholu etylowego (50%, 75%, 90% i 100%) oraz w 100% acetonie. Po wysuszeniu w punkcie krytycznym CO_2 i naklejeniu na holdery materiał badawczy napylano węglem i złotem, a następnie poddano analizie w SEM.

II. 2.2. Analiza porównawcza wielkości powierzchni węchowej kozy i kozy bałtyckiej

Pobrany materiał utrwalano w 4% formalinie, a następnie płukano w 0,2 M buforze kakodylowym i odwadniano we wzrastającym gradiencie stężeń alkoholu etylowego (50%, 75%, 90% i 100%). Wypreparowane kolejne blaszki węchowe z lewej rozety węchowej (metoda za Jakubowski i Kunysz 1979) danego osobnika nakładano na szkiełko podstawowe z kroplą gliceryny (ośrodek immersyjny) i nakrywano szkiełkiem nakrywkowym. Z tak przygotowanych preparatów obliczano pod binokularem powierzchnię poszczególnych blaszek węchowych przy pomocy programu graficznego ImageJ (Rasband 1997). Liczbę blaszek węchowych (Nbw) u kozy i kozy bałtyckiej porównywano testem nieparametrycznym U Manna-Whitneya, natomiast łączną powierzchnię (Pbw) porównywano testem t-Studenta. Zależność liczby blaszek węchowych od długości ciała ryb (*LT*) (transformowanych logarytmicznie) oraz ich łącznej powierzchni analizowano przy pomocy regresji liniowej. Zróżnicowanie współczynników regresji badano przy użyciu analizy kowariancji (Zar 2010).

Wszystkie obliczenia wykonano w arkuszu kalkulacyjnym Excel oraz przy pomocy programu statystycznego Statistica 10 (StatSoft 2011).

II. 3. WYNIKI

II. 3.1. Analiza budowy narządów węchu kozy i kozy bałtyckiej oraz struktury powierzchni nabłonka węchowego w SEM

Narządy węchu u obu badanych gatunków ryb zlokalizowane są w przedniej, przedoczodołowej części głowy. Skóra otaczająca otwór wlotowy nozdrzy jest wyciągnięta w rurkę skierowaną do przodu, natomiast otwór wylotowy, nieosłonięty rurką, usytuowany jest tuż za rurką otworu wlotowego (Ryc. 1A). Oba otwory prowadzą do komory węchowej, w której znajduje się rozeta węchowa. Kształt rozety węchowej różni się między badanymi gatunkami ryb. W przypadku kozy rozeta węchowa jest okrągła (Ryc. 1B), natomiast u kozy bałtyckiej przyjmuje kształt owalny (Ryc. 1C).

Struktura powierzchni receptorowego nabłonka węchowego u badanych gatunków jest bardzo podobna. W obu przypadkach komórki receptorowe są rzadko rozsiane lub położone blisko siebie, tworząc skupienia w postaci małych wysp rozlokowanych pomiędzy gęsto występującymi komórkami niereceptorowego nabłonka migawkowego, który pokrywa prawie całą powierzchnię blaszek węchowych (Ryc. 2A). W rozetach węchowych obu gatunków kóz występują trzy rodzaje receptorowych komórek węchowych: komórki z wiciami ułożonymi wokół maczugowatego uwypuklenia (Ryc. 2B), z pojedynczą grubą wypustką (Ryc. 2C) oraz komórki z mikrokosmkami (Ryc. 2D).

II. 3.2. Porównanie wielkości powierzchni węchowej kozy i kozy bałtyckiej

Obydwa gatunki wykazują zmienną liczbę blaszek węchowych w rozetach. W rozetach węchowych kozy stwierdzono od 7 do 15 blaszek (wartość modalna Mo = 12, $Nbw_{śr.}$ = 10,7 ± 1,9), natomiast osobniki kozy bałtyckiej posiadają od 13 do 21

blaszek węchowych (Mo = 18, $Nbw_{śr.}$ = 17 ± 2). Porównanie rozkładów liczby blaszek węchowych badanych gatunków ryb pokazuje, że koza bałtycka ma większą liczbę blaszek w rozecie (U = 1,50, p < 0,001). Badane gatunki ryb różnią się również powierzchnią pojedynczych blaszek węchowych. Średnia powierzchnia pojedynczej blaszki kozy wynosi 0,338 ± 0,581 mm^2 i jest istotnie większa od średniej powierzchni blaszki węchowej kozy bałtyckiej (0,257 ± 0,507 mm^2, t = 2,294, df = 18, p = 0,017). Jednak całkowita powierzchnia blaszek węchowych (Pbw) badanych osobników obu gatunków kóz nie różni się (Pbw_{SA} = 4,496 ± 1,222 mm^2, Pbw_{CT} = 3,848 ± 1,553 mm^2; t = 1,004, df = 18, p = 0,310).

W przypadku kozy występowała istotna zależność pomiędzy długością ciała i liczbą blaszek węchowych, natomiast zależności takiej nie stwierdzono u kozy bałtyckiej (Tabela 1). Osobniki obu gatunków ryb wykazują zależność sumarycznej powierzchni nabłonka węchowego od długości ciała (Ryc. 3). Porównanie współczynników nachylenia (b) prostych regresji (ANCOVA) pokazuje, że współczynniki te nie różnią się ($F_{1;14}$ = 0,131, p < 0,723), natomiast proste regresji różnią się współczynnikami przecięcia (a) ($F_{1;16}$ = 39,148, p < 0,001). Tak więc, proste te są równoległe, a osobniki kozy bałtyckiej mają średnio większą sumaryczną powierzchnię nabłonka węchowego od osobników kozy o analogicznej długości ciała.

II. 4. DYSKUSJA

Warunki panujące w danym środowisku determinują sposób funkcjonowania w nim ryb, w tym określają rolę zmysłów w ich życiu. Wzajemne oddziaływanie różnych modalności sensorycznych ryb prowadzi do późniejszej reakcji na bodźce środowiskowe, które obserwujemy lub mierzymy (Gill 2019). Organy węchowe wykazują znaczną różnorodność, która odzwierciedla zarówno stopień rozwoju ewolucyjnego ryb, jak i zajmowaną przez nie niszę ekologiczną (Zeiske i inni 1992, Hara 1994, Kim i Park 2016).

Budowa zewnętrzna narządów węchu

Pomimo tego, że koza i koza bałtycka mają odmienne preferencje siedliskowe (Pietraszewski 2015), budowa zewnętrzna ich narządów węchu jest bardzo podobna. Skóra otaczająca przedni otwór wlotowy nozdrzy u obu gatunków jest wyciągnięta w rurkę, co stanowi przystosowanie do zagrzebywania się w podłożu. W ten sposób nie tylko ułatwiony zostaje napływ wody do komory węchowej, lecz także przedostawanie się cząsteczek substratu do komory węchowej jest ograniczone. Podobna modyfikacja budowy nozdrzy występuje stosunkowo często u gatunków bentonicznych, np. u wielu gatunków sumów (Siluridae), węgorzy (Anguillidae) czy też muren (Muraenidae) (Kasumyan 2004). Narząd węchu obu badanych gatunków kóz jest ditermiczny, tzn. z dwoma otworami węchowymi: wlotowym i wylotowym (Døving 1986). Narząd wyposażony tylko w jeden otwór, czyli monotermiczny, występuje rzadziej, m.in. u ryb wodno-lądowych z rodzaju *Periophthalmus* i *Boleophthalmus* (Kuciel i inni 2013), ale również u ciernikowatych (Gasterosteidae), belonowatych (Belonidae) i szczupaka (*Esox lucius*) (Kasumyan 2004).

