

Ewa Pieczyńska

Zakład Hydrobiologii

Instytutu Zoologii

Uniwersytetu Warszawskiego

ul. Banacha 2

02-097 Warszawa

**Eutrofizacja płytkich jezior –
znaczenie makrofitów**
Eutrophication of shallow lakes –
importance of macrophytes

1. Wstęp

Eutrofizacja jezior od wielu już lat jest obiektem licznych badań. Określono najważniejsze czynniki warunkujące przebieg tego procesu oraz jego symptomy, opisano zmiany zachodzące w wielu eutrofizujących się zbiornikach. Liczne badania dotyczyły sposobów ograniczenia nadmiernej eutrofizacji, jak też metod rekultywacji zdegradowanych jezior. Wydaje się więc, że problematyka badawcza związana z eutrofizacją jest już bardzo wyeksploatowana i trudno wskazać nowe perspektywy badań. Trzeba jednak pamiętać, że większość badań z tego zakresu koncentrowała się na średnio głębokich lub głębokich stratyfikowanych jeziorach. Znacznie mniej uwagi poświęcono eutrofizacji płytkich jezior, mimo że są one bardzo liczne w różnych rejonach świata.

Nie ma ścisłej definicji płytkich jezior. Najczęściej przyjmuje się, że są to zbiorniki, w których nie wytwarza się stratyfikacja termiczna (lub tworzy się ona okresowo w niektórych partiach zbiornika), a niewielka głębokość umożliwia docieranie światła do dna na całej ich powierzchni. Są to zbiorniki naturalne (utworzone w płytkich zagłębieniach terenu, a także jeziora poprzednio głębokie, znajdujące się w okresie wypływania prowadzącego do lądowacenia), jak też stworzone przez człowieka (wyrobiska górnicze, doły potorfowe i inne). Są wśród nich zbiorniki małe (<1 ha) i bardzo duże (> 100 km²).

W płytkich jeziorach podstawowe znaczenie mają procesy zachodzące w strefie litoralu, a kluczową rolę troficzną i pozatrophiczną odgrywają makrofity. Występowanie makrofitów jest warunkowane wieloma czynnikami środowiskowymi (żywność, światło, rodzaj osadów dennych) oraz oddziaływaniem innych organizmów (głonów konkurujących z makrofitami o zasoby środowiska, roślinożerców żerujących na makrofitach). Równocześnie makrofity oddziałują na środowisko abiotyczne i na występowanie innych organizmów autotroficznym oraz zwierząt, zwłaszcza ściśle związanych z makrofitami jako podłożem, wykorzystujących je jako miejsce że-

rowania, rozrodu lub kryjówek przed drapieżnikami. Analiza licznych już danych z literatury wskazuje na ogromną różnorodność makrofitów, zwłaszcza zanurzonych, w różnych zbiornikach i wynikającą z tego złożoność wzajemnych relacji pomiędzy makrofitami a innymi składnikami ekosystemu (Carpenter i Lodge 1986, Jepsen i in. 1998, Scheffer 1998, Lacoul i Freedman 2006).

Choć w płytkich jeziorach potencjalnie cała powierzchnia dna jest dostępna dla makrofitów, to niejednokrotnie występują one nielicznie, a w zbiornikach takich notuje się duże zagęszczenia fitoplanktonu. Ostatnio wiele badań koncentruje się na znaczeniu relacji pomiędzy makrofitami zanurzonymi a fitoplanktonem w przebiegu procesu eutrofizacji. W literaturze pojawiają się na ten temat liczne, warte uwagi dyskusje.

2. Makrofity w eutrofizujących się jeziorach

W eutrofizujących się jeziorach obserwuje się wyraźne zmiany składu gatunkowego makrofitów, ich biomasy i wielkości zasiedlanego obszaru (Lachavanne 1985, Sand-Jensen i in. 2000, Wetzel 2001, Pokorný i Květ 2004). Zbiorniki oligotroficzne zazwyczaj charakteryzują się dużym zasięgiem głębokości występowania makrofitów, lecz małym ich zagęszczeniem. Wśród roślin zanurzonych często dominują ramienice (Charophyta). W jeziorach o średniej trofii notuje się mniejszy zasięg głębokości, lecz duże zagęszczenie roślin. Wraz ze wzrostem żyzności początkowo zwiększa się też bogactwo gatunkowe makrofitów. Występują rośliny z rodzajów *Myriophyllum*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum* i *Elodea*, liczne są rośliny o liściach pływających. W jeziorach bardzo żywnych – hipertroficznych makrofity zanurzone są nieliczne lub całkowicie ustępują. W takich zbiornikach wśród producentów dominuje fitoplankton, często notuje się intensywny rozwój litoralnych glonów nitkowatych. Ilościowe i jakościowe zmiany w występowaniu makrofitów wraz ze wzrostem żyzności kształtują się rozmaicie w różnych jeziorach. Ustępowanie makrofitów w zbiornikach o wysokiej trofii notowane jest jednak powszechnie, zarówno w jeziorach głębokich jak i płytkich.

Wśród licznych już danych dotyczących występowania makrofitów w warunkach różnej żyzności szczególnie cenne są te, które pochodzą z wieloletnich badań tego samego zbiornika, gdyż bezpośrednio dokumentują zmiany zachodzące w czasie eutrofizacji. Warto tu podkreślić, że jednym z najlepiej zbadanych jest Jezioro Mikołajskie na Pojezierzu Mazurskim. Wymienić tu można badania Solińskiej-Górnickiej i Symonides (2001), które przedstawiły zmiany flory i roślinności tego jeziora w ciągu 30 lat, oraz prace Ozimek i Kowalczewskiego (1984) i Kowalczewskiego i Ozimek (1993), którzy scharakteryzowali kilkunastoletnie zmiany

struktury gatunkowej, biomasy i rozmieszczenia roślinności zanurzonej i wykazali, że w okresie intensywnego wzrostu trofii zbiornika znacznie zmniejszył się zasięg głębokości występowania makrofitów i nastąpiła zmiana jeziora z typu *Chara* na typ *Potamogeton*. W kolejnych badaniach Oziemek (2006) określiła możliwość rekonstrukcji zgrupowań makrofitów zanurzonych z zasobów propagul zdeponowanych w osadach dennych tego jeziora.

Mimo że zmiany w występowaniu makrofitów w eutrofizujących się jeziorach są wyraźne, rośliny te rzadko wykorzystywane są jako wskaźnik stanu trofii zbiornika. Wynika to częściowo z tego, że badania strefy litoralu i centralnej części zbiornika zazwyczaj prowadzone są oddzielnie, a prace porównawcze nieliczne. Kufel i in. (1996) porównali pelagiczne wskaźniki stanu trofii (widzialność krążka Secchiego, zawartość chlorofilu, azotu i fosforu) z kilkoma cechami występowania makrofitów zanurzonych w 20 jeziorach systemu Wielkich Jezior Mazurskich (w tym w wymienionym wyżej Jeziorze Mikołajskim). Stwierdzili, że w badanych jeziorach biomasa roślin była słabo skorelowana z przezroczystością wody i zawartością pierwiastków biogennych, natomiast dobrymi wskaźnikami stanu trofii była maksymalna głębokość występowania roślin i liczba gatunków. Najsilniej była wyrażona zależność między występowaniem makrofitów a przezroczystością wody, choć nie stwierdzano jej w grupie płytkich jezior polimiktycznych, w których zasięg strefy fotycznej pokrywa się z głębokością.

Ustępowanie makrofitów zanurzonych z bardzo żyznych jezior jest związane ze zmianami właściwości wody i osadów dennych, ale najczęściej z oddziaływaniem innych grup producentów (fitoplanktonu, peryfitonu i glonów nitkowatych luźno związanych z podłożem). Istota tych oddziaływań budzi wiele kontrowersji. Wciąż toczą się dyskusje wokół koncepcji sformułowanych jeszcze w latach siedemdziesiątych. Wetzel i Hough (1973) wskazali, że w zbiornikach o niskiej trofii, gdy żyzność jest czynnikiem limitującym, w miarę jej zwiększania się produkcja wszystkich grup producentów wzrasta. Później, przy wysokiej żyzności czynnikiem limitującym stają się warunki świetlne. Notuje się wtedy bardzo wyraźną redukcję roślinności zanurzonej spowodowaną głównie zacienieniem przez fitoplankton.

Na podstawowe znaczenie zacieniania przez fitoplankton, jako przyczyny ustępowania makrofitów w żyznych jeziorach, zwracali uwagę liczni autorzy. Ale zdaniem innych (Phillips i in. 1978) to przede wszystkim peryfiton i luźno związane z podłożem glony nitkowate, intensywnie rozwijające się w takich jeziorach, ograniczają występowanie makrofitów. Wzrost produkcji fitoplanktonu jest natomiast skutkiem ustępowania makrofitów i dopiero wtórnie, gdy fitoplanktonu jest już dużo, może on przyczynić się do dalszego ograniczenia rozwoju makrofitów.

