

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU**  
**PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET**  
**BIOLOŠKI ODSJEK**

**PROTOK ENERGIJE IZMEĐU U VODENIH I KOPNENIH  
EKOSUSTAVA: LETEĆA IZMJENA IGRAČA**

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

**SEMINARSKI RAD**

Petra Čulić

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc. dr. sc. Marko Miliša

Zagreb, 2014.

## Sadržaj

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

## 1. UVOD

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

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

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

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

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

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

## 2. ORGANSKA TVAR U RIJECI

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

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

### 2.1. Porijeklo organske tvari

#### 2.1.1. Alohtoni unos

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

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

Unos alohtone organske tvari u vodotok ne ovisi samo o koli ini liš a otpalog s obližnje krošnje ve i o fizi kim obilježjima obalnog podru ja i rije nog toka te o veli ini toka. Ve a koli ina alohtone organske tvari u e u rije ni tok u slu aju kad rijeka protje e kroz šumu tj. kad je priobalna zona uža. Koli ina alohtone organske tvari koja ulazi u rijeku s priobalne zone je manja (Campbell i sur. 1992). Manji vodotoci primaju relativno ve u koli inu alohtone organske tvari nego ve i vodotoci (Benfield 1997). U ve i vodotok ulazi manji postotak liš a dok je postotak drva ve i u ve im vodotocima (Cillero i sur. 1999).

### **2. 1. 2. Zadržavanje i odlaganje**

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

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

Mjesta su zadržavanja listinca u vodotoku brane nastale od nanosa krhotina organskog podrijetla (Chergui i sur. 1993). Brane pove avaju u inkovitost procesiranja listinca u manje frakcije što pove ava broj korisnih izvora energije. Raznolikost i brojnost mikrostaništa nastalih na akumulacijama krhotina doprinose ve oj gusto i makrozoobentosa i raznolikosti vrsta (Gerhard i Reich 2000).

U gornjim dijelovima toka gdje ima više brana i gran ica u vodi lakše se zadržava fleksibilno i široko liš e dok se u donjim dijelovima toka s više oblutaka lakše zadržava tvrdo liš e (Chergui i sur. 1993). To zna i da u inkovitost zadržavanja ovisi o me udjelovanju izme u vrste liš a i strukture na kojoj se zadržava (Abelho 2001).

## 2. 2. Razgradnja organske tvari

Krupna usitnjena organska tvar, CPOM (eng. *coarse particulate organic matter*) nakon što uđe u vodotok u procesu ispiranja (eng. *leaching*) osloba otopljeni organski materijal, DOM („dissolved organic matter“). Fizičkom abrazijom ili biološkom razgradnjom usitnjava se u fino usitnjenu organsku tvar, FPOM (eng. *fine particulate organic matter*) i vrlo finu usitnjenu organsku tvar, UPOM (eng. *ultrafine particulate organic matter*), ugrađuje se u biomasu heterotrofa i/ili metabolizira do CO<sub>2</sub>. Većina unesenog CPOM-a pretvori se u FPOM, UPOM ili DOM koji su pogodniji za nizvodni transport (Cuffney i sur. 1990).

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

estice se mogu i okrupniti i to tako da procijeva i koji se hrane ultrafinim esticama probavom stvaraju fekalne pelete (zrnca) veće dimenzija nego što je unesena hrana.