Budowa wewnętrzna narządów węchu

Wyposażenie rozety w blaszki węchowe zależy od gatunku, ale też może różnić się w jego obrębie, jednak ich liczba pozostaje stała na pewnym poziomie wzrostu osobnika danego gatunku (Yamamoto 1982). Różnice w kształcie i ułożeniu blaszek węchowych mogą być cechami diagnostycznymi w taksonomii ryb (Waryani i inni 2015, Kim i Park 2016). Wraz ze wzrostem liczby blaszek rozeta węchowa może ulegać wydłużeniu. W 1909 r. Burne (za: Hara 1975) dokonał podziału ryb na mikrosmatyczne – posiadające okrągłe rozety, z niewielką liczbą blaszek, mediosmatyczne – z rozetami owalnymi, a także makrosmatyczne – wyposażone w podłużne rozety i posiadające największą liczbę lamelli węchowych.

Blisko spokrewnione gatunki ryb, na przykład należące do tej samej rodziny, zwykle mają rozety węchowe tego samego lub podobnego typu (Yamamoto 1982, Zeiske i inni 1992). Przeprowadzone badania wykazały wyraźne różnice pomiędzy gatunkami kóz w liczbie blaszek węchowych i kształcie rozet. U kozy bałtyckiej jest ona nieco wydłużona tworząc owal (ryba mediosmatyczna zgodnie z klasyfikacją Burne'a), a w przypadku kozy jest okrągła (ryba mikrosmatyczna). Wynika to z odmiennego wyposażenia w blaszki węchowe: osobniki pierwszego gatunku posiadały średnio 17 blaszek, podczas gdy w rozecie osobników należących do drugiego gatunku stwierdzono średnio 11 blaszek węchowych. U śliza *Triplophysa dalaica* stwierdzono występowanie w komorze węchowej 20 blaszek, które nadawały owalny kształt rozecie węchowej, podobnie jak w przypadku kozy bałtyckiej (Waryani i inni 2013).

Pofałdowanie nabłonka węchowego u niektórych ryb może być znacznie silniejsze, na przykład 230 blaszek węchowych stwierdzono u *Hoplopagrus guentheri*. U jednych ryb, np. u mieczyka Hellera (*Xiphophorus helleri*) krótkie blaszki wyrastają

bezpośrednio z dna komory węchowej, a u innych blaszki odchodzą od krótkiego trzonu (tzw. listwy środkowej), tworząc rozetę węchową (np. u węgorza, *Anguilla anguilla*, który posiada ok. 100 lamelli węchowych) (Hansen i Zielinski 2005). Jednakże, czułość zmysłu węchu może być wysoka nawet u ryb ze stosunkowo niedużą powierzchnią nabłonka węchowego, jak zaobserwowano w odpowiedzi na różne związki w przypadku babki byczej (*Neogobius melanostomus*), nieposiadającej blaszek węchowych (nabłonek węchowy występuje jedynie na ścianach komór węchowych), u której węch odgrywa istotną rolę w komunikacji osobników podczas tarła (Belanger i inni 2003, 2004). Węch odgrywa podobną rolę u ciernika (*Gasterosteus aculeatus*) (Hansen i Zielinski 2005), ryby wyposażonej w bardzo słabo wykształcony nabłonek węchowy, bo posiadającej w rozecie tylko 2 blaszki węchowe (Kasumyan 2004). Burne (1909 za: Hara 1975) sugerował, że lepiej rozwinięty nabłonek węchowy charakteryzuje ryby związane z dnem. Sumy, które zamieszkują strefę bentosową, mają niezwykle pofałdowaną rozetę węchową (Jakubowski i Kunysz 1979). Również Ghosh i Chakrabarti (2013) w swoich badaniach dotyczących morfologii narządu węchu grubowarga *Labeo bata*, występowanie licznych blaszek węchowych u tego gatunku łączyli z dobrze rozwiniętym zmysłem węchu, związanym z przydennym trybem życia tej ryby. Z kolei komora węchowa ryb pelagicznych, takich jak ślizgowce (Blenniiformes) czy niszczuki (Lepisosteiformes) wyposażona jest w jedną fałdę (Hansen i Zielinski 2005).

Struktura powierzchni blaszek węchowych

Rozmieszczenie receptorowego nabłonka węchowego może przyjmować cztery główne wzorce: ciągły (w miarę równomiernie pokrywający powierzchnię lamelli), strefowy-duży (występujący w formie dużych wysp), nieregularny oraz strefowy-mały

(przyjmujący formę małych wysp oddalonych od siebie) (Yamamoto 1982). Rozmieszczenie receptorowego nabłonka węchowego u badanych gatunków kóz jest bardzo podobne. Zgodnie z przyjętą klasyfikacją, można je zaliczyć do wzorca „strefowy-mały". Komórki receptorowe są rzadko rozsiane lub położone blisko siebie, tworząc skupienia w postaci małych wysp rozlokowanych pomiędzy gęsto występującymi komórkami niereceptorowego nabłonka migawkowego. W obrazie uzyskanym ze skaningowego mikroskopu elektronowego (SEM) czasem trudno było dostrzec komórki receptorowe pośród gęstego „lasu" rzęsek nabłonka migawkowego. U śliza *Triplophysa dalaica* niereceptorowy nabłonek migawkowy również maskował pozostałe rodzaje komórek i pokrywał niemal całą powierzchnię blaszek węchowych. Komórki receptorowe także były rozproszone w masie komórek nabłonka migawkowego, miejscowo tworząc skupienia (Waryani i inni 2013).

Mechanizmy wentylacji narządów węchu

Cyrkulacja wody w narządach węchowych większości ryb zachodzi naturalnie podczas ruchu do przodu, a także dzięki ustawieniu głową „pod prąd" w wodach płynących (Kasumyan 2004). Niektóre ryby żyjące w wodach stagnujących posiadają specyficzne mechanizmy umożliwiające napływ wody do komór węchowych. Są to m.in. ruchy rzęsek napędzające wodę oraz pompowanie wody do wnętrza nozdrzy przez dodatkowe narządy – worki nosowe – które tworzą podciśnienie (Kuciel i inni 2011, Kim i Park 2016). Gęsto ułożone komórki rzęskowe nabłonka migawkowego w środkowym obszarze blaszki są odpowiedzialne za krążenie wody w przestrzeni między blaszkami, jak również w komorze węchowej. Pochylenie rzęsek w tę samą stronę na znacznej powierzchni nabłonka zdaje się to potwierdzać (Waryani i inni 2013, Kim i Park 2016). Rola ruchomych rzęsek jest niezwykle istotna dla funkcjonowania

zmysłu węchu, ponieważ poruszając się synchronicznie pomagają w przepływie wody, a tym samym umożliwiają transport związków chemicznych do komórek receptorowych (Døving 1986, Kasumyan 2004). Biorąc pod uwagę tak gęste występowanie rzęsek nabłonka migawkowego u kozy i kozy bałtyckiej, można wnioskować, iż pełnią one ważną funkcję w wentylacji komory węchowej u obu badanych gatunków. Prawdopodobnie, gdy ryby pozostają zakopane w substracie, w ten sposób są w pewnym stopniu uniezależnione od kierunku przepływu wody. Ma to szczególne znaczenie dla kozy, która nierzadko występuje w bardzo drobnym substracie nieorganicznym i w mule w wodach stojących (Boroń i Danilkiewicz 2000a, Boroń i inni 2002).