Zgodnie z przedstawionymi wyżej poglądami, rozwój glonów zacieńających makrofity jest powodowany wzrostem żyzności, a więc sugerowana jest tu regulacja od podstawy piramidy troficznej. Kilkanaście lat później Brönmark i Weisner (1992) przedstawili inny punkt widzenia. Wprawdzie również oni łączą ustępowanie makrofitów w eutrofizujących się jeziorach z oddziaływaniem na nie peryfitonu, lecz sugerują, że wzrost jego biomasy wynika nie tyle ze wzrostu żyzności, co przede wszystkim z oddziaływaniami od szczytu piramidy troficznej (kaskady troficznej) w układzie: ryby – ślimaki żerujące na peryfitonie – peryfiton – makrofity. Autorzy przedstawiają wyniki eksperymentu terenowego prowadzonego w małym eutroficznym zbiorniku w Szwecji, gdzie do zagród zawierających moczarkę (*Elo-dea canadensis*) porośniętą peryfitonem i żerującą na peryfitonie ślimaki dodawano ryby (lin, *Tinca tinca*). W obecności ryb bardzo znacznie zmniejszyło się zagęszczenie ślimaków, co powodowało wzrost biomasy peryfitonu uwolnionego spod presji konsumenta. Intensywny rozwój peryfitonu redukował wzrost moczarki, prowadząc do zmniejszenia jej biomasy. Wyniki innych eksperymentów potwierdzają znaczenie ryb, równocześnie wskazują na złożone zależności między badanymi organizmami. Wskazywano, że ryby nie tylko redukują zagęszczenie ślimaków bezpośrednio w wyniku żerowania, ale mogą też ograniczać ich reprodukcję i aktywność żerowania. Równocześnie mogą stymulować rozwój glonów peryfitonowych, użyźniając środowisko w wyniku przyżyciowego wydalania pierwiastków biogenych (Crowder i in. 1998, McCollum i in. 1998). Pojawianie się w płytkich jeziorach dużych zagęszczeń ryb żerujących na peryfitonie może wynikać z okresowego zmniejszania się presji ryb drapieżnych. Ryby drapieżne, jako szczególnie wrażliwe na brak tlenu, mogą być eliminowane zimą w okresach przyduszy, lub późnym latem, gdy ilość tlenu w wodzie zmniejsza się w związku z rozpoczynającym się okresem obumierania i rozkładu makrofitów (Brönmark i Weisner 1992). Na znaczenie kaskady troficznej dla ustępowania makrofitów w płytkich jeziorach wskazywano też na podstawie badań terenowych. Jones i Sayer (2003) badając 17 eu- i hipertroficznych jezior angielskich stwierdzili odwrotnie proporcjonalną zależność pomiędzy biomasą makrofitów a zagęszczeniem peryfitonu, przy braku zależności pomiędzy ilością peryfitonu a zawartością pierwiastków biogenych w wodzie. Ilość peryfitonu była natomiast skorelowana z zagęszczeniem bezkręgowców, a to z kolei było uzależnione od biomasy ryb.

Oddziaływanie peryfitonu na makrofity, niezależnie od tego, czy jego rozwój jest stymulowany wzrostem żyzności w zbiorniku, czy też ograniczaniem presji konsumenta, wiązane jest najczęściej z zacienianiem. Relacje wzajemne pomiędzy makrofitami a peryfitonem są jednak bardziej złożone. Wskazywano, że obecność peryfitonu może utrudniać pobieranie przez makrofity zanurzone pierwiastków

biogennych z wody, ale równocześnie makrofity mogą pobierać substancje odżywcze bezpośrednio z peryfitonu, gdzie są one uwalniane w procesach jego rozkładu. Węgiel organiczny przyzyciowo uwalniany przez makrofity może być wykorzystywany bezpośrednio przez peryfitonowe mikroorganizmy. Relacje między organizmami w kompleksie makrofity – peryfiton mogą być regulowane produkowaniem substancji allelopatycznych. Wreszcie zwracano uwagę na to, że formą unikania przez makrofity negatywnych oddziaływań peryfitonu może być ich szybki wzrost, gdyż na roślinach szybko rosnących peryfiton akumuluje się w mniejszych ilościach (Wetzel 1983, 2001, Carpenter i Lodge 1986, Sand-Jensen i Borum 1991, Jeppesen i in. 1998, Pieczyńska 2002).

Poza oddziaływaniem glonów planktonowych i/lub peryfitonowych na występowanie makrofitów w eutrofizujących się jeziorach może wpływać wiele innych czynników. Niekiedy znaczą redukcję biomasy makrofitów zanurzonych powoduje żerowanie roślinożerców, zwłaszcza dużych – ryb, ptaków, czasem raków. Znaczenie bezkręgowców takich jak ślimaki i owady jest na ogół niewielkie, choć przy znacznych ich zagęszczeniach może być też znaczące (Kornijów 1994, Lodge i in. 1998, Pieczyńska 2002). Spośród czynników abiotycznych szczególnie ważne w płytkich jeziorach są wahania poziomu wody. Przyjmuje się, że stan niskiej wody stwarza dogodne warunki dla rozprzestrzeniania się makrofitów zanurzonych, gdyż pozwala na penetrację światła do większych obszarów dna. Z drugiej jednak strony wypływanie intensyfikuje resuspensję osadów na skutek falowania, co zwiększa mętność i pogarsza warunki świetlne. Niski stan wody może też powodować eliminację makrofitów z płyczn przybrzeżnych na skutek osuszania latem i przemarzania w zimie. Konsekwencje wahań poziomu wody różnią się znacznie w poszczególnych zbiornikach, w zależności od sezonowej dynamiki tych zmian, ukształtowania dna, typu osadów, jak też struktury gatunkowej makrofitów (Scheffer 1998, Coops i in. 2003, McGowan i in. 2005a, Van Geest i in. 2005, Beklioglu i in. 2006).

3. Makrofity a fitoplankton

3.1. Alternatywne stany stabilne

W eutrofizujących się płytkich jeziorach istotnie zmienia się znaczenie makrofitów zanurzonych i fitoplanktonu. W różnych zbiornikach lub w tym samym zbiorniku w różnym czasie obserwuje się dominację makrofitów i równocześnie małą biomasę fitoplanktonu (stan czystej wody) lub też dominację fitoplanktonu przy nielicznie występujących makrofitach (stan mętnej wody). Do tych obserwacji nawiązuje koncepcja alternatywnych stanów stabilnych (*alternative stable states* lub *al-*

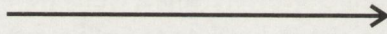
ternative equilibria) w płytkich jeziorach, która pojawiła się w literaturze na przełomie lat osiemdziesiątych i dziewięćdziesiątych (Timms i Moss 1984, Moss 1990, Scheffer 1990), a publikacją która rozpoczęła szeroko zakrojoną dyskusję na ten temat była praca Scheffera i in. (1993). Zgodnie z tą koncepcją w warunkach niskiej żyzności stabilny jest tylko stan dominacji makrofitów, natomiast przy bardzo wysokiej żyzności – jedynie stan dominacji fitoplanktonu. W szerokich zakresach warunków pośrednich mogą występować (często przemiennie w tym samym zbiorniku) obydwie stany – dominacji makrofitów lub fitoplanktonu (rys. 1). U podstaw koncepcji alternatywnych stanów stabilnych leżało kilka założeń dotyczących relacji pomiędzy poziomem żyzności, ilością zawiesiny i występowaniem makrofitów. W najprostszym ujęciu przyjęto, że ilość zawiesiny wzrasta wraz ze wzrostem żyzności (co wiąże się z wzrastającą produkcją fitoplanktonu), makrofity redukują ilość zawiesiny, natomiast ustępują powyżej krytycznego poziomu ilości zawiesiny.

Zarówno stan dominacji makrofitów, jak i stan dominacji fitoplanktonu notowano w różnych zbiornikach w szerokich zakresach żyzności: od poniżej 20 do kilkuset mg P w 1 m³ wody. W warunkach stężeń fosforu powyżej 150 mg w 1 m³ rzadko obserwowano stan dominacji makrofitów, choć ich liczne występowanie notowano też przy stężeniu fosforu ponad 600 mg (Jeppesen i in. 1990, Mjeldde i Faafeng 1997).

To, że licznemu występowaniu makrofitów towarzyszy mała ilość zawiesiny jest już dość dobrze udokumentowane. Jeppesen (1998) analizując dane dla ponad dwustu jezior duńskich stwierdził odwrotnie proporcjonalną zależność pomiędzy występowaniem makrofitów a przezroczystością wody. Jeziora, w których powyżej 30% powierzchni było porośniętych makrofitami, charakteryzowały się większą przezroczystością wody niż jeziora z taką samą zawartością fosforu, lecz pozbawione makrofitów lub z niewielką ich ilością. Większą przezroczystość obserwowano też w centralnej części jezior, w których makrofity były skupione w strefie przybrzeżnej, co sugeruje, że ich oddziaływanie wykracza poza obszar zarośnięty. Mjeldde i Faafeng (1997) oraz Faafeng i Mjeldde (1998) badając małe jeziora norweskie stwierdzili, że wraz ze wzrostem powierzchni zajętej przez makrofity zmniejsza się stosunek chlorofil *a* : P. W większości jezior, w których ponad 50% powierzchni było porośniętych makrofitami, zawartość chlorofilu była blisko dziesięciokrotnie mniejsza niż zawartość fosforu ogólnego, podczas gdy w zbiornikach w mniejszym stopniu porośniętych makrofitami była podobna lub większa niż fosforu. Podobne wnioski wynikają z analizy przeprowadzonej przez Canfielda i in. (1984) dla 32 jezior Florydy (USA). Autorzy stwierdzają, że wartość modelu pozwalającego na prognozowanie koncentracji chlorofilu na podstawie danych o koncentracji fosforu i azotu ogólnego może istotnie wzrastać po uwzględnieniu w analizie danych o ilo-

ści makrofitów w jeziorach (wyrażonych wskaźnikiem PVI – *percentage of total lake volume infested with macrophytes*). Wnioski wynikające z takiego rozszerzonego modelu były testowane na podstawie materiałów z jeziora Pearl, w którym roślinność była okresowo eliminowana przez białego amura i przy użyciu herbicydów. W jeziorze tym koncentracja chlorofilu wzrastała, gdy zmniejszała się ilość makrofitów. Obserwowana przez różnych autorów odwrotnie proporcjonalna zależność pomiędzy ilością makrofitów a mętnością teoretycznie może mieć różne przyczyny. Można sobie wyobrazić, że istnieją równocześnie działające czynniki redukujące mętność i stymulujące wzrost makrofitów lub też, że mętność wpływa negatywnie na makrofity, a sama jest regulowana przez inne czynniki. Jednak, jak podkreśla Scheffer (1998), wiele wskazuje na to, że mamy tu do czynienia ze związkiem przyczynowym i faktycznie obecność makrofitów ograniczająco wpływa na rozwój fitoplanktonu.

