

Ewa Pieczyńska

Zakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego
ul. Nowy Świat 67
00-046 Warszawa

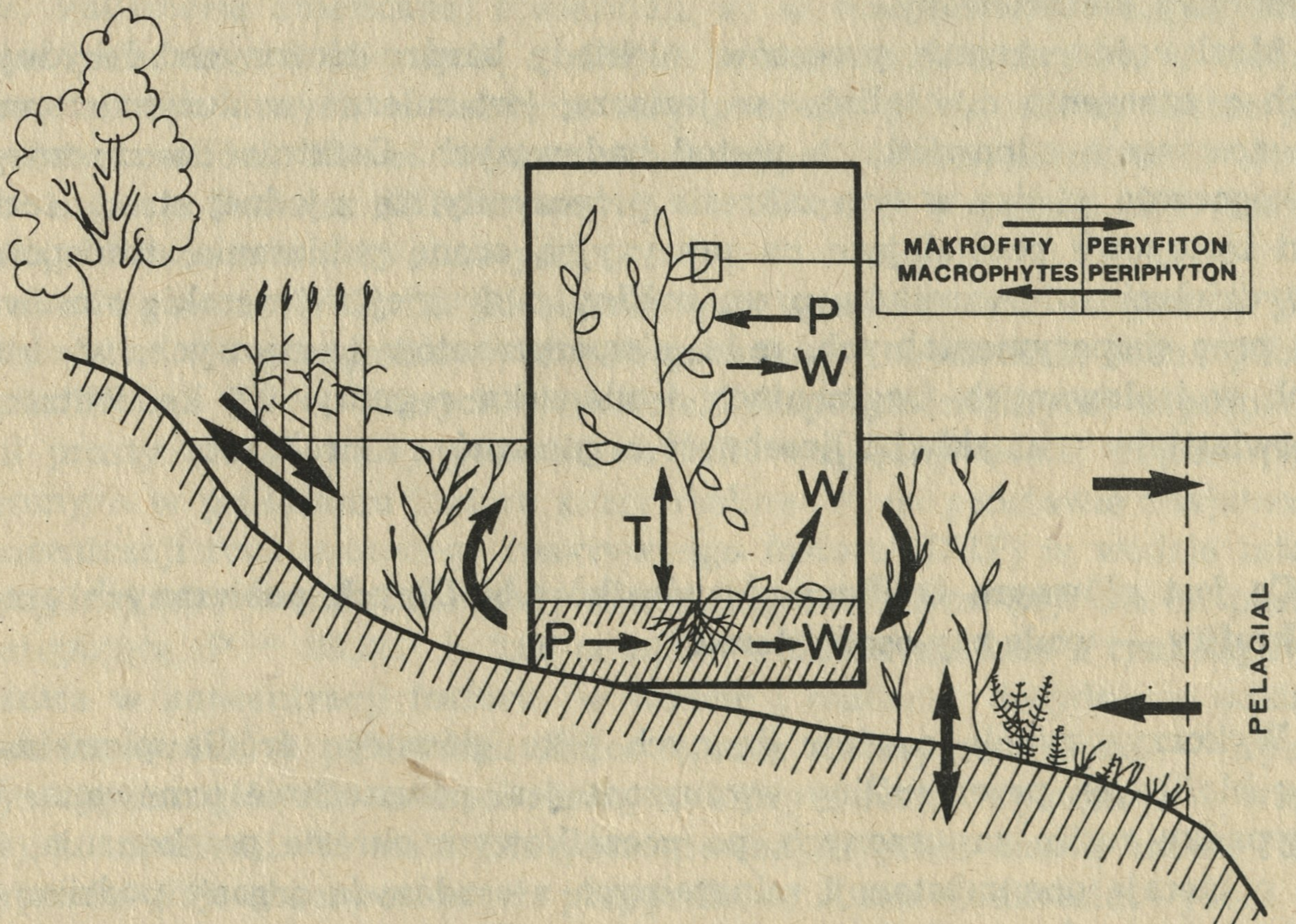
Rola makrofitów w kształtowaniu trofii jezior*

Effect of macrophytes
on lake trophy

1. Wstęp

Znaczenie makrofitów w procesie eutrofizacji jezior dyskutowane jest od dawna, lecz opinie na ten temat nadal są często rozbieżne. Wskazywano bądź na zmniejszanie koncentracji pierwiastków biofilnych w toni wodnej poprzez ich akumulację w tkankach makrofitów, bądź też na uruchamianie przez rośliny puli pierwiastków zgromadzonych w osadach dennych, prowadzące do przyspieszenia procesu eutrofizacji. Badania dotyczą głównie fosforu i azotu.

Rola makrofitów w kształtowaniu trofii jezior jest bardzo złożona, regulowana wieloma zależnościami i procesami, których przebieg w różnych środowiskach może być odmienny. Do najważniejszych należą: po-



Rys. 1. Ważniejsze procesy decydujące o roli makrofitów w krążeniu pierwiastków biofilnych w jeziorach

P — pobieranie, W — wydzielanie, T — transport

Main processes that control the role of macrophytes in nutrient cycling in lakes
P — uptake, W — release, T — translocation

* Opracowano w ramach CPBP 04.10.08.03.

bieranie pierwiastków biofilnych przez części podziemne i(lub) nadziemne roślin, transport pierwiastków w roślinie, wydzielanie substancji mineralnych i organicznych — przyżyciowo lub w trakcie rozkładu roślin, wreszcie bezpośrednio przemieszczanie się pierwiastków w obrębie kompleksu makrofity-peryfiton (rys. 1). Ważne są również niektóre oddziaływania pośrednie, np. kształtowanie przez makrofity warunków świetlnych, regulacja zmian koncentracji tlenu, pH, gospodarki wapniowej i wpływ na występowanie innych organizmów, roślinnych i zwierzęcych, ważnych z punktu widzenia różnych symptomów eutrofizacji.