Ultrastruktura receptorowego nabłonka węchowego (SEM)

U obu badanych gatunków kóz stwierdzono obecność tych samych trzech typów komórek receptorowych: z wiciami ułożonymi wokół maczugowatego uwypuklenia, komórek z mikrokosmkami oraz komórek z pojedynczą grubą wypustką. Nie napotkano na komórki kryptowe, które jednak większość badaczy identyfikowała dotychczas za pomocą transmisyjnej mikroskopii elektronowej (TEM) oraz obserwacji histologicznych i immunohistochemicznych (Hansen i Zeiske 1998, Ferrando i inni 2007, Ghosh i Chakrabarti 2013). Udanych obserwacji tych komórek z zastosowaniem skaningowego mikroskopu elektronowego (SEM) było stosunkowo niewiele, choć Hansen i Zielinski (2005) badały strukturę komórek kryptowych obecnych w nabłonku węchowym *Eleotris sandwicensis* właśnie przy użyciu SEM. W innej pracy dotyczącej morfologii narządów węchu dwóch gatunków chińskich ślizów jaskiniowych (*Oreonectes polystigmus* i *O. guananensis*), w badaniach zbliżonych do tych przeprowadzonych na kozie i kozie bałtyckiej (także z wykorzystaniem SEM) również

nie natrafiono na komórki kryptowe (Waryani i inni 2015). Autorzy wnioskowali, że najprawdopodobniej komórki kryptowe u badanych gatunków występują bardzo rzadko lub wcale. Jednak, żeby jednoznacznie móc to określić, konieczne są dalsze badania z wykorzystaniem metod histologicznych. Hansen i Zielinski (2005) sugerowały, że możliwe jest, iż komórki kryptowe, podobnie jak receptorowe komórki z wiciami, występują znacznie częściej u ryb kostnoszkieletowych. Podkreślały przy tym, że nawet prowadząc badania z wykorzystaniem TEM u niektórych gatunków może być niezwykle trudno znaleźć komórki kryptowe.

Komórki receptorowe z wiciami reagują na sole żółciowe oraz substancje alarmowe zawarte w skórze oraz mają istotne znaczenie podczas migracji (Hamdani i Døving 2007). U kozy i kozy bałtyckiej komórki te zazwyczaj zaopatrzone są w 6 do 7 wici. Dla porównania, liczba wici w komórkach receptorowych węchowych śliza *Triplophysa dalaica* wynosi od 4 do 6 (Waryani i inni 2013), a w przypadku poskoczka mułowego (*Periophthalmus barbarus*) nie przekracza 4. Na tej podstawie Kuciel i inni (2011) sugerowali, że poskoczki to ryby o dość niskiej wrażliwości węchowej w porównaniu z gatunkami ryb łososiowatych, których węchowe komórki sensoryczne wyposażone są w 6–12 wici.

Przyjmuje się, że przeciętnie całkowita liczba receptorowych komórek węchowych z wiciami jest dwukrotnie wyższa od liczby komórek z mikrokosmkami (Kasumyan 2014). Te ostatnie rzeczywiście były rzadziej spotykane u kozy i kozy bałtyckiej. Pełnią one rolę w odbieraniu informacji związanych z pokarmem (Hamdani i Døving 2007), a także odpowiadają za regulację rozmnażania (Waryani i inni 2015). Na powierzchni nabłonka węchowego kozy *Triplophysa dalaica* ten rodzaj komórek również został wykazany (Waryani i inni 2013).

Komórki receptorowe z pojedynczą długą wypustką występowały u obu badanych gatunków kóz. Ten typ komórek występował u wielu gatunków ryb (w tym u kozy *Triplophysa dalaica* Waryani i inni 2013), ale ich rola i geneza jest różnie interpretowana. Według Bannistera (1965), który po raz pierwszy je opisał, mogą one odpowiadać za odbieranie bodźców chemicznych. Z kolei Ichikawa i Ueda (1977) w swoich badaniach twierdzili, że tylko komórki z wiciami oraz z mikrokosmkami odpowiadają za recepcję bodźców. Yamamoto (1982) sugerował, że pojawienie się komórek z pojedynczą wypustką może być oznaką starzenia się receptorowych komórek z wiciami. Podobne wnioski wyciągali Zielinski i Hara (1989), którzy brali również pod uwagę możliwość powstawania komórek z wypustką poprzez sztuczną modyfikację komórek z wiciami w procesie utrwalania materiału badawczego. Niemniej jednak, w pracach naukowych dotyczących budowy powierzchni nabłonka węchowego, wśród komórek receptorowych nadal wymieniane są komórki z pojedynczą wypustką (Waryani i inni 2013, Waryani i inni 2015, Kim i Park 2016) i prawdopodobnie tak pozostanie dopóty, dopóki ostatecznie nie uda się wyjaśnić genezy oraz roli tych enigmatycznych struktur.

Różnice międzygatunkowe w wielkości powierzchni węchowej

Analiza statystyczna dotycząca liczby blaszek i wielkości ich powierzchni u badanych gatunków kóz wykazała, że chociaż koza bałtycka posiada istotnie więcej blaszek węchowych od kozy, to sumaryczna powierzchnia blaszek obu gatunków nie różni się. Jest to możliwe, ponieważ średnia powierzchnia pojedynczej blaszki kozy jest większa od średniej powierzchni blaszki węchowej kozy bałtyckiej. Można powiedzieć, iż w ten sposób koza niejako „rekompensuje" mniejszą liczbę blaszek węchowych.

W przebiegu ontogenezy rozeta węchowa staje się większa i przybywa blaszek węchowych, ale ich liczba stabilizuje się na pewnym etapie rozwoju ryby (Yamamoto 1982). Jednak tylko w przypadku kozy wykazano zależność pomiędzy liczbą blaszek węchowych i długością ciała. Brak tej zależności w przypadku kozy bałtyckiej może wynikać z mniejszego zróżnicowania długości (a tym samym wieku) osobników pozyskanych do badań. Za to u obu gatunków kóz stwierdzono zależność sumarycznej powierzchni nabłonka węchowego od długości ciała.

Osobniki kozy bałtyckiej mają średnio większą sumaryczną powierzchnię nabłonka węchowego od osobników kozy o analogicznej długości ciała. Wydaje się zrozumiałe, iż ostatecznie to nie liczba blaszek węchowych decyduje o czułości węchu gatunku, a właśnie sumaryczna wielkość powierzchni nabłonka węchowego (przy założeniu, iż jego struktura jest taka sama lub bardzo zbliżona, tak jak ma to miejsce w przypadku kóz).

Podsumowanie

Badane gatunki ryb nie różniły się od siebie pod względem struktury powierzchni nabłonka węchowego. Pomimo to, wydaje się, iż koza bałtycka ma bardziej czuły zmysł węchu od kozy, o czym świadczą: wydłużona budowa rozety węchowej, większa liczba blaszek węchowych, większa sumaryczna powierzchnia nabłonka węchowego w porównaniu z osobnikami kozy o tej samej długości ciała. Uzyskane wyniki są zgodne z oczekiwaniami, ponieważ koza bałtycka występuje w wodach o większym przepływie, na podłożu gruboziarnistym z mniejszym udziałem frakcji organicznej, gdzie dostępność bezkręgowców może być mniejsza niż w przypadku wód wolniej płynących z mułem i drobnoziarnistym podłożem, na którym żeruje koza (Marszał i inni 1998, Boroń i inni 2002, Pietraszewski 2015). W takim

środowisku *S. baltica* musi się prawdopodobnie wykazać wyższą sprawnością w znajdowaniu ofiar, aby przetrwać.