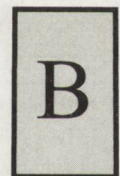
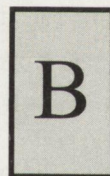
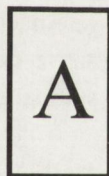
oligotrofia
oligotrophy



hipertrofia
hypertrophy



niskie
low



średnie
middle

wysokie
high

zasoby pierwiastków biogennych
nutrient level

Rys. 1. Alternatywne stany stabilne w płytkich jeziorach

A – dominacja makrofitów, B – dominacja fitoplanktonu

Przy niskich zasobach pierwiastków biogennych stabilny jest tylko stan czystej wody z dominacją makrofitów (A), w warunkach wysokich zasobów – tylko stan mętnej wody z dominacją fitoplanktonu (B). W szerokich granicach wartości pośrednich może występować przemienne stan czystej lub mętnej wody (A/B)

Fig. 1. Alternative stable states in shallow lakes

A – macrophyte domination, B – phytoplankton domination

At low nutrient level only the clear water state with macrophyte domination (A) will be stable, at high nutrient level only the turbid state with phytoplankton domination (B) will be stable. At wide range of intermediate values, the clear and turbid states may exist as alternatives (A/B)

Koncepcja alternatywnych stanów stabilnych nie jest specyficzna dla płytkich jezior. Dane z tego zakresu pojawiały się w literaturze ekologicznej począwszy od lat sześćdziesiątych. Ukazało się już kilka ważnych prac podsumowujących, w których autorzy analizują porównawczo tworzenie się alternatywnych stanów stabilnych w różnych ekosystemach – jeziorach, oceanach, rafach koralowych, lasach i pustyniach (Scheffer i in. 2001, Carpenter 2003, Scheffer i Carpenter 2003, Schröder i in. 2005). Zwracają uwagę, że choć reakcje ekosystemów na stopniowe zmiany czynników zewnętrznych (np. klimatycznych) są zazwyczaj też stopniowe, „spokojne”, to czasami następuje raptowna modyfikacja ustroju ekosystemu (jego organizacji i dynamiki) prowadząca do powstania odmiennego, alternatywnego stanu ekosystemu. Te raptowne przekształcenia mogą być wywołane bądź przekroczeniem wartości progowych przy stopniowych zmianach środowiska, bądź też są wynikiem gwałtownych zmian warunków powodowanych czynnikami naturalnymi lub działaniem człowieka. Czasami trudno jest jednoznacznie ocenić, czy obserwowane zmiany w ekosystemie istotnie odzwierciedlają istnienie alternatywnych stanów stabilnych. W warunkach naturalnych bowiem żaden ekosystem nie jest całkowicie niezmienny, zawsze zachodzą wewnętrzne zmiany kierunkowe (np. gromadzenie się osadów dennych w jeziorach), a populacje oscylują w czasie sezonu. Stąd dla podkreślenia dynamiki zmian w ekosystemach w nowszej literaturze zamiast terminów *stable states* lub *equilibria* stosuje się szersze określenia *attractors* lub *regimes*, gdzie *regime shift* odnosi się do zmiany statusu ekosystemu (Carpenter 2003, Scheffer i Carpenter 2003).

Płytkie jeziora są szczególnie częstym obiektem badań alternatywnych stanów stabilnych. Dane o ich istnieniu pochodzą z badań porównawczych różnych zbiorników, jak też z wieloletnich badań jednego zbiornika, w którym przemienne notuje się stany dominacji makrofitów i fitoplanktonu. Badania takie obejmują szeroko zakrojone analizy zawartości pierwiastków biogennych, przezroczystości wody, wielkości obszaru zajętego przez makrofity i ich biomasy, jak też biomasy fitoplanktonu. Scheffer (1998) zestawiał dane z 13 zbiorników z Europy, Ameryki Północnej, Nowej Zelandii i Australii, różniących się znacznie powierzchnią (od 1 do 18 200 ha), w których w czasie kilku- lub kilkunastoletnich badań obserwowano zmiany statusu troficznego zbiornika. Badania części zbiorników omawianych przez tego autora były kontynuowane w późniejszym okresie, nowsza literatura dostarczyła też kolejnych przykładów (zmiany zachodzące w niektórych z tych zbiorników zostaną opisane w rozdziale 3.3.). Istotne znaczenie dla odtworzenia zmian statusu płytkich jezior w przeszłości mają badania paleolimnologiczne (Phillips i in. 1978, Dawidson i in. 2005, McGowan i in. 2005b). O istnieniu alternatywnych stanów stabilnych wnioskuje się też pośrednio na podstawie porównawczych analiz wskaź-

ników żyzności w obrębie dużej grupy jezior. Na przykład Peckham i in. (2006), wykorzystując dane o przezroczystości wody, określili indeks troficzny dla ponad 8000 jezior w Wisconsin (USA), stwierdzili dwumodalny lub wielomodalny rozkład tego wskaźnika i na tej podstawie wnioskowali o istnieniu alternatywnych stanów stabilnych w obrębie analizowanej grupy jezior.

Obszary zdominowane przez makrofity, jak też inne zdominowane przez fitoplankton obserwowano również w różnych częściach tego samego jeziora lub w połączonych zbiornikach ze swobodną wymianą wody. Ich równoczesne występowanie jest uznawane jako ważny argument wskazujący na możliwość istnienia alternatywnych stanów troficznych w generalnie podobnych warunkach środowiska. Jeden z pierwszych i wielokrotnie przytaczanych w piśmiennictwie przykładów dotyczył małych zbiorników angielskich w rejonie Norfolk Broadland. I tak np. w zbiorniku Hoveton Great Broad notowano duże zagęszczenia fitoplanktonu i bardzo niewiele makrofitów, a połączony z nim Hudson's Bay, zaopatrywany w wodę z tej samej rzeki, miał duży obszar porośnięty roślinami o liściach pływających i ubogi fitoplankton w lecie (Moss 2001). Cottenie i in. (2001) stwierdzili odrębne stany troficzne w sąsiadujących zbiornikach w systemie 33 połączonych zbiorników stawowych, między którymi istniała wymiana wody i możliwość migracji organizmów.

W jeziorze Neusiedler (Austria/Węgry) obszary zdominowane przez makrofity obserwowane są jedynie w zatokach i przy zaciśnionych brzegach. W otwartej części zbiornika roślinność nigdy nie odgrywa dużej roli ze względu na znaczną mętność wody powodowaną bardzo dużą ilością nieorganicznej zawiesiny pochodzącej z resuspensji osadów (Dokulil i Teubner 2003). W płytkich połączonych zbiornikach Wolderwijd i Veluwe (Holandia), charakteryzujących się mętną wodą, okresowo utrzymywały się obszary o dużej przezroczystości, porośnięte przez Characeae (Scheffer i in. 1994, Ibelings i in. 2007). Zróżnicowanie w obrębie zbiornika ma istotne znaczenie dla zmian statusu jeziora, może między innymi łagodzić reakcje na zmiany czynników zewnętrznych. W różnych częściach zbiornika przejście do innego stanu stabilnego zachodzi bowiem przy innym poziomie czynnika inicjującego te zmiany, stąd zmiany w ekosystemie jako całości nie są gwałtowne (Van Nes i Scheffer 2005).

Poza istnieniem wyraźnie wyodrębnionych stanów dominacji makrofitów lub fitoplanktonu wskazywano również na występowanie stanów pośrednich. Kornijów i in. (2002), wśród sześciu płytkich jezior Polesia Lubelskiego, różniących się znacznie zawartością fosforu i chlorofilu, wyróżnili dwa zbiorniki zdominowane przez makrofity, jeden zdominowany przez fitoplankton, zaś trzy pozostałe jako makrofitowo-fitoplanktonowe. Te ostatnie, zdaniem autorów, są mało stabilne i ich status może zmieniać się w kolejnych latach w zależności od zmieniających się warunków

atmosferycznych, czy też innych czynników zewnętrznych. Z kolei Van de Bund i Van Donk (2002) stwierdzili, że w jeziorze Zwemlust (Holandia), w którym stosowano zabiegi biomanipulacyjne, w ciągu wielu lat badań tylko w pewnych okresach występował typowy stan dominacji fitoplanktonu lub makrofitów. W innych, przejściowych okresach, jezioro wykazywało cechy charakterystyczne dla obu takich stanów.

3.2. Czynniki i procesy stabilizujące stan dominacji makrofitów lub fitoplanktonu

Wiadomo, że wiele układów ekologicznych charakteryzuje się pewnym poziomem bezwładności, wyrażającym się zdolnością do utrzymywania niezmienionego stanu w warunkach zakłóceń, o ile nie są one zbyt silne i długotrwałe. I tak na przykład, w procesie eutrofizacji i oligotrofizacji jezior, przy tym samym poziomie dopływu pierwiastków biogennych, rejestrujemy różną biomasę fitoplanktonu, a przy stosowaniu zabiegów rekultywacyjnych reakcja na te zabiegi pojawia się dopiero po jakimś czasie. Badania płytkich jezior pozwoliły na określenie wielu czynników i procesów stabilizujących stany dominacji makrofitów lub fitoplanktonu (Jeppesen 1998, Jeppesen i in. 1998, Scheffer 1998, Moss 2001, O'Sullivan i Reynolds 2005).