Faktyczna rola makrofitów w zbiorniku zależy nie tylko od powierzchni jeziora zajętej przez litoral — od biomasy roślin, co jest oczywiste, lecz również od ich składu gatunkowego, bowiem znaczenie różnych gatunków w przebiegu wymienionych wyżej procesów jest odmienne pod względem jakościowym, dynamiki ilościowej i sezonowości.

Gdy analizujemy makrofity z punktu widzenia możliwości sterowania eutrofizacją jezior, poznanie ich aktualnego znaczenia nie jest wystarczające. Istotna jest prognoza dynamiki roślinności w zbiorniku, jak też określenie możliwości przekształceń składu i zasięgu występowania makrofitów w kierunku pożądanym dla celów praktycznych związanych z poprawą jakości wody.

Możliwość poznania procesów, niekiedy bardzo złożonych, decydujących o znaczeniu makrofitów w jeziorze, jest zależna w dużym stopniu od stosowania odpowiednich metod badawczych. Ostatnio do znacznego wzbogacenia wiedzy w tym zakresie przyczyniły się z jednej strony techniki izotopowe pozwalające na precyzyjną ocenę pobierania, transportu i wydzielania pierwiastków przez rośliny, z drugiej — szerokie stosowanie prac eksperymentalnych, m.in. eksperymentów terenowych, w których w izolowanych fragmentach środowiska reguluje się koncentrację pierwiastków oraz skład i liczebność organizmów litoralnych.

2. Co jest głównym źródłem pierwiastków biofilnych pobieranych przez makrofity — woda czy osady dennie?

Wykorzystywanie osadów dennych jako głównego źródła pierwiastków biofilnych przez rośliny wynurzone jest powszechnie uznawane. W przypadku roślin zanurzonych, po początkowym okresie przekonania, że nie pobierają one substancji mineralnych z osadów (a organy podziemne służą jedynie do przytwierdzenia się do podłoża), przedstawiono szereg wyników dokumentujących taką możliwość. Wraz z rozwojem badań pojawiły się równocześnie w piśmiennictwie kontrowersyjne opinie co do znaczenia części podziemnych i nadziemnych w mineralnym odżywianiu się roślin (przegląd piśmiennictwa Sculthorpe 1967, Hutchinson 1975, Boström i in. 1982, Wetzel 1983).

Denny (1972) sugeruje, że istnieje zależność między cechami morfologicznymi i anatomicznymi roślin a udziałem korzeni i części nadziemnych w pobieraniu pierwiastków biofilnych. Autor następująco szereguje kilka gatunków badanych w eksperymencie terenowym (oraz dodatkowo trzcinę) pod względem wzrastającego znaczenia części nadziemnych w pobieraniu soli mineralnych: *Phragmites australis*, *Potamogeton thunbergii*, *Vallisneria aethiopica*, *P. hybrid*, *P. schweinfurthii*, *Ceratophyllum demersum*. Jako najważniejsze cechy różniące badane rośliny wymienia złożoność budowy i zróżnicowanie systemów przewodzących, stopień zanurzenia, proporcje biomasy korzeni i części nadziemnych.

Carignan i Kalf (1980) oraz Carignan (1982) badając pobieranie fosforu przez rośliny zanurzone sugerują natomiast, że cechy wymienione przez Denny'ego (1972) nie odgrywają istotnej roli, bowiem w warunkach zbliżonej dostępności fosforu różne gatunki mogą zachowywać się podobnie. Carignan i Kalf (1980) stosując eksperymenty *in situ*, w których osady były znakowane ^{32}P (badano trzy zbiorniki okolic Quebec i dziewięć gatunków roślin zanurzonych: *Callitriche hermaphroditica*, *Elodea canadensis*, *Heteranthera dubia*, *Myriophyllum alterniflorum*, *M. spicatum*, *Najas flexilis*, *Potamogeton foliosus*, *P. zosteriformis*, *Vallisneria americana*) stwierdzili, że w środowiskach oligotroficznym i średnio eutroficznym, o małych koncentracjach fosforu w wodzie a stosunkowo dużych w osadach, cały pobrany przez rośliny fosfor pochodzi z osadów. Nawet w warunkach hypertroficznym (średnia letnia koncentracja fosforu, SRP, w wodzie — $167 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) średnio 72% fosforu jest pobierane z osadów dennym.

Carignan (1982) na podstawie tych wyników oraz danych z piśmiennictwa (19 przypadków różnych gatunków i środowisk, ocena pobierania ^{32}P lub ^{33}P w różnych warunkach eksperymentalnym) zaproponował prosty model, który pozwala określić względny udział części podziemnych w pobieraniu fosforu przez roślinę (P) na podstawie znajomości koncentracji rozpuszczonego reaktywnego fosforu (DRP) w wodzie interstycjalnej (s) i w warstwie wody nad osadami dennymi (w). Ma on postać następującą: $P = 99,8/1 + 2,66 (s/w)^{-0,83}$. Zatem zgodnie z tym zapisem