W literaturze przedmiotu nie natrafiono na podobną analizę do przedstawionej w niniejszej pracy. Zazwyczaj autorzy badań z zakresu anatomii i fizjologii węchu nie stosują metod statystycznych do porównania, czy różnice dotyczące wyposażenia sensorycznego ryb są istotne, ich prace są opisowe. Jednak liczne przeprowadzone badania dotyczące wielkości struktur węchowych w powiązaniu z ekologią gatunków wykazały, że różnice w ich rozmiarach są bezpośrednio związane z wrażliwością węchową (Kuciel i inni 2013, Waryani i inni 2013). W związku z uzyskanymi wynikami, rekomendowane jest stosowanie analiz statystycznych do porównywania mierzalnych cech anatomicznych narządów węchu, tym bardziej gdy różnice jakościowe dotyczące wyposażenia sensorycznego ryb nie są tak oczywiste.

W pracach przeglądowych dotyczących węchu ryb, m.in. Hary (1975, 1994), Yamamoto (1982), Døvinga (1986), Zeiske i innych (1992), Sorensena i Caprio (1998), Kasumyana (2004), Hansen i Zielinskiej (2005), a także w wielu innych publikacjach, zwracano uwagę na ogromny asortyment przystosowań anatomicznych narządów węchu. Jakkolwiek obecnie, ponad sto lat po badaniach Burne'a, zróżnicowanie struktury narządów węchu u ryb kostnoszkieletowych nie jest powszechnie doceniane i z pewnością wciąż nie jest w pełni poznane (Hansen i Zielinski 2005). Ponad 1% wszystkich genów odpowiada za wykrywanie zapachów, co czyni tę największą rodzinę genów najlepiej dotychczas zidentyfikowaną u kręgowców. Tak ogromna ilość informacji genetycznej kodującej możliwość percepcji zapachu odzwierciedla znaczenie tego zmysłu dla przetrwania większości gatunków kręgowców (Hara 2011).

Ulegające stałej degradacji ekosystemy wodne Ziemi coraz bardziej modyfikują zestaw sygnałów i bodźców odbieranych przez ryby, przez co zdolność ich zmysłów

do przystosowania się do zachodzących zmian będzie miała duże znaczenie dla przetrwania tej grupy kręgowców. W tym kontekście lepsze zrozumienie ekologicznego znaczenia zmysłów ryb staje się koniecznością. Utrzymanie różnorodności biologicznej środowiska wodnego, traktowane w obecnych czasach priorytetowo, nie jest możliwe bez zrozumienia mechanizmu reakcji ryb na wszelkie zmiany zachodzące w środowisku, w tym o podłożu antropogenicznym (Gill 2019).

II. 5. LITERATURA

Bannister L.H. 1965. The fine structure of the olfactory surface of teleostean fishes. Quarterly Journal of Microscopical Science 106: 333–342.

Bargmann C.I. 2006. Comparative chemosensation from receptors to ecology. Nature 444: 295–301.

Belanger R.M., Smith C.M., Corkum L.D., Zielinski B.S. 2003. Morphology and histochemistry of the peripheral olfactory organ in the round goby, *Neogobius melanostomus* (Teleostei: Gobiidae). Journal of Morphology 257: 62–71.

Belanger A.J., Arbuckle W.J., Corkum L.D., Gammon D.B., Li W., Scott A.P., Zielinski B.S. 2004. Behavioural and electrophysiological responses by reproductive female *Neogobius melanostomus* to odours released by conspecific males. Journal of Fish Biology 65: 933–946.

Boroń A., Boroń S. 1994. Diet of spined loach, *Cobitis taenia* (L.) from Zegrzyński Dam Reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria 24: 125–139.

Boroń A. 2000. Koza złotawa *Sabanejewia aurata* (Filippi.). W: Brylińska M. (red.), Ryby słodkowodne Polski: 344–347. PWN, Warszawa.

Boroń A., Danilkiewicz Z. 2000. Koza *Cobitis taenia* Linnaeus 1758. W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 339–343. PWN, Warszawa.

Boroń A., Kotusz J., Przybylski M. 2002. Koza, koza złotawa, piskorz, śliz. Wyd. IRŚ. Olsztyn.

Burne R.H. 1909. The anatomy of the olfactory organ of teleostean fishes. Proceeding of the Zoological Society of London 2: 610–663.

Døving K.B. 1986. Functional Properties of the Fish Olfactory System. W: Ottoson D. (red.) Progress in Sensory Physiology: 39–104. Springer, Berlin.

Ferrando S., Bottaro M., Pedemonte F.D., Lorenzo S., Gallus L., Tagliafierro G. 2007. Appearance of crypt neurons in the olfactory epithelium of the skate *Raja clavata* during development. Anatomical Research 290: 1268–1272.

Ghosh S.K., Chakrabarti P. 2013. Studies on the morphology of the olfactory organ in the freshwater teleost, *Labeo bata* (Hamilton). Mesopotamian Journal of Marine Science 28(2): 163–174.

Gill A.B. 2019. The sensory ecology of fishes. Journal of Fish Biology 95: 3–4.

Grodziński Z. 1981. Anatomia i embriologia ryb. PWRiL, Warszawa

Hamdani E.H., Døving K.B. 2007. The functional organization of the fish olfactory system. Progress in Neurobiology 82: 80–86.

Hansen A., Zeiske E. 1998. The peripheral olfactory organ of the zebrafish, *Danio rerio*: an ultrastructural study. Chemical Senses 23: 39–48.

Hansen A., Zielinski B. 2005. Diversity in the olfactory epithelium of bony fishes: Development, lamellar arrangement, sensory neuron cell types and transduction component. Journal of Neurocytology 34: 183–208.

Hansen A., Eller P., Finger T.E., Zeiske E. 1997. The crypt cell: a microvillous ciliated olfactory receptor cell in teleost fishes. Chemical Senses 22: 694–695.

Hara T.J. 1975. Olfaction in Fish. Progress in Neurobiology 5(4): 271–335.

Hara T.J. 1986. Role of olfaction in fish behaviour. W: Pitcher T.J. (red.) The Behaviour of Teleost Fishes: 152–176. John Hopkins Press, Baltimore.

Hara T.J. 1994. The diversity of chemical stimulation in fish olfaction and gestation. Reviews in Fish Biology and Fisheries 4: 1–35.

Hara T.J. 2006. Feeding behaviour in some teleosts is triggered by single amino acids primarily through olfaction. Journal of Fish Biology 68: 810–825.

Hara T.J. 2011. Chemoreception (smell and taste): An introduction. W: Farrell A.P. (red.) Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment: 183–186. Academic Press, San Diego.

Hara T.J., Zielinski B. 1989. Structural and functional development of the olfactory organ in Teleosts. Transactions of the American Fisheries Society 18: 185–194.

Hickman C.P., Roberts L.S., Larson A. 2001. Integrated principles of zoology. 11th edition, McGraw–Hill, New York.

Ichikawa M., Ueda K. 1977. Fine structure of the olfactory epithelium in the goldfish, *Carassius auratus*. A study of retrograde degeneration. Cell and Tissue Research 183: 445–455.

Jakubowski M., Kunysz E. 1979. Anatomy and morphometry of olfactory organ of the wels *Silurus glanis* L. (*Siluridae*, *Pisces*). Zeitschrift für Mikroskopisch–Anatomische Forschung, Leipzig 93: 728–735.

Jasiński A. 1976. Narządy zmysłów. W: Szarski H. (red.) Anatomia porównawcza kręgowców: 398–499. PWN, Warszawa.