Utrzymywanie się dominacji makrofitów wiąże się przede wszystkim z ich wielorakim oddziaływaniem na fitoplankton, ograniczającym jego rozwój. Najczęściej zwracano uwagę na redukcję światła w skupieniach makrofitów oraz na obniżanie żyzności na skutek pobierania z wody i akumulacji w tkankach makrofitów azotu i fosforu. Znaczną rolę przypisuje się też stwarzaniu przez makrofity kryjówek przed rybami dla zooplanktonu pelagicznego i siedlisk dla litoralnych filtratorów odżywiających się fitoplanktonem. Ważne mogą być allelopatyczne oddziaływania makrofitów na fitoplankton, jak też zwiększona sedymentacja glonów na skutek ograniczenia ruchu wody wśród roślinności. Procesy te zachodzą równocześnie, a intensywność ich działania jest regulowana wieloma czynnikami zmiennymi sezonowo, stąd w warunkach naturalnych ocena znaczenia każdego z nich oddzielnie nie jest łatwa (Søndergaard i Moss 1998, Van Donk i Van de Bund 2002).

Intensywność oddziaływania makrofitów staje się znacząca powyżej pewnego poziomu ich ilości w jeziorze, zazwyczaj gdy objętość wody w zbiorniku zajęta przez makrofity (wskaźnik PVI) przekracza kilkanaście procent. Z drugiej jednak strony, przy bardzo dużych zagęszczeniach makrofitów ich oddziaływanie może być zahamowane. Tak jest w przypadku zawartości fosforu w wodzie. W gęstych skupieniach roślin może bowiem powstawać deficyt tlenu przy dnie, który ułatwia uwalnianie

fosforu z osadów dennych i wtedy nie notuje się jego redukcji w wodzie, mimo iż wciąż jest on z wody pobierany przez rośliny (Søndergaard i Moss 1998).

Makrofity zanurzone różnią się między sobą wieloma cechami, co sprawia, że ich znaczenie będzie w znacznym stopniu warunkowane przez skład gatunkowy i strukturę dominacji roślin w zbiorniku. I tak, o rodzaju i intensywności oddziaływań makrofitów zanurzonych na fitoplankton będzie decydowało to, czy w zbiorniku dominują rośliny wysokie (wypełniające całą warstwę wody od dna do powierzchni), niskie, czy też rośliny o liściach pływających. Różne będzie znaczenie roślin całorocznie zielonych i tych, które tylko okresowo, od wiosny do jesieni, tworzą nadziemne pędy asymilacyjne. Inne będzie oddziaływanie na żyzność zbiornika roślin zakorzenionych (które mogą czerpać fosfor i azot z osadów dennych) i roślin unoszących się w toni wodnej, dla których woda jest jedynym źródłem tych pierwiastków. Makrofity różnią się też tempem rozkładu, co wpływa na obieg pierwiastków i aktualną żyzność wód litoralne.

Gdy w płytkich zbiornikach dochodzi do intensywnego rozwoju fitoplanktonu, również wtedy działają mechanizmy umożliwiające stabilizację takiego stanu, tym samym ograniczające możliwość licznego występowania makrofitów. Zwracano uwagę, że fitoplankton, rozwijając się wiosną wcześniej niż makrofity, może zacieśniać wzrastające rośliny. Drobne glony mogą szybciej niż makrofity pobierać drogą dyfuzji dwutlenek węgla, co ułatwia im utrzymywanie się w okresach jego niskich stężeń. W bardzo żyznych zbiornikach w toni wodnej intensywnie namnażają się cyjanobakterie, które wykorzystują niskie natężenie światła, wśród fitoplanktonu liczne są duże formy glonów nie zjadane przez zooplankton. Wreszcie, zwracano uwagę, że brak hypolimnionu w płytkich jeziorach, jak też brak lub nieliczne występowanie makrofitów w okresie dominacji fitoplanktonu sprawiają, że zooplankton jest pozbawiony miejsc schronienia przed rybami, co redukuje jego liczebność i w konsekwencji ogranicza presję na fitoplankton.

Dla utrzymywania się stanu dominacji makrofitów lub fitoplanktonu, poza wymienionymi, istotne znaczenie mogą mieć też inne czynniki. I tak na przykład, w żyznych jeziorach, rozwój makrofitów ogranicza duża ilość zawiesiny związana nie tylko z masowym rozwojem planktonu, ale też z resuspensją osadów dennych powodowaną falowaniem i aktywnością ryb bentosożernych, natomiast utrzymywaniu dominacji makrofitów w stanie czystej wody sprzyjają stabilne wśród roślin osady denne. Redukcja biomasy makrofitów przez roślinożerców jest szczególnie istotna wtedy, gdy roślin jest w zbiorniku mało, natomiast ograniczające znaczenie konsumentów jest mniejsze w okresie dominacji makrofitów. Generalnie można stwierdzić, że o stabilizacji stanu mętnej bądź czystej wody decydować mogą rozmaite czynniki, ich znaczenie może być odmienne w zbiornikach różniących się

poziomem żyzności, morfometrią, strukturą osadów dennych i warunkami hydrologicznymi.

3.3. Zmiany statusu troficznego jeziora

Pomimo istnienia czynników stabilizujących, w wielu płytkich jeziorach notuje się ustępowanie makrofitów i intensywny rozwój fitoplanktonu lub *vice versa*. Te zmiany statusu zbiornika mogą być wynikiem przekroczenia wartości progowych przy stopniowych zmianach zasobów środowiska (wzrost lub redukcja dopływu pierwiastków biogennych ze zlewni), warunkujących dominację fitoplanktonu lub makrofitów. Mogą być też inicjowane raptownymi zmianami czynników abiotycznych lub biotycznych. Są to najczęściej ekstremalne zmiany warunków atmosferycznych (susza, długotrwała pokrywa lodowa, bardzo intensywne opady), zmiany w występowaniu ryb (wynikające z zabiegów biomanipulacyjnych, przyduchy, czy też zarybiania) lub usuwanie roślinności. Niekiedy obserwowanych zmian statusu jeziora nie daje się połączyć z żadną wyraźną zmianą czynników zewnętrznych, w innych przypadkach można wyraźnie określić znaczenie jednego lub kilku równocześnie oddziałujących czynników.

Dobrze znany jest przykład dwóch jezior w południowej Szwecji (Tåkern i Kranesjön), w których kilkakrotnie w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat obserwowano przemiennie występujące stany dominacji makrofitów bądź fitoplanktonu (Blindow i in. 1998, Hargeby i in. 2004, 2007). Wskazywano na różne możliwe przyczyny zmian statusu zbiornika. W jeziorze Tåkern stwierdzono zbieżność ustępowania makrofitów zanurzonych (głównie *Chara tomentosa*) z ekstremalnie niskimi stanami wody, które ograniczają występowanie makrofitów na skutek odsłaniania znacznych obszarów w lecie oraz mechanicznego niszczenia roślin przez pokrywą lodową w zimie. Roślinność ponownie pojawiła się w tym jeziorze po przywróceniu niewielkich wahań poziomu wody. W innym okresie przyczyną ustępowania makrofitów mogło być współistnienie w okresie wiosennym wysokiego stanu wody, wysokiej mętności (wynikającej ze wzmoczonej erozji gleb spowodowanej intensywnymi opadami) i niskiej temperatury. Hargeby i in. (2004) sugerują, że duże znaczenie dla ustępowania roślinności zanurzonej w jeziorze Tåkern po 30-letnim okresie stanów czystej wody miała seria łagodnych okresów zimowych z krótkim zlodzeniem i brakiem przyduchy (co prowadziło do utrzymywania się dużego zagęszczenia ryb, powodującego zwiększenie mętności wody), jak też zimne i wietrzne wiosny utrudniające rozwój makrofitów. Z wieloletnich badań obu jezior wynika, że obserwowanych zmian nie powoduje jeden określony czynnik, ale są one wynikiem wielorakich złożonych oddziaływań zewnętrznych (inicjowanych najczęściej zmianami klimatycznymi), a także oddzia-

ływań wewnętrznych związanych w dużym stopniu z okresową inaktywacją i uwalnianiem zasobów pierwiastków biogenych w zbiorniku (Hargeby i in. 2007).

Innym często przytaczanym przykładem jest płytkie eutroficzne jezioro Tomahawk (Nowa Zelandia), w którym w ciągu kilkunastu lat obserwowano cykliczne, trwające 1–5 lat zmiany stanów dominacji fitoplanktonu i makrofitów (Mitchell 1989). Przyczyny tych zmian nie zostały jednoznacznie wyjaśnione. Okresowo prowadzone dokładniejsze badania zbiornika wskazują na znaczenie żerowania łabędzia (*Cygnus atratus*) w częściowej eliminacji makrofitów oraz na znaczenie niedoborów azotu i żerowania zooplanktonu bytującego wśród roślinności w regulacji liczebności fitoplanktonu.