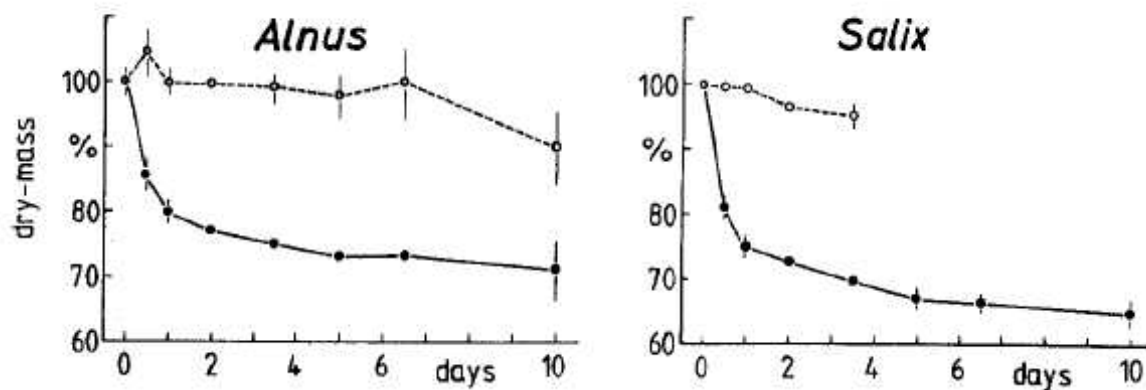
### 2.2.1. Ispiranje

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

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

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

Sprje avanjem ispiranja topljivih spojeva, liš e zadržava visoku nutritivnu vrijednost. Svježe liš e tako predstavlja dobar izvor hrane slatkovodnim beskralješnjacima i mikroorganizmima te omekšavanje ne mora biti nužno za privla enje detritivora. Veliku sposobnost zadržavanja hranjivih tvari imaju joha i vrba, naj eš e drvenaste vrste priobalne zone (Gessner i Schwoerbel 1989). Za razliku od njih, s hrasta i bukve otpada ve suho i sme e liš e koje je sklonije ispiranju (Nykvist 1963).



**Slika 1.** Kinetika ispiranja svježeg (-----) i suhog (•-----•) liš a johe i vrbe (iz Gessner i Schwoerbel 1989)

### 2. 2. 2. Omekšavanje

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

Gessner 1997). Važnost bakterija u procesu razgradnje raste što estice organske tvari postaju manje. Mikroorganizmi stimuliraju razgradnju liš a izravno, omekšavaju i tkivo, metaboliziraju i ga te ugra uju i ga u vlastitu biomasu putem sekundarne proizvodnje i neizravno, pove avaju i probavljivost detritusa za kukce usitnjiva e (Bärlocher 1992).

Hyphomicete proizvode enzime za razgradnju biljnog tkiva. Za hidrolizu polisaharida ispuštaju pektinaze, hemicelulaze i celulaze. Me utim, hemiceluloza i celuloza mogu fizi ki i kemijski biti povezane s ligninom tvore i lignocelulozu, vrst kompleks koji hemicelulozu i celulozu ini manje izloženima djelovanju enzima. Stoga u procesu razgradnje na važnosti dobivaju neke bakterije koje mogu razgraditi lignocelulozu (Benner i sur. 1985).

imbenici koji utje u na djelovanje mikroorganizama u procesu razgradnje kemijska su svojstva vode, temperatura vode, kemijska te strukturna svojstva liš a. Tako kiseli okoliš ne pogoduje rastu gljiva, dok više otopljenih nutrijenata stimulira rast i razmnožavanje mikroorganizama. Niske razine otopljenog dušika i fosfora ograni avaju rast gljiva (Abelho 2001). Viša temperatura pogoduje rastu gljiva (Rowe i sur. 1996). Što se ti e kemijskog sastava liš a, fenolni su spojevi odbijaju i za mikroorganizme, a njihovo djelovanje nastavlja se i nakon apscizije listova. Prepreke su mikroorganizmima tako er kutikula i vrsta epiderma (Gessner 1989). Razli ita površina listova odre uje sastav gljiva ovisno kako spore razli itih vrsta gljiva prijanjaju za površine razli itih vrsta liš a (Abelho 2001).

### **2. 2. 3. Fragmentacija**

Fragmentacija odnosno raspadanje listinca na manje dijelove posljedica je fizi ke abrazije ili djelovanja usitnjiva a, a potpomognuta je omekšavanjem. Listinac se može rastrgati nošen strujom preko hrapavih površina, a razina raspada ovisi o protoku vode, brzini struje i turbulentnosti, ali i o vrsto i liš a. Dok je fizi ka fragmentacija manje istražena uo ena je važnost usitnjiva a. Usitnjiva i su skupina vodenih kukaca koji koloniziraju listinac i hrane se njime. Oni najviše pridonose fragmentaciji tijekom prolje a i ljeta kad je njihova abundancija najve a (Graça i sur. 2001).