Kasumyan A.O. 2004. The Olfactory System in Fish: Structure, Function and Role in Behavior. Journal of Ichthyology 44(2): 180–223.

Kim H.T., Park J.Y. 2016. The Anatomy and Histoarchitecture of the Olfactory Organ in the Korean Flat–Headed Goby *Luciogobius guttatus* (Pisces; Gobiidae). Applied Microscopy 46: 51–57.

Kotrschal K. 2000. Taste and olfaction in fish: a review of specialized subsystems and central integration. Pflügers Archiv European Journal of Physiology 439: 178–180.

Kuciel M., Żuwała K., Jakubowski M. 2011. A new type of fish olfactory organ structure in *Periophthalmus barbarous* (Oxudercinae). Acta Zoologica 92: 276–280.

Kuciel M., Żuwała K., Satapoomin U. 2013. Comparative morphology (SEM) of the peripheral olfactory organ in the Oxudercinae subfamily (Gobiidae, Perciformes). Zoologischer Anzeiger – A Journal of Comparative Zoology 252: 424–430.

Marszał L., Grzybkowska M., Kostrzewa J., Kruk A. 1998. Podział zasobów pokarmowych między kozą (*Cobitis taenia* L.) i kozą złotawą (*Sabanejewia aurata* Fil.) w rzece nizinnej, Roczniki Naukowe PZW 11: 51–64.

Nagel W. 1894. Vergleichend–physiologische und anatomische Untersuchungen an den Geruchs– und Geschmackssinnund ihre Organe. Bibl. Zool. 18: l–207.

Pietraszewski D. 2015. Analiza preferencji mikrosiedliskowych kozy (*Cobitis taenia*) i kozy bałtyckiej (*Sabanejewia baltica*) w Pilicy. Praca doktorska, Łódź: Uniwersytet Łódzki.

Rasband W.S., ImageJ, U.S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, https://imagej.nih.gov/ij/, 1997–2018.

Sorensen P.W., Caprio J. 1998. Chemoreception in fish. W: Evans, R. E. (red.) The physiology of fishes: 375–406. CRC Press. Boca Raton.

Strieck F. 1924. Untersuchungen über den Geruchs– und Geschmackssinn der Elritzen. Z. Vergleich. Physiol. 2: 122–154.

StatSoft Inc. 2011. STATISTICA (data analysis software system), version 10, www.statsoft.com.

Strausfeld N.J., Hildebrand J.G. 1999. Olfactory systems: common design, uncommon origins? Current Opinion in Neurobiology 9: 634–639.

Waryani B., Dai R., Zhao Y., Zhang C., Abbasi A.R. 2013. Surface ultrastructure of the olfactory epithelium of loach fish, *Triplophysa dalaica* (Kessler, 1876) (Cypriniformes: Balitoridae: Nemacheilinae). Italian Journal of Zoology 80: 2, 195–203.

Waryani B., Zhao Y., Zhang C., Abbasi A.R., Ferrando S., Dai R., Soomro A.N., Baloch W.A., Abbas G. 2015. Surface architecture of the olfactory epithelium of two Chinese cave loaches (Cypriniformes: Nemacheilidae: *Oreonectes*). Italian Journal of Zoology 82: 2, 179–185.

Yamamoto M. 1982. Comparative morphology of the peripheral olfactory organ in teleosts. W: Hara T.J. (red.) Chemoreception in fishes: 39–59. Elsevier. Amsterdam.

Zeiske E., Theisen B., Breucker H. 1992. Structure, development, and evolutionary aspects of the peripheral olfactory system. W: Hara T.J. (red.) Fish Chemoreception: 13–39. Springer Science + Business Media, BV.

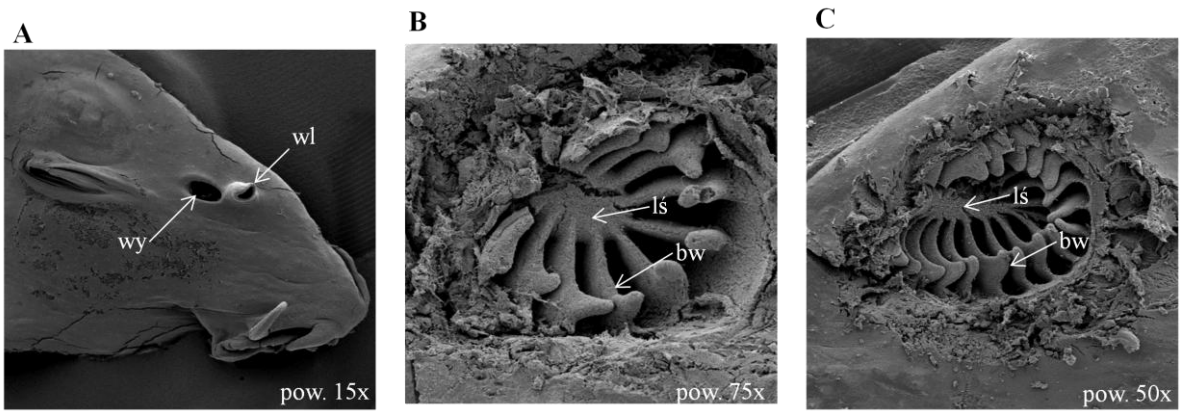
Zar J.H. 2010. Biostatistical Analysis. Pearson Prentice-Hall, New Jersey.

II. 6. TABELE

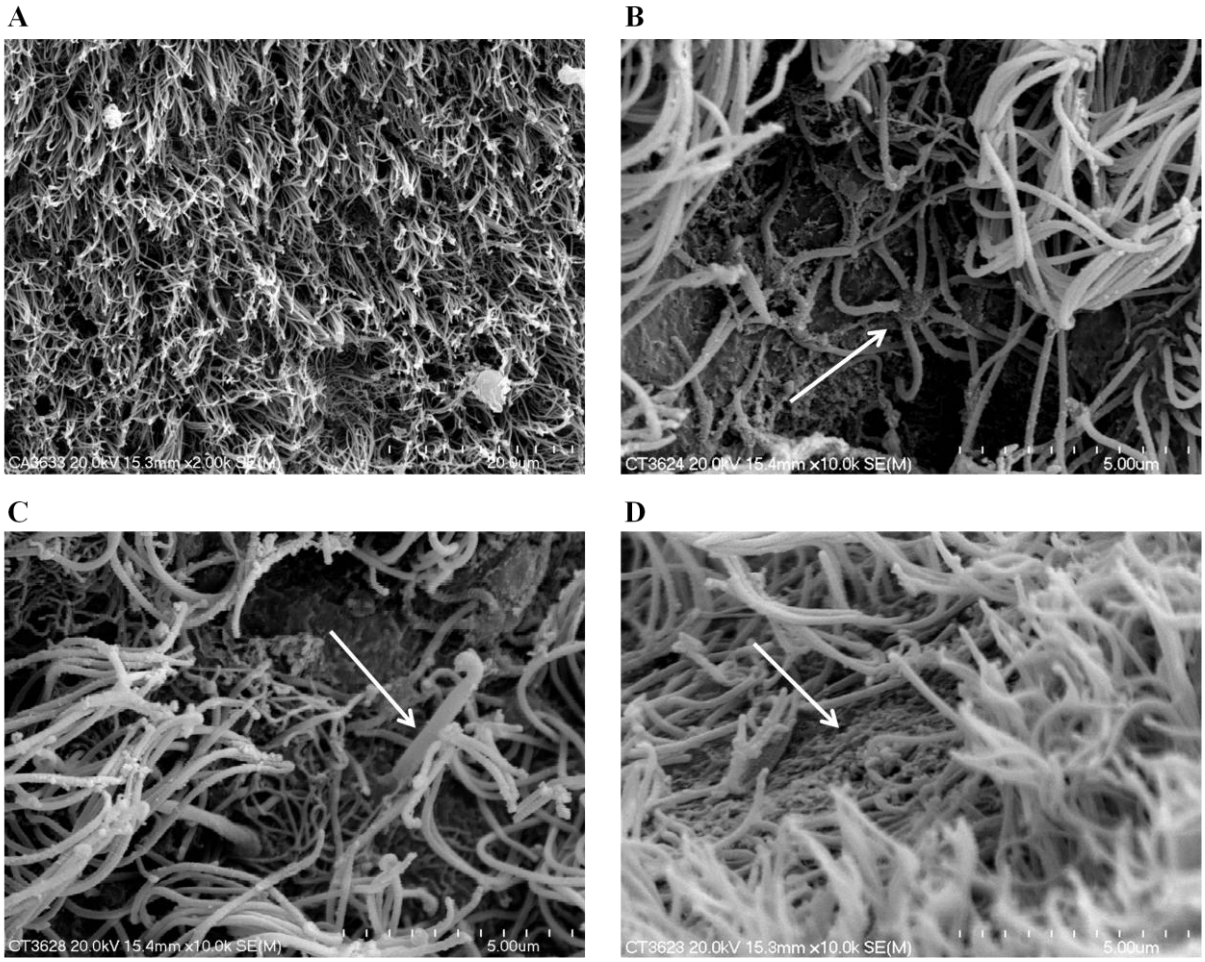
Tabela 1**.** Zależność liczby blaszek węchowych (Nbw) od całkowitej długości ciała ryb (*LT*).