Rip i in. (2005) podają przykład wieloletnich zmian w płytkim zbiorniku w rezerwacie bagiennym Botshol (Holandia). Początkowo zbiornik ten charakteryzował się czystą wodą i licznym występowaniem Characeae. W wyniku eutrofizacji makrofity ustąpiły, ale pojawiły się ponownie po zabiegach w zlewni, prowadzących do redukcji dopływu fosforu do zbiornika. Stan czystej wody nie był jednak stabilny. W ciągu kilkunastu lat notowano przemienne okresy dominacji makrofitów i okresy redukcji roślinności, a zmiany te wiązały się z przezroczystością wody. Zmieniała się też zawartość fosforu w wodzie, chociaż jego dopływ z zewnątrz pozostawał na podobnym poziomie. Mimo iż autorzy analizowali szczegółowo wiele abiotycznych i biotycznych czynników, które mogłyby inicjować zmiany statusu zbiornika, to bezpośrednie przyczyny tych zmian pozostały nie wyjaśnione.

Niekiedy zmiany w występowaniu makrofitów i fitoplanktonu w jeziorze są powodowane przez jeden wyraźnie określony czynnik. Sytuację taką ilustrują wieloletnie badania trzech płytkich jezior Polski północnej, do których wprowadzono amura białego (*Ctenopharyngodon idella*) (Krzywosz 1997). Po wprowadzeniu ryb obserwowano okres niemal całkowitego zaniku roślinności zanurzonej, trwający 17 lat w jeziorze Warniak, 11 lat w jeziorze Dgał Wielki i 7 lat w jeziorze Strzemiążek. Po osiągnięciu maksymalnej biomasy amura, w kolejnych latach jego presja na makrofity sukcesywnie malała z powodu naturalnej śmiertelności ryb, zaprzestania zarybień i nasilenia odłowów. Następowало wtedy odradzanie się roślinności zanurzonej we wszystkich jeziorach, a w jeziorze Dgał Wielki makrofity zanurzone pojawiły się nawet liczniej niż przed wprowadzeniem ryb. W jeziorach Warniak i Dgał Wielki, w których równocześnie analizowano wskaźniki stanu trofii w toni wodnej, stwierdzono, że w okresie zaniku roślinności zanurzonej nastąpiło zwiększenie stężenia fosforu i azotu oraz zmniejszenie przezroczystości wody, natomiast odradzanie się roślinności wpłynęło na poprawę jakości wody.

Kolejnym przykładem zmiany statusu zbiornika na skutek wprowadzenia nowego gatunku jest małe, płytkie jezioro mezotroficzne Chozas w Hiszpanii (Rodriguez

i in. 2003). W tym zbiorniku zdominowanym przez makrofity po wprowadzeniu raka (*Procambarus clarkii*) nastąpiła gwałtowna redukcja ilości makrofitów (z 97% pokrycia powierzchni jeziora do poniżej 10%). Ustępowaniu roślin zanurzonych towarzyszyło szybkie przejście do stadium mętnej wody z masowym rozwojem *Microcystis*.

Zmiany statusu zbiornika mogą być też skutkiem zabiegów biomanipulacyjnych, których celem jest doprowadzenie do poprawy jakości wody drogą redukcji biomasy fitoplanktonu przez działania od szczytu piramidy troficznej. W zabiegach takich zazwyczaj usuwa się ryby planktonożerne lub redukuje ich liczebność wprowadzając ryby drapieżne. W wyniku tego zooplankton uwolniony spod presji konsumenta intensywniej się rozwija i w większym stopniu redukuje biomasę fitoplanktonu¹. Z licznych już danych wynika, że skuteczność zabiegów biomanipulacyjnych na ogół jest większa w jeziorach płytkich niż głębokich stratyfikowanych, co jest związane z rozwojem makrofitów w tych pierwszych. Niekiedy jednak, gdy dopływ pierwiastków biogennych jest wysoki i odtwarzają się duże zagęszczenia ryb planktono- i bentosożernych, może powrócić stan mętnej wody. Wtedy skuteczne może być ponawianie zabiegów biomanipulacyjnych (Kasprzak i in. 2002). Zmiany w poszczególnych jeziorach kształtują się rozmaicie, często już w pierwszym sezonie wegetacyjnym po eliminacji ryb obserwowano istotny wzrost ilości roślinności zanurzonej. W niektórych przypadkach powrót makrofitów notowano dopiero po kilku latach lub nawet nie obserwowano go wcale (Lauridsen i in. 2003, Hosper i in. 2005). Jednym z lepiej poznanych zbiorników, w których szczegółowo badano zmiany w występowaniu makrofitów w wyniku zabiegów biomanipulacyjnych, jest małe i płytkie jezioro Zwelmust w Holandii (Van de Bund i Van Donk 2002). Przed zabiegami biomanipulacyjnymi jezioro to charakteryzowało się mętną wodą i brakiem makrofitów. Po usunięciu wszystkich ryb w 1987 r. wprowadzono do jeziora szczupaka (*Esox lucius*) i niewielkie ilości wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus*), a także niewielkie ilości makrofitów (*Nuphar lutea* i *Chara globularis*). W ciągu jednego roku zanotowano zmianę ze stanu mętnej wody do stanu czystej wody i liczne pojawianie się w zbiorniku makrofitów zanurzonych. W różnych latach dominowały *Elodea nuttallii*, *Ceratophyllum demersum* lub *Potamogeton berchtoldii*. W kolejnych latach kilkakrotnie notowano zmiany statusu zbiornika. Badania terenowe, jak też równoległe prowadzone prace doświadczalne pokazały, że zmiany w występowaniu

¹ Koncepcja biomanipulacji była przedstawiona w 5 artykułach pracowników Zakładu Hydrobiologii UW opublikowanych na łamach „Wiadomości Ekologicznych” w latach 1986–1988.

makrofitów w różnym czasie wiązały się bezpośrednio lub pośrednio z oddziaływaniem glonów nitkowatych oraz z żerowaniem ptaków i ryb. Ponieważ stan czystej wody nie utrzymywał się w tym jeziorze długo, w 1999 r. ponownie wyeliminowano ryby planktonożerne, lecz w tym przypadku makrofity powracały znacznie wolniej. Długoletnie kompleksowe badania wskazały, że dla utrzymywania dobrej jakości wody w jeziorze Zwemlust krótkoterminowo można ponawiać zabiegi polegające na redukcji zagęszczenia ryb, ale w perspektywie długoterminowej konieczna jest redukcja dopływu pierwiastków biogennych intensywnie użyźniających ten zbiornik (Van de Bund i Van Donk 2002).

Podobnie jak w przypadku omawianych wyżej zabiegów biomanipulacyjnych, gdy do poprawy jakości wody w płytkich jeziorach dochodzi na skutek redukcji dopływu pierwiastków biogennych ze zlewni, ponowne pojawianie się makrofitów jest bardzo zróżnicowane w różnych zbiornikach (Lauridsen i in. 2003, Jeppesen i in. 2005). Intensywność tego procesu zależy zarówno od bogactwa banku nasion i innych form spoczynkowych w osadach dennych, jak też od składu gatunkowego roślin, które ewentualnie utrzymały się w zbiorniku po okresie dominacji fitoplanktonu. Rośliny te mogą się rozprzestrzeniać, a szczególnie łatwo zasiedlają nowe obszary te, które mogą występować w postaci pędów pływających i u których powszechne jest rozmnażanie wegetatywne przez fragmentację pędów. Wzrost młodych roślin jest warunkowany wieloma czynnikami. Może być ograniczany przez żerowanie ptaków, ryb i bezkręgowców, rozwijanie się dużych ilości glonów peryfitonowych i luźno związanych z podłożem, również przez czynniki fizyczne, na przykład intensywne falowanie (Jeppesen i in. 1999, Körner 2001, Roberts i in. 2003, Irfanullah i Moss 2004, Hilt i in. 2006, Elger i in. 2007). Niekiedy dla zapewnienia powrotu makrofitów do zbiornika wskazane jest zastosowanie dodatkowych zabiegów. Może to być wsiedlanie roślin z innych środowisk lub konstruowanie zagród chroniących młode rośliny przed żerowaniem ryb i/lub ptaków (Jeppesen i in. 1999, Hilt 2006).

4. Znaczenie litoralnych glonów nitkowatych

W litoralu jezior eutroficznych licznie występują glony nitkowane (najczęściej zielonice) i cyjanobakterie tworzące maty unoszące się w wodzie, leżące na dnie lub luźno związane z podłożem, oplatające makrofity. W tym zgrupowaniu organizmów, określanym jako *metaphyton* (Wetzel 2001), najczęściej występują przedstawiciele rodzajów *Cladophora*, *Hydrodictyon*, *Oedogonium*, *Rhizoclonium*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Vaucheria*, *Enteromorpha*. Rzadziej znajdujemy dane o nitkowatych cyjanobakteriach (w dawniejszej, a niekiedy i współczesnej literaturze zaliczanych do glonów),

które zazwyczaj dokładniej nie są identyfikowane. Duże skupienia glonów nitkowatych obserwowano zarówno w zbiornikach płytkich, jak też w strefie przybrzeżnej jezior głębokich (Pieczyńska 1971, Dykijova i Květ 1978, Hillebrand 1983, Ozimek 1990, Turner i in. 1995, Irfanullah i Moss 2005).