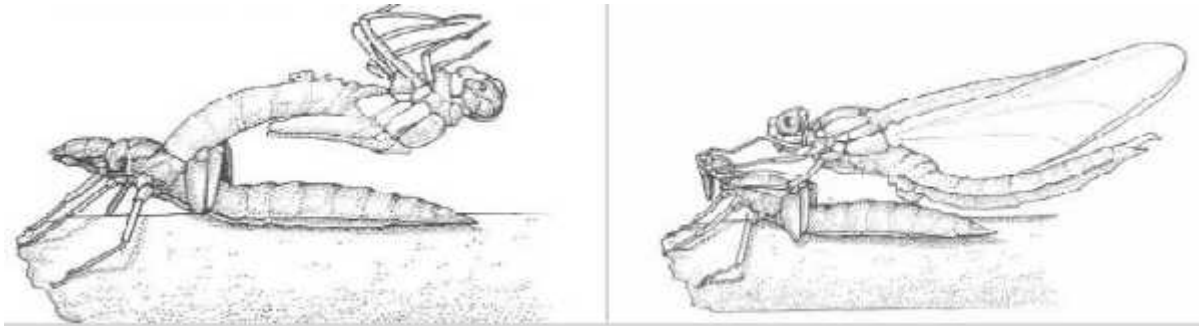
### 3. VODENI KUKCI

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

#### 3. 1. Emergencija kukaca

Emergencija je proces u kojem se nimfe hemimetaboli kih vodenih kukaca preobražavaju u odrasle jedinice te u kojem iz kukuljica holometaboli kih kukaca izlaze odrasle jedinice i izlije u iz vode. Time po inje zadnja faza njihovog života u kojoj se razmnožavaju. Emergencija je vrlo opasan proces u kojem je tijelo kukca izloženo velikim naporima (Graham i Vinebrooke 2007). Kukac izlazi iz vode i ima mekanu kutikulu (Sl. 2.) te mora ekati dok mu se ne osuše krila kako bi mogao poletjeti (Gullan i Cranston 2005). U toj je fazi njihova smrtnost najve a, a najve a prijetnja su im priobalni predatori (<http://aps.group.shef.ac.uk/level-4-web-sites/14-students-09/jaggard-sarah/forthyr-dissertation-for-website.pdf>).

Ephemeroptera (vodencvjetovi), Plecoptera (obal ari) i Trichoptera (tulari) (EPT) obi no emergiraju od svibnja do lipnja, a Diptera (dvokrilci) u toplijim mjesecima (Baxter i sur. 2005). U prosjeku, 10 000 - 20 000 kukaca po metru kavadratnom emergira godišnje. Nakon emergencije slijedi rasprostranjivanje i osvajanje novih staništa u potrazi za hranom ili partnerom (Malmqvist 2002). Neki se kukci ipak roje vrlo blizu staništa s kojeg su izletjeli – prvenstveno se radi o stenovalentnim kukcima koji obitavaju na izvorišnim područjima. Lateralna disperzija važna je u odnosu prema predatorima jer kad napuste relativnu sigurnost vodenog staništa susre u se s novim predatorima (<http://classes.warnercnr.colostate.edu/fw400/files/2011/09/FW400-Terr-Aquat-Linkages-magazine-2008.pdf>). Na emergenciju kukaca najviše utje u temperatura vode i fotoperiod koji poti u razvoj li inaka. Na staništima s relativno stalnom temperaturom vode važnu ulogu ima trajanje izloženosti Sun evu svjetlu (Ivkovi i sur. 2013).