Gatunek	a	se a	b	se b	r^2	Nbw	p
S. baltica	5,666	5,564	0,166	0,081	0,317	11	**0,071**
C. taenia	0,864	1,832	0,113	0,021	0,696	15	**0,001**

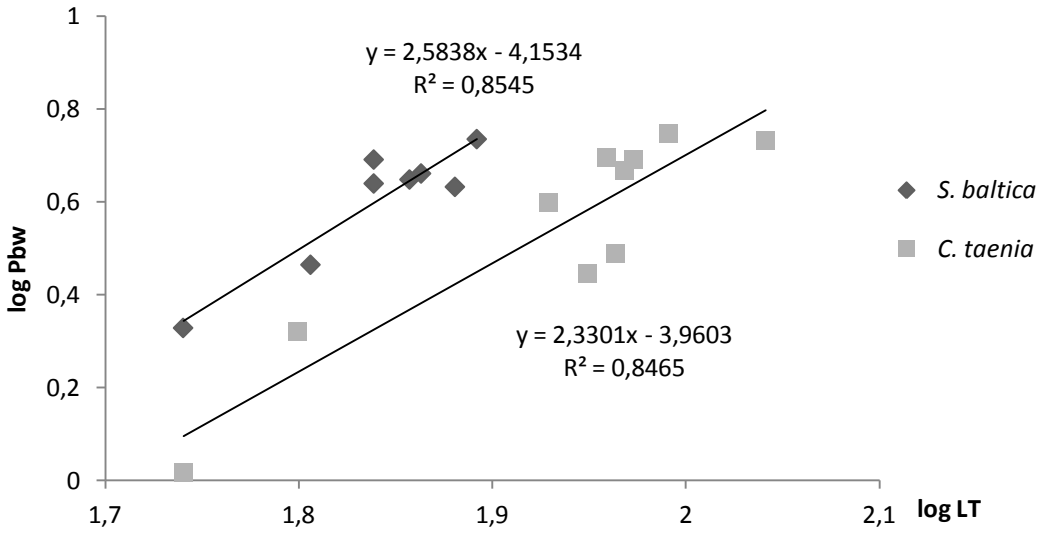
II. 7. RYCINY



Ryc. 1. A – głowa kozy bałtyckiej, B – rozeta węchowa kozy, C – rozeta węchowa kozy bałtyckiej. Symbolami oznaczono: wy - otwór wylotowy, wl – otwór wlotowy, lś – listwa środkowa, bw – blaszka węchowa.



Ryc. 2. Struktura powierzchni blaszki węchowej u kozy i kozy bałtyckiej (białymi strzałkami oznaczono położenie komórek receptorowych). A – gęsty „las" nabłonka migawkowego, B – komórka z wiciami ułożonymi wokół maczugowatego uwypuklenia, C – komórka z pojedynczą grubą wypustką, D – komórka z mikrokosmkami.



Ryc. 3. Zależność powierzchni blaszek węchowych (Pbw) od całkowitej długości ciała (*LT*) dla kozy (*C. taenia complex*) i kozy bałtyckiej (*S. baltica*).

PODSUMOWANIE

1. We wszystkich porach roku koza bałtycka miała istotnie wyższą wartość współczynnika wypełnienia przewodu pokarmowego od kozy. Oba gatunki wykazywały podobne wzorce aktywności żerowania wiosną i latem, przy czym koza bałtycka charakteryzowała się mało zróżnicowaną aktywnością żerowania w ciągu całej doby. Koza odznaczała się bardziej wyraźnym podziałem na fazy o mniejszej i większej intensywności żerowania oraz wykazywała zróżnicowanie międzyosobnicze godzin żerowania. Jesienią wzorce żerowania obu gatunków były różne; koza bałtycka intensywniej żerowała w ciągu dnia, a koza w godzinach nocnych.

2. Głównymi komponentami diety były larwy ochotek (Chironomidae) i meszek (Simuliidae), a detrytus spotykany często w treści pokarmowej kozy był elementem uzupełniającym dietę tego gatunku. Liczba zjadanych ofiar w przypadku obu gatunków malała od wiosny do jesieni. Wiosną i latem średnia liczba ofiar w przewodach pokarmowych kozy bałtyckiej była istotnie wyższa niż u kozy, jesienią nie stwierdzono różnic między gatunkami.

3. We wszystkich porach roku występowały istotne różnice w diecie pomiędzy klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej.

4. Pomiędzy klasami wielkości ryb występowały istotne różnice w typie ofiar reprezentujących odmienne preferencje siedliskowe. Małe i średnie osobniki kozy różniły się w preferencjach siedliskowych ofiar od osobników kóz bałtyckich o analogicznej wielkości, a duże kozy różniły się od wszystkich pozostałych klas wielkości ryb. Nie znaleziono różnic w preferencjach siedliskowych ofiar między osobnikami tego samego gatunku ryb.

5. W porównaniu z kozą bałtycką szerokość niszy pokarmowej kozy, wyrażona za pomocą standaryzowanego indeksu Levinsa (Ba), była dwukrotnie wyższa (odpowiednio: $Ba_{CT} = 0,24 \pm 0,02$, $Ba_{SB} = 0,10 \pm 0,02$). Pomiędzy badanymi gatunkami kóz stwierdzono wysokie podobieństwo diety, wyrażone za pomocą indeksu Schoenera: $C_{CT:SB} = 0,70 \pm 0,03$. Oba gatunki ryb można uznać za oportunistyczne.

6. Struktura powierzchni receptorowego nabłonka węchowego u obu gatunków kóz była bardzo podobna. W rozetach węchowych występowały trzy rodzaje receptorowych komórek węchowych: komórki z wiciami ułożonymi wokół maczugowatego uwypuklenia, komórki z pojedynczą grubą wypustką oraz komórki z mikrokosmkami.