Litoralne glony nitkowane współwystępują z makrofitami zanurzonymi w różnych proporcjach ilościowych lub rozwijają się w miejscach, z których ustąpiły makrofity. Z obserwacji terenowych i doświadczeń laboratoryjnych wynika, że wśród procesów prowadzących do wypierania makrofitów przez glony nitkowane istotne znaczenie ma zacienianie, zwłaszcza gdy glony skupiają się przy powierzchni wody, zmiana chemizmu wody (w tym wyczerpywanie zasobów N, P i CO₂, wzrost pH), jak też oddziaływania allelopatyczne (Simpson i Eaton 1986, Ozimek i in. 1991, Ozimek 1992, Pokorný i Květ 2004). Na makrofity oddziałują też glony rozkładające się. Choć tempo ich rozkładu, w porównaniu z rozkładem makrofitów, jest znacznie większe (Pieczyńska 1986), to wielokrotne pojawianie się w ciągu roku często krótkotrwałych skupień różnych gatunków glonów sprawia, że w sezonie wegetacyjnym makrofity stale stykają się z glonami na różnym etapie rozkładu. Oddziaływanie rozkładających się glonów na makrofity może być zarówno negatywne, jak i pozytywne. Glony te stymulują wzrost makrofitów poprzez użyźnianie środowiska, gdyż w wodzie, w której następuje rozkład, wzrasta koncentracja fosforu i azotu. Z drugiej strony negatywne oddziaływanie martwych glonów, podobnie jak żywych, może się wiązać z zacienianiem i ewentualnie z uwalnianiem szkodliwych substancji (Pieczyńska i Tarmanowska 1996).

Biotyczne i środowiskotwórcze znaczenie makrofitów w litoralu jeziornym jest dobrze znane. Powstaje natomiast pytanie, czy skupienia glonów nitkowatych, liczne w zbiornikach o wysokiej trofii, z których ustępują makrofity, mogą, a jeżeli tak, to do jakiego stopnia, funkcjonalnie kompensować straty makrofitów. Z wciąż nielicznych jeszcze danych wynika, że litoralne glony nitkowane są wykorzystywane jako miejsca bytowania wielu grup bezkręgowców (Chilton i in. 1986, Kornijów i Gulati 1992, Hann i Turner 1999, Pieczyńska i in. 1999, Irfanullah i Moss 2005). Pieczyńska i in. (1999) stwierdzili, że w litoralu jezior Mikołajskie i Roś wszystkie grupy makrofauny bezkręgowej zasiedlające makrofity zanurzone występują również wśród glonów nitkowatych znajdujących się w bezpośrednim sąsiedztwie makrofitów. Wśród glonów notowano też licznych przedstawicieli zooplanktonu. Zagęszczenia Cladocera i Copepoda były znacznie, często kilkanaście razy większe wśród glonów niż w otaczającej wodzie litoralu. Przyczyny gromadzenia się bezkręgowców w skupieniach glonów nitkowatych nie są jasne. Przede wszystkim należy sprawdzić, czy glony nie stanowią pewnego rodzaju pułapki dla zwierząt dostających się do ich skupień przypadkowo wraz z ruchem wody. Z badań Rybaka (1996) wy-

nika, że zarówno przedstawiciele Cladocera jak i Copepoda swobodnie poruszają się w skupieniach glonów oraz swobodnie je zasiedlają i opuszczają. Notowano również aktywne poruszanie się wśród glonów nitkowatych różnych przedstawicieli wodnych owadów (Chojnicka mat. niepubl., Pieczyńska mat. niepubl.).

Pojawiły się w literaturze dane wskazujące na to, że glony nitkowane mogą, w podobny sposób jak makrofity, wpływać ograniczająco na fitoplankton, stabilizując stan czystej wody. Irfanullah i Moss (2005) podają przykład małego płytkiego zbiornika Little Budworth Pool w Anglii, w którym praktycznie nie występowały makrofity zanurzone, notowano niewielkie ilości fitoplanktonu, liczne natomiast były nitkowane zielenice (*Spirogyra*). Autorzy łączą ograniczenie rozwoju fitoplanktonu z obecnością glonów nitkowatych. Sugerują, że nie było ono skutkiem usuwania pierwiastków biogennych z wody przez te glony (gdyż w badanym zbiorniku w lecie ich dostępność była wystarczająca), ale było skutkiem żerowania na fitoplanktonie licznie występujących Cladocera, które mogły wykorzystywać skupienia glonów nitkowatych jako kryjówkę przed drapieżnikami.

Inaczej niż wymienieni wyżej autorzy, Rybak i Węgleńska (2003) sugerują na podstawie badań prowadzonych w jeziorze Zełwążek, że glony nitkowane nie są wykorzystywane jako kryjówka dla zooplanktonu. Nie stwierdzali bowiem dobowych wędrówek horyzontalnych Cladocera i Copepoda między skupieniami glonów nitkowatych (*Mougeotia* sp.) i otaczającą wodą, choć wykazali, że istnieją takie dobowe wędrówki pomiędzy makrofitami zanurzonymi (*Ceratophyllum demersum*) a sąsiadującą wodą litoralą. Równocześnie sugerują, że skorupiaki planktonowe gromadzące się w skupieniach glonów wykorzystują je jako miejsce żerowania, wśród glonów znajdowano bowiem bardzo duże zagęszczenie sestonu mogącego stanowić pokarm zooplanktonu.

Jest jeszcze zbyt mało danych, aby w pełni ocenić znaczenie litoralnych glonów nitkowatych w eutroficznych jeziorach. Wiele jednak wskazuje na to, że licznie pojawiające się skupienia tych glonów mogą w takich zbiornikach przekształcać środowisko abiotyczne i strukturę troficzną. Irfanullah i Moss (2005) na podstawie badań wspomnianego już zbiornika Little Budworth Pool i kilku danych z piśmiennictwa stwierdzają, że środowiska litoralne zdominowane przez makrofity zanurzone oraz takie, które są zdominowane przez glony nitkowane charakteryzują się podobną przezroczystością wody, zawartością pierwiastków biogennych, rozwojem fito- i zooplanktonu oraz zgrupowaniami epifitycznych bezkręgowców. Różnice dotyczą natomiast uwalniania pierwiastków z osadów dennych, występowania zespołów glonów i bezkręgowców dennych, ryb, jak też stwarzania warunków dla gromadzenia się ptaków. Pieczyńska i in. (1999) stwierdzili, że skupienia litoralnych glonów nitkowatych w eutroficznych jeziorach mogą częściowo kompensować

straty siedlisk dla zwierząt powodowane ustępowaniem makrofitów. W jeziorach takich wśród glonów występują liczne i różnorodne zgrupowania zwierząt litoralnych. W skali całego zbiornika różnią się one jednak od tych, które zasiedlają makrofity. Glony nitkowate tworzą bowiem specyficzne astatyczne środowiska. Ich skupienia przemieszczają się na skutek ruchu wody, często pojawiają się i zanikają. Zasiedlające je zgrupowania zwierząt są więc bardziej przestrzennie i czasowo zróżnicowane, ich troficzne i pozatroficzne relacje z innymi organizmami w zbiorniku kształtują się inaczej niż relacje fauny litoralnej zasiedlającej makrofity.

5. Uwagi końcowe

Wyraźne zmiany w występowaniu makrofitów w procesie eutrofizacji obserwowane są zarówno w jeziorach płytkich, jak i w głębokich. W tych ostatnich jednak ich znaczenie jest niewielkie, gdyż strefa litoralu ograniczona jest do wąskiego pasa przybrzeżnego, a o procesach zachodzących w całym jeziorze decydują przede wszystkim organizmy pelagiczne. W płytkich jeziorach, w których strefa litoralu obejmuje całą lub przeważającą część ich powierzchni, podstawowe znaczenie troficzne i środowiskotwórcze mają makrofity. W początkowych stadiach eutrofizacji jeziora odznaczają się wzrostem bogactwa gatunkowego i biomasy makrofitów, ale w stadium bardzo zaawansowanej trofii notujemy ich ustępowanie i równoczesny intensywny rozwój fitoplanktonu. Często licznie pojawiają się też litoralne glony nitkowate tworzące skupienia luźno związane z podłożem lub unoszące się w toni wodnej.

W badaniach eutrofizacji płytkich jezior szczególną uwagę zwracano na zmieniające się relacje pomiędzy makrofitami zanurzonymi a fitoplanktonem. Zgodnie z szeroko w ostatnich latach dyskutowaną koncepcją alternatywnych stanów stabilnych, płytkie jeziora o niskiej żyzności charakteryzuje stabilny stan czystej wody z dominacją makrofitów, natomiast zbiorniki bardzo żyzne – stan mętnej wody z dominacją fitoplanktonu. W szerokich zakresach pośrednich mogą występować, często przemiennie, obydwa te stany. Ostatnio uwaga badaczy koncentruje się na procesach, które umożliwiają utrzymywanie się stanu dominacji makrofitów. Ich obecność bowiem ogranicza rozwój fitoplanktonu, co powoduje zwiększenie przezroczystości i poprawę jakości wody. Podkreślano, że makrofity redukują zasoby pierwiastków biogenych w wodzie, allelopatycznie oddziałują na glony i są kryjówką przed drapieżcą dla zwierząt planktonowych odżywiających się fitoplanktonem. Z licznych już badań wynika, że znaczenie makrofitów, jak i sposób ich oddziaływania na fitoplankton, różnią się istotnie w poszczególnych zbiornikach, w zależności od struktury gatunkowej roślin, ich zagęszczenia i rozmieszczenia.

Poznanie przyczyn zmian statusu zbiornika – przejścia ze stanu dominacji fitoplanktonu do stanu dominacji makrofitów i *vice versa* – jest istotne nie tylko dla zrozumienia przebiegu procesu eutrofizacji, ale również dla opracowania strategii rekultywacji nadmiernie zeutrofizowanych jezior. W płytkich jeziorach zazwyczaj ograniczenie dopływu pierwiastków biogenych z terenów otaczających nie jest wystarczające dla poprawy jakości wody, gdyż ich zasoby w osadach dennych mogą przez długi okres znacząco zasilać toń wodną. Również istnienie czynników stabilizujących sprawia, że stan mętnej wody cechujący się masowym rozwojem fitoplanktonu może się utrzymywać długo, pomimo ustąpienia czynników eutrofizujących. Niezbędne stają się zabiegi prowadzące do odbudowy makrofitów, które ustąpiły ze zbiornika w procesie eutrofizacji. Rozmaitość stosowanych w płytkich jeziorach zabiegów rekultywacyjnych jest ogromna. Często skuteczna jest biomanipulacja, a także zabiegi nie stosowane w zbiornikach głębokich, takie jak wypompowywanie osadów dennych, czy też regulacje poziomów wody.