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

### 3. 2. Vodeni kukci kao izvor hrane

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

Prepletenim se rijekama glavni tok razvija na više manjih tokova koji su odijeljeni šljunanim nanosima. Takve rijeke karakterizira visok omjer površine priobalne zone naspram površine vodotoka. Šljunane obale naseljavaju insektivorni lankonošci, najviše im dijelom pauci, kornjaši iz porodica Staphylinidae (kusokrilci) i Carabidae (trčaci) te mravi (Paetzhöld i sur. 2005). Glavnu energiju dobivaju konzumirajući vodene kukce. Vodeni kukci ispužu na šljunane obale gdje se neko vrijeme zadrže suše i krila te tako bivaju lagan plijen prizemnih lankonožaca. Priobalni lankonošci su pak trofička spona s višim trofičkim razinama jer su hrana gušterima, šišmišima, rovkama i pticama (Thiele 1977; Forster i Forster 1999).

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

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

### 3.3. Utjecaj kakvoće lišća na emergenciju

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

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

pridonijelo je 25 % ve o j stopi emergencije nego liš e kojem je za razradnju potrebno manje vremena. Duže trajanje razgradnje osigurava izvore hrane tijekom dužeg razdoblja. Liš e koje se brzo razgra uje ima prednost u ve o j raznolikosti kukaca zbog velike koli ine nutrijenata koja je na raspolaganju kukcima usitnjiva ima (Compson i sur. 2013).



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



**Slika 4.** Liš e uskolisne topole (*P. angustifolia* James) (preuzeto s <http://calphotos.berkeley.edu>)

## 4. ZAKLJUČAK

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

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

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

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

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

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

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

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

## 5. LITERATURA

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

- Chergui H., Maamri A., Pattee E. 1993. Leaf litter retention in two reaches of a Moroccan mountain stream. *Limnologia* **23**, 29–37.
- Cillero C., Pardo I., Lopez E. S., 1999. Comparison of riparian vs. over stream trap location in the estimation of vertical litterfall inputs. *Hydrobiologia* **416**, 171-179.
- Compson Z. G., Adams K. J., Edwards J. A., Maestas J. M., Whitham T. G., Marks J. C., 2013. Leaf litter quality affects insect emergence: contrasting patterns from two foundation trees. *Oecologia*, DOI 10.1007/s00442-013-2643-6
- Cuffney T.F., Wallace J.B., Lugthart G.T. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biol.* **23**, 281–299.
- Danger M., Cornut J., Chauvet E., Chavez P., Elger A., Lecerf A., 2013. Benthic algae stimulate leaf litter decomposition in detritus-based headwater streams: a case of aquatic priming effect? *Ecology*, **94**(7), 1604-1613
- Díez J. R., Larrañaga S., Elosegui A., Pozo J., 2000. Effect of removal of wood on streambed stability and retention of organic matter. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **19**, 621-632.
- Dobson M., Frid C., 1998. *Ecology of Aquatic systems*. Longman, Essex.
- Gerhard M., Reich M. 2000. Restoration of streams with large wood: effects of accumulated and built-in wood in channel morphology, habitat diversity and aquatic fauna. *Int. Rev. Hydrobiol.* **85**, 123–137.
- Gessner M.O., Schwoerbel J. 1989. Leaching kinetics of fresh leaf-litter with implications for the current concept of leaf-processing in streams. *Arc. Hydrobiol* **115**, 81-90.
- Graça M.A.S., Ferreira R.C.F., Coimbra C.N. 2001. Litter processing along a stream gradient: the role of invertebrates and decomposers. *J. N. Am. Benthol. Soc.* in press.
- Gray L. J. 1993. Response of insectivorous birds to emerging aquatic insects in riparian habitats of a tallgrass prairie stream. *American Midland Naturalist* **129**, 288-300.
- Haapala A., Muotka T., 1998. Seasonal dynamics of detritus and associated macroinvertebrates in a channelized boreal stream. *Arch. Hydrobiol.* **142**, 171-189.



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

<http://aps.group.shef.ac.uk/level-4-web-sites/14-students-09/jaggard-sarah/forthyr-dissertation-for-website.pdf>

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

[http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img\\_query?enlarge=0000+0000+0110+0637](http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0000+0000+0110+0637)

[http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img\\_query?enlarge=0000+0000+0110+0240](http://calphotos.berkeley.edu/cgi/img_query?enlarge=0000+0000+0110+0240)

## 6. SAŽETAK

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

## 7. SUMMARY

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