7. Koza bałtycka miała większą liczbę blaszek węchowych w rozecie. Średnia powierzchnia pojedynczej blaszki kozy była istotnie większa, jednak całkowita powierzchnia blaszek węchowych obu gatunków kóz nie różniła się.

8. Osobniki kozy bałtyckiej miały większą średnią sumaryczną powierzchnię nabłonka węchowego od osobników kozy o analogicznej długości ciała.

PIŚMIENNICTWO

Bănărescu P. 1990. General distribution and dispersion of freshwater animals. Zoogeography of Fresh Waters 1: 48–219.

Bohlen J., Freyhof J., Wolter C. 2005. First records of *Cobitis elongatoides* and *Sabanejewia baltica* (Cobitidae) for Germany. Cybium 29(1): 103–104.

Boroń, A. 1992. Karyotype study of diploid and triploid *Cobitis taenia* (Pisces Cobitidae) from Vistula river basin. Cytobios 72: 201–206.

Boroń A. 1999. Banded karyotype of spined loach *Cobitis taenia* and triploid *Cobitis* from Poland. Genetica 105: 293–300.

Boroń A. 2000. Koza bałtycka *Sabanejewia aurata* (de Filippi, 1865). W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 344–347. PWN, Warszawa.

Boroń A., Danilkiewicz Z. 2000. Koza *Cobitis taenia* (Linnaeus, 1758). W: Brylińska M. (red.) Ryby słodkowodne Polski: 339–343. PWN, Warszawa.

Boroń A. 2001. Zróżnicowanie chromosomowe ryb z rodzaju *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) występujących w Polsce. Rozprawy i monografie 39. Wyd. UWM, Olsztyn.

Boroń A. 2003. Karyotypes and cytogenetic diversity of the genus *Cobitis* (Pisces, Cobitidae) in Poland: a review. Cytogenetic evidence for a hybrid origin of some *Cobitis* triploids. Folia Biologica 51: 49–54.

Boroń A., Kotusz J., Przybylski M. 2002. Koza, koza złotawa, piskorz, śliz. Wyd. IRŚ, Olsztyn.

Boroń A., Ozouf-Costaz C., Coutanceau J.P., Woroniecka K. 2006. Gene mapping of 28S and 5S rDNA sites in the spined loach *Cobitis taenia* (Pisces, Cobitidae) from a diploid population and a diploid–tetraploid population. Genetica 128(1–3): 71–79.

Boroń A., Juchno D., Grabowska A., Szlachciak J. 2011. Biological diversity of the loaches Cobitidae (Pisces, Teleostei) in Poland. W: Jankun M., Furgała-Selezniow G., Woźniak M., Wiśniewska A.M. (red.) Water Biodiversity Assessment and Protection: 67–79. Olsztyn.

Grabowska A. 2013. Zróżnicowanie cytogenetyczne poliploidalnych taksonów *Cobitis* (Pisces, Teleostei) i ich gatunków rodzicielskich. Praca doktorska, Olsztyn: Uniwersytet Warmińsko-Mazurski.

Hartney K.B. 1989. The foraging ecology of two sympatric gobiid fishes: importance of behavior in prey type selection. Environmental Biology of Fishes 26: 105–118.

Helfman G.S., Collette B.B., Facey D.E., Bowen B.W. 2009. The Diversity of Fishes, Wiley, Chichester, United Kingdom.

Janko K., Vasilev V.P., Ráb P., Rábová M., Šlechtová V., Vasil'eva E.D. 2005. Genetic and morphological analyses of 50-chromosome spined loaches (*Cobitis*, Cobitidae, Pisces) from Black Sea basin that are morphologically similar to *C. taenia*, with the description of a new species. Folia Zoologica 54(4): 405–420.

Janko K., Flajšhans M., Choleva L., Bohlen J., Šlechtová V., Rábová M., Lajbner Z. Šlechta V., Ivanova P., Dobrovolov I., Culling M., Persat H., Kotusz J., Ráb P. 2007. Diversity of European spined loaches (genus *Cobitis* L.): an update of the geographic distribution of the *Cobitis taenia* hybrid complex with a description of new molecular tools for species and hybrid determination. Journal of Fish Biology 71: 387–408.

Jeleń I., Boroń A., Szlachciak J., Juchno D. 2008. Morphology of the karyologically identified spined loach *Cobitis taenia* (Teleostei, Cobitidae) from a diploid population. Folia Zoologica 77: 131–13.

Kottelat M. 1997. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation. Biologia 52 (Suppl. 5): 1–271.

Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European Freshwater Fishes. Kotelat/Freyhof, Cornol, Switzerland/Berlin, Germany.

Kotusz J. 2000. Intra- and interpopulation morphological variability in diploid and varied-ploidy *Cobitis* from Poland. Folia Zoologica 49: 219–226.

Kotusz J. 2008. Morphological relationships between polyploid hybrid spined loaches of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae) and their parental species. Annales Zoologici 58(4): 891–905.

Larson R.J. 1980. Competition, habitat selection and the bathymetric segregation of two rockfish (Sebastes) species. Ecological Monographs 50: 221–239.

Perdices A., Doadrio I. 2001. The molecular systematics and biogeography of the European Cobitids based on mitochondrial DNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 19(3): 468–478.

Perdices A., Doadrio I., Economidis P.S., Bohlen J., Bănărescu P. 2003. Pleistocene effects on the European freshwater fish fauna: double origin of the cobitid genus *Sabanejewia* in the Danube basin (Osteichthyes: Cobitidae). Molecular Phylogenets and Evolution 26: 289–299.

Przybylski M., Zięba G., Marszał L., Dukowska M. 2003. Microhabitat preferences of spined loach, *Cobitis* sp. in the Grabia River – multivariation approach. Folia Biologica 51: 167–171.

Ráb P., Rábová M., Bohlen J., Lusk S. 2000. Genetic differentiation of the two hybrid diploid-polyploid complexes of loaches, genus *Cobitis* (Cobitidae) involving *C. taenia, C. elongatoides* and C. spp. in the Czech Republic: Karyotypes and cytogenetics diversity. Folia Zoologica 49: 55–66.

Ross S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia: 352-388.

Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 28 września 2004 r. w sprawie gatunków dziko występujących zwierząt objętych ochroną (Dz. U. 2004 nr 220 poz. 2237).

Steponėnas A. 2003. Golden loach (*Sabanejewia aurata* (de Filippi, 1865)) – a new freshwater fish species in Lithuania. Acta Zoologica Lituanica 13(3): 279–282.

Svanbäck R., Bolnick D.I. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. Proceedings of the Royal Society, Biological Sciences 274: 839–844.

Vasil'eva K.D., Vasil'ev V.P. 1998. Sibling species in genus *Cobitis* (Cobitoidae). *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova. Journal of Ichthyology 38(8): 580–590.

Werner E.E., Gilliam J.F., Hall D.J., Mittelbach G.G. 1983. An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. Ecology 64: 1540–1548.

Witkowski A. 1994. Morphological characteristics of *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1865) from the Oder River Basin, with description of a new subspecies (Teleostei: Cypriniformes: Cobitidae). Zoologiche Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden 48: 23–51.

Witkowski A., Kotusz J., Przybylski M. 2009. Stopień zagrożenia słodkiej ichtiofauny Polski: Czerwona lista minogów i ryb – stan 2009. Chrońmy Przyrodę Ojczystą 65: 33–52.

STRESZCZENIE

Porównanie strategii żerowania kozy *Cobitis taenia complex* (Linneusz, 1758) i kozy bałtyckiej *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) (Pisces, Cobitidae)

Celem pracy było porównanie strategii żerowania dwóch chronionych gatunków ryb: kozy (*Cobitis taenia complex*) i kozy bałtyckiej (*Sabanejewia baltica*), występujących w nizinnej rzece środkowej Polski (Pilica, lewy dopływ Wisły).