Przedstawione w tym artykule dane wskazują nie tylko na specyfikę płytkich jezior, ale też na ogromne ich zróżnicowanie wynikające zarówno z różności zgrupowań makrofitów, zwłaszcza zanurzonych, jak i ze zróżnicowania warunków środowiskowych, takich jak morfometria zbiornika, intensywność falowania czy struktura osadów dennych. W płytkich jeziorach jest też większa niż w głębokich różność czynników zewnętrznych kształtujących ich strukturę biotyczną. Większe jest znaczenie zmian klimatycznych (skutkujących wahaniami poziomów wody, temperatury, czy też długością okresów zlodzenia), większe są też skutki presji ptactwa wodnego. To sprawia, że obserwuje się szczególnie duże różnice w przebiegu procesu eutrofizacji w różnych zbiornikach i różne też muszą być sposoby rekultywacji nadmiernie zeutrofizowanych płytkich jezior.

6. Piśmiennictwo

- Beklioglu M., Altinayar G., Tan C.O. 2006 – Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey – Arch. Hydrobiol. 166: 535–556.
- Blindow I., Hargeby A., Andersson G. 1998 – Alternative stable states in shallow lakes: what causes a shift (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 353–359.
- Brönmark C., Weisner E.B. 1992 – Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism – Hydrobiologia, 243/244: 293–301.

- Canfield D.E.Jr., Shireman J.V., Colle D.E., Haller W.T., Watkins C.E.II, Maceina M.J. 1984 – Prediction of chlorophyll *a* concentrations in Florida lakes: Importance of aquatic macrophytes – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44: 497–501.
- Carpenter S.R. 2003 – Regime shifts in lake ecosystems: Pattern and variation – Excellence in Ecology 15, International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe.
- Carpenter S.R., Lodge D.M. 1986 – Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes – *Aquat. Bot.* 26: 341–370.
- Chilton E.W., Lowe R.L., Schurr K.M. 1986 – Invertebrate communities associated with *Bangia artropurpurea* and *Cladophora glomerata* in western Lake Erie – *J. Great Lakes Res.* 12: 149–153.
- Coops H., Beklioglu M., Crisman T.L. 2003 – The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems – workshop conclusions – *Hydrobiologia*, 506–509: 23–27.
- Cottenie K., Nuytten N., Michels E., De Meester L. 2001 – Zooplankton community structure and environmental conditions in a set of interconnected ponds – *Hydrobiologia*, 442: 339–350.
- Crowder L.B., McCollum E.W., Martin T.H. 1998 – Changing perspectives on food web interactions in lake littoral zones (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen) – *Ecological Studies* 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 240–249.
- Davidson T.A., Sayer C.D., Bennion H., David C., Rose N., Wade M.P. 2005 – A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake – *Freshwater Biol.* 50: 1671–1686.
- Dokulil M.T., Teubner K. 2003 – Eutrophication and restoration of shallow lakes – the concept of stable equilibria revisited – *Hydrobiologia*, 506–509: 29–35.
- Dykijova D., Květ J. 1978 – Pond littoral ecosystems. Structure and functioning – *Ecological Studies* 28, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Elger A., De Boer T., Hanley M.E. 2007 – Invertebrate herbivory during the regeneration phase: experiments with a freshwater angiosperm – *J. Ecol.* 95: 106–114.
- Faafeng B.A., Mjelde M. 1998 – Clear and turbid water in shallow Norwegian lakes related to submerged vegetation (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen) – *Ecological Studies* 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 361–368.
- Hann B.J., Turner M.A. 1999 – Exploitation by microcrustacea of a new littoral habitat in an acidified lake – *Hydrobiologia*, 416: 65–75.
- Hargeby A., Blindow I., Andersson G. 2007 – Long-term patterns of shifts between clear and turbid states in Lake Krankesjön and Lake Tåkern – *Ecosystems*, 10: 28–35.
- Hargeby A., Blindow I., Hansson L.-A. 2004 – Shifts between clear and turbid states in a shallow lake: multi-causal stress from climate, nutrients and biotic interactions – *Arch. Hydrobiol.* 161: 433–454.

- Hillebrand H. 1983 – Development and dynamics of floating clusters of filamentous algae (W: Periphyton of freshwater ecosystems. Red. R.G. Wetzel) – Developments in Hydrobiology 17, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, Lancaster, 32–39.
- Hilt S. 2006 – Recovery of *Potamogeton pectinatus* L. stands in a shallow eutrophic lake under extreme grazing pressure – Hydrobiologia, 570: 95–99.
- Hilt S., Gross E.M., Hupfer M. i in. 2006 – Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes – A guideline and state of the art in Germany – Limnologica, 36: 155–171.
- Hosper S.H., Meijer M.-L., Gulati R.D., Van Donk E. 2005 – Biomanipulation in shallow lakes: concepts, case studies and perspectives (W: The lakes handbook Vol. 2. Red. P.E. O'Sullivan, C.S. Reynolds) – Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, 462–482.
- Ibelings B.W., Portielje R., Lammens E.H.R.R., Noordhuis R., Van den Berg M.S., Joesse W., Meijer M.-L. 2007 – Resilience of alternative stable states during the recovery of shallow lakes from eutrophication: Lake Veluwe as a case study – Ecosystems, 10: 4–16.
- Irfanullah H.Md., Moss B. 2004 – Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake – Aquat. Bot. 80: 177–191.
- Irfanullah H.Md., Moss B. 2005 – A filamentous green algae-dominated temperate shallow lake: Variations on the theme of clear-water stable states? – Arch. Hydrobiol. 163: 25–47.
- Jeppesen E. 1998 – The ecology of shallow lakes. Trophic interactions in the pelagial – Doctor's dissertation (DSc) NERI Technical Report No 247, University of Copenhagen.
- Jeppesen E., Jensen J.P., Kristensen P., Søndergaard M., Mortensen E., Sortkjaer O., Olrik K. 1990 – Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions – Hydrobiologia, 200/201: 219–227.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Jensen J.P. i in. 2005 – Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies – Freshwater Biol. 50: 1747–1771.
- Jeppesen E., Søndergaard M., Kronvang B., Jensen J.P., Svendsen L.M., Lauridsen T.L. 1999 – Lake and catchment management in Denmark – Hydrobiologia, 395/396: 419–432.
- Jeppesen E., Søndergaard Ma., Søndergaard Mo., Christoffersen K. (red.) 1998 – The structuring role of submerged macrophytes in lakes – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg.
- Jones J.I., Sayer C.D. 2003 – Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? – Ecology, 84: 2155–2167.
- Kasprzak P., Benndorf J., Mehner T., Koschel R. 2002 – Biomanipulation of lake ecosystems: an introduction – Freshwater Biol. 47: 2277–2281.

- Körner S. 2001 – Development of submerged macrophytes in shallow Lake Müggelsee (Berlin, Germany) before and after its switch to the phytoplankton-dominated state – Arch. Hydrobiol. 152: 395–409.
- Kornijów R. 1994 – Znaczenie bezkręgowców jako konsumentów makrofitów słodkowodnych – Wiad. Ekol. 40: 181–195.
- Kornijów R., Gulati R.D. 1992 – Macrofauna and its ecology in Lake Zwemlust, after biomanipulation. II. Fauna inhabiting hydrophytes – Arch. Hydrobiol. 123: 349–359.
- Kornijów R., Pęczuła W., Lorens B., Ligęza S., Rechulicz J., Kowalczyk-Pecka D. 2002 – Shallow Polesie lakes from the view point of the alternative stable states theory – Acta Agrophysica, 68: 61–72.
- Kowalczewski A., Ozimek T. 1993 – Further long-term changes in the submerged macrophyte vegetation of the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) – Aquat. Bot. 46: 341–345.
- Krzywosz T. 1997 – Wpływ amura białego (*Ctenopharyngodon idella* Valenciennes 1844) na środowisko wybranych jezior – Arch. Ryb. Pol. 5: 5–38.
- Kufel L., Królikowska J., Kufel I. 1996 – Structure of submerged littoral vegetation in relation to pelagic trophic state indices – Ekol. Pol. 44: 299–310.
- Lachavanne J.B. 1985 – The influence of accelerated eutrophication on the macrophytes of Swiss lakes: Abundance and distribution – Verh. Int. Verein. Limnol. 22: 2950–2955.
- Lacoul P., Freedman B. 2006 – Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems – Environ. Rev. 14: 89–136.
- Lauridsen T.L., Jensen J.P., Jeppesen E., Søndergaard M. 2003 – Response of submerged macrophytes in Danish lakes to nutrient loading reductions and biomanipulation – Hydrobiologia, 506–509: 641–649.
- Lodge D.M., Cronin G., Van Donk E., Froelich A.J. 1998 – Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red. E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 149–174.
- McCollum E.W., Crowder L.B., McCollum S.A. 1998 – Complex interactions of fish, snails, and littoral zone periphyton – Ecology, 79: 1980–1994.
- McGowan S., Leavitt P.R., Hall R.J. 2005a – A whole-lake experiment to determine the effect of winter droughts on shallow lakes – Ecosystems, 8: 694–708.
- McGowan S., Leavitt P.R., Hall R.J., Anderson N.J., Jeppesen E., Odgaard B. 2005b – Controls of algal abundance and community composition during ecosystem state change – Ecology, 86: 2200–2211.
- Mitchell S.F. 1989 – Primary production in a shallow eutrophic lake dominated alternately by phytoplankton and by submerged macrophytes – Aquat. Bot. 33: 101–110.