Ryby te mają bardzo zbliżone do siebie preferencje siedliskowe: należą do bentofauny i zakopują się w miękkim substracie dennym. Wykazują również duże podobieństwo morfologiczne, a zarówno ich niewielkie rozmiary ciała, jak i wielkość otworów gębowych ograniczają spektrum ofiar do małych bezkręgowców oraz detrytusu. Małe gałki oczne oraz obecność wąsów wokół otworu gębowego sugerują, że podczas żerowania u obu gatunków największe znaczenie w odnajdywaniu ofiar ma zmysł węchu.

Z powodu wciąż niewystarczającej wiedzy na temat biologii odżywiania kozy i kozy bałtyckiej, przeprowadzono badania okołodobowe diety ryb w trzech porach roku: wiosną, latem i jesienią. Ponieważ na różnice w efektywności żerowania ryb wpływać mogą narządy zmysłów odpowiadające za znajdowanie pożywienia, przy pomocy mikroskopu skaningowego zbadano budowę narządu węchu obu gatunków.

Aktywność żerowania i dieta

We wszystkich porach roku u kozy bałtyckiej zaobserwowano istotnie wyższą wartość współczynnika wypełnienia przewodu pokarmowego niż u kozy. Oba gatunki wykazywały podobne wzorce aktywności żerowania wiosną i latem, przy czym koza bałtycka charakteryzowała się mało zróżnicowaną aktywnością żerowania w ciągu całej doby. Koza odznaczała się bardziej wyraźnym podziałem na fazy o mniejszej i większej intensywności żerowania oraz wykazywała zróżnicowanie międzyosobnicze godzin żerowania. Jesienią wzorce żerowania obu gatunków były różne; koza bałtycka intensywniej żerowała w ciągu dnia, a koza w godzinach nocnych.

Głównymi komponentami diety były larwy ochotek (Chironomidae) i meszek (Simuliidae), a detrytus spotykany często w treści pokarmowej kozy był elementem uzupełniającym dietę tego gatunku. Liczba zjadanych ofiar w przypadku obu gatunków malała od wiosny do jesieni. Wiosną i latem średnia liczba ofiar w przewodach pokarmowych kozy bałtyckiej była istotnie wyższa niż u kozy, jesienią nie stwierdzono różnic między gatunkami.

We wszystkich porach roku objętych badaniami występowały istotne różnice w diecie pomiędzy klasami wielkości kozy i kozy bałtyckiej oraz stwierdzono istotne różnice w typie ofiar reprezentujących odmienne preferencje siedliskowe. Małe i średnie osobniki kozy różniły się w preferencjach siedliskowych ofiar od osobników kóz bałtyckich o analogicznej wielkości, a duże kozy różniły się od wszystkich pozostałych klas wielkości ryb.

Nie stwierdzono różnic w preferencjach siedliskowych ofiar między osobnikami tego samego gatunku. W porównaniu z kozą bałtycką szerokość niszy pokarmowej kozy, mierzona standaryzowanym indeksem Levinsa (Ba) była dwukrotnie wyższa (odpowiednio: $Ba_{CT} = 0{,}24 \pm 0{,}02$, $Ba_{SB} = 0{,}10 \pm 0{,}02$). U badanych gatunków

kóz stwierdzono wysokie podobieństwo diety, wyrażone indeksem Schoenera: $C_{CT:SB} = 0,70 \pm 0,03$. Oba gatunki ryb można uznać za oportunistyczne.

Budowa narządu węchu

Struktura powierzchni receptorowego nabłonka węchowego u obu gatunków kóz była bardzo podobna. W rozetach węchowych występowały trzy rodzaje receptorowych komórek węchowych: komórki z wiciami ułożonymi wokół maczugowatego uwypuklenia, z pojedynczą grubą wypustką oraz komórki z mikrokosmkami.

Koza bałtycka miała większą liczbę blaszek węchowych w rozecie. Średnia powierzchnia pojedynczej blaszki kozy była istotnie większa, jednak całkowita powierzchnia blaszek węchowych obu gatunków kóz nie różniła się. Osobniki kozy bałtyckiej miały większą średnią sumaryczną powierzchnię nabłonka węchowego od osobników kozy o analogicznej długości ciała.

SUMMARY

Comparison of the foraging strategies of spined loach *Cobitis taenia complex* (Linnaeus, 1758) and northern golden loach *Sabanejewia baltica* (Witkowski, 1994) (Pisces, Cobitidae)

The aim of this study was to compare the foraging strategies of two protected fish species: spined loach (*Cobitis taenia complex*) and northern golden loach (*Sabanejewia baltica*), co-occurring in a central Polish lowland river (River Pilica, left tributary of the River Vistula).

These species share habitat preferences: both are bottom-dwelling fish. They also display similar morphology and, due to their small body, a similar mouth size, the diet of both species is limited to small invertebrates and detritus. In both species eye size is reduced and they possess barbels around the mouth, suggesting that smell plays a key role in foraging.

Due to current limited knowledge on the nutritional biology of *C. taenia* and *S. baltica*, diel research of fish diet was conducted in three seasons: spring, summer and autumn. Because the sensory organs responsible for finding food may affect differences in the feeding efficiency of these fishes, the structure of the olfactory organ of both species was examined using scanning electron microscopy (SEM).

Foraging activity and diet

In all three seasons the stomach fullness index of northern golden loach was significantly higher than for spined loach. Both species showed similar patterns of foraging activity in spring and summer, with *S. baltica* having a more diversified foraging activity over a twenty-four hour period. *C. taenia* was characterized by a more distinct division into phases of lower and greater intensity of foraging, and showed inter-individual variation in the hours of foraging. In autumn, the feeding patterns of both species were different; northern golden loach foraged more intensively during the day, and spined loach at night.

The main components of the diet were larvae of Chironomidae and Simuliidae, and detritus was also often found in the intestines of spined loach and may represent supplementary component of the diet of this species. The number of prey eaten for both species decreased from spring to autumn. In spring and summer, the average number of prey items in the gut of *S. baltica* was significantly higher than for *C. taenia*, while in autumn no differences were found between the species.

There were significant differences in the diet between size classes of both species in all seasons. There were significant differences in the type of prey, representing different habitat preferences between fish size classes. Small and medium-sized spined loaches differed in habitat preferences from similarly sized northern golden loaches, which consequences for prey choice. Large spined loaches differed from all other fish size classes.

No differences were found in the habitat preferences of prey between individuals of the same species. The width of the food niche of *C. taenia*, measured using the standardized Levin's index (Ba), was twice as high as that for *S. baltica* (respectively: $Ba_{CT} = 0.24 \pm 0.02$, $Ba_{SB} = 0.10 \pm 0.02$). A high diet similarity was found

between loach species, expressed by the Schoener index: $C_{CT:SB} = 0.70 \pm 0.03$. Both species of fish can be considered as opportunistic.

Structure of olfactory organ

The surface structure of the olfactory receptor epithelium in both loach species was similar. Three types of olfactory sensory neuron subtypes were recognized in the olfactory rosettes: ciliated, microvillous and rod cells. Northern golden loach had a greater number of olfactory lamellae in the rosette.

The average area of a single spined loach lamellae was significantly larger, but the total area of the olfactory lamellae of both loach species did not differ. *S. baltica* individuals had on average a larger total surface area of the olfactory epithelium than individuals of *C. taenia* with the same body length.