- Mjelde M., Faafeng B.A. 1997 – *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude – *Freshwater Biol.* 37: 355–365.
- Moss B. 1990 – Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components – *Hydrobiologia*, 200/201: 367–377.
- Moss B. 2001 – Ecology of fresh waters. Man and medium, past to future – Blackwell Science, Oxford, London, Edinburgh.
- O’Sullivan P.E., Reynolds C.S. (red.) 2005 – The lakes handbook. Vol. 2 – Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton.
- Ozimek T. 1990 – Aspects of the ecology of a filamentous alga in a eutrophicated lakes – *Hydrobiologia*, 191: 23–27.
- Ozimek T. 1992 – Makrofity zanurzone i ich relacje z glonami w jeziorach o wysokiej trofii – *Wiad. Ekol.* 38: 13–34.
- Ozimek T. 2006 – The possibility of submerged macrophyte recovery from a propagule bank in the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) – *Hydrobiologia*, 570: 127–131.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984 – Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) – *Aquat. Bot.* 19: 1–11.
- Ozimek T., Pieczyńska E., Hankiewicz A. 1991 – Effects of filamentous algae on submerged macrophyte growth: a laboratory experiment – *Aquat. Bot.* 41: 309–315.
- Peckham S.D., Chipman J.W., Lillesand T.M., Dodson S.I. 2006 – Alternate stable states and the shape of the lake trophic distribution – *Hydrobiologia*, 571: 401–407.
- Phillips G.L., Eminson D., Moss B. 1978 – A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters – *Aquat. Bot.* 4: 103–126.
- Pieczyńska E. 1971 – Mass appearance of algae in the littoral of several Mazurian lakes – *Mitt. Int. Verein. Limnol.* 19: 59–69.
- Pieczyńska E. 1986 – Sources and fate of detritus in the shore zone of lakes – *Aquat. Bot.* 25: 153–156.
- Pieczyńska E. 2002 – Oddziaływania roślinożernych bezkręgowców na makrofity zanurzone – *Wiad. Ekol.* 48: 71–98.
- Pieczyńska E., Kołodziejczyk A., Rybak J.I. 1999 – The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities – *Hydrobiologia*, 391: 9–21.
- Pieczyńska E., Tarmanowska A. 1996 – Effect of decomposing filamentous algae on the growth of *Elodea canadensis* Michx (a laboratory experiment) – *Aquat. Bot.* 54: 313–319.
- Pokorný J., Květ J. 2004 – Aquatic plants and lake ecosystems (W: The lakes handbook. Vol. 1. Red. P.E. O’Sullivan, C.S. Reynolds) – Blackwell Publishing, Malden, Oxford, Carlton, 309–340.
- Rip W.J., Ouboter M., Van Nes E.H., Beltman B. 2005 – Oscillation of a shallow lake ecosystem upon reduction in external phosphorus load – *Arch. Hydrobiol.* 164: 387–409.

- Roberts E., Kroker J., Körner S., Nicklisch A. 2003 – The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes – *Hydrobiologia*, 506–509: 525–530.
- Rodriguez C.F., Becares E., Fernandez-Alaez M. 2003 – Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) – *Hydrobiologia*, 506–509: 421–426.
- Rybak J.I. 1996 – The swimming behavior of planktonic crustaceans colonizing algal mat – *Hydrobiologia*, 337: 183–186.
- Rybak J.I., Węgleńska T. 2003 – Temporal and spatial changes in the horizontal distribution of planktonic Crustacea between vegetated littoral zone and the zone of open water – *Pol. J. Ecol.* 51: 205–218.
- Sand-Jensen K., Borum J. 1991 – Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries – *Aquat. Bot.* 41: 137–175.
- Sand-Jensen K., Riis T., Vestergaard O., Larsen S.E. 2000 – Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years – *J. Ecol.* 88: 1030–1040.
- Scheffer M. 1990 – Multiplicity of stable states in freshwater systems – *Hydrobiologia*, 200/201: 475–486.
- Scheffer M. 1998 – *Ecology of shallow lakes* – Chapman & Hall, London, Weinheim, New York.
- Scheffer M., Carpenter S.R. 2003 – Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation – *Trends Ecol. Evol.* 18: 648–656.
- Scheffer M., Carpenter S., Foley J.A., Folke C., Walker B. 2001 – Catastrophic shifts in ecosystems – *Nature*, 413: 591–596.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.-L., Moss B., Jeppesen E. 1993 – Alternative equilibria in shallow lakes – *Trends Ecol. Evol.* 8: 275–279.
- Scheffer M., Van den Berg M., Breukelaar A., Breukers C., Coops H., Doef R., Meijer M.-L. 1994 – Vegetated areas with clear water in turbid shallow lakes – *Aquat. Bot.* 49: 193–196.
- Schröder A., Persson L., De Roos A.M. 2005 – Direct experimental evidence for alternative stable states: a review – *Oikos*, 110: 3–19.
- Simpson P.S., Eaton J.W. 1986 – Comparative studies of the photosynthesis of the submerged macrophyte *Elodea canadensis* and filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Spirogyra* sp. – *Aquat. Bot.* 24: 1–12.
- Solińska-Górnicka B., Symonides E. 2001 – Long-term changes in the flora and vegetation of Lake Mikołajskie (Poland) as a result of its eutrophication – *Acta Soc. Bot. Pol.* 70: 323–334.
- Søndergaard M., Moss B. 1998 – Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes (W: The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Red.

- E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard, K. Christoffersen) – Ecological Studies 131, Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 115–132.
- Timms R.M., Moss B. 1984 – Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem – *Limnol. Oceanogr.* 29: 472–486.
- Turner M.A., Howell E.T., Robinson G.G.C., Brewster J.F., Sigurdson L.J., Findlay D.L. 1995 – Growth characteristics of bloom-forming filamentous green algae in the littoral zone of an experimentally acidified lake – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2251–2263.
- Van de Bund W.J., Van Donk E. 2002 – Short-term and long-term effects of zooplanktivorous fish removal in a shallow lake: a synthesis of 15 years of data from Lake Zwemlust – *Freshwater Biol.* 47: 2380–2387.
- Van Donk E., Van de Bund W.J. 2002 – Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms – *Aquat. Bot.* 72: 261–274.
- Van Geest G.J., Walters H., Roozen F.C.J.H., Coops H., Roijackers R.M.M., Buijse A.D., Scheffer M. 2005 – Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes – *Hydrobiologia*, 539: 239–248.
- Van Nes E.H., Scheffer M. 2005 – Implications of spatial heterogeneity for catastrophic regime shifts in ecosystems – *Ecology*, 86: 1797–1807.
- Wetzel R.G. 1983 – Attached algal-substrata interactions: fact or myth, and when and how? (W: Periphyton of freshwater ecosystems. Red. R.G. Wetzel) – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, Lancaster, 207–215.
- Wetzel R.G. 2001 – *Limnology. Lake and river ecosystems* – Academic Press, San Diego, San Francisco, New York.
- Wetzel R.G., Hough R.A. 1973 – Productivity and role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 20: 9–19.

7. Summary

Macrophytes typically form an important biotic component of shallow lakes. They considerably influence physico-chemical environment, trophic structure and nutrient cycling. Increasing lake trophy is manifested by significant changes in macrophyte cover, biomass and species composition with a very abundant vegetation and high species richness at meso-eutrophic stage of eutrophication. During the further eutrophication of lakes there is usually a decline of macrophytes accompanied by an increase of biomass of phytoplankton and loosely aggregated metaphytonic filamentous algae.

Much of recent discussion on eutrophication of shallow lakes is directed at the relationship between submerged macrophytes and phytoplankton. In the light of

the concept of alternative stable states, at low nutrient concentrations only the clear water state dominated by macrophytes will be stable, and at high nutrient concentrations – only the turbid state with phytoplankton domination. At a wide range of intermediate values of nutrient level the clear and turbid states may exist as alternatives (Fig. 1). Both states can be maintained by a number of buffering mechanisms which tend to preserve them against changing from one to another. In the clear water state macrophytes reduce phytoplankton biomass through shading, reduction of nutrient availability and releasing of suppressant substances. Slowing down of water movement in dense macrophyte beds results in increased sedimentation rate. Macrophytes also provide a refuge for pelagic zooplankton against planktivorous fish resulting in an increased zooplankton grazing on phytoplankton. In the turbid state, on the contrary, the growth of macrophytes is prevented primarily by a low light intensity resulting from a high phytoplankton biomass and resuspension of sediments unprotected by rooted plants. Shallow lakes may shift between the state of dominance by submerged macrophytes and the dominance of phytoplankton. Data from a number of lakes show that the switch may be triggered by changes in nutrient loading above the critical level, disturbances from extreme meteorological conditions or various management practices. In many cases it is not quite clear what causes the changes and the multiple effect from both abiotic and biotic control factors are suggested.

As submerged macrophytes are able to stabilize the clear water state, their re-establishment is essential for an effective restoration of eutrophic turbid shallow lakes. The recolonization rate of plants differs greatly among lakes. It can be hampered or delayed due to limited bank of propagules, sediment resuspension, heavy growth of filamentous algae or herbivore grazing. Thus, in order to accelerate macrophyte recovery, additional measures may be needed. They may involve planting new plants or protection of germinating ones against unfavorable demands.

(wpłynął: 3 października 2007 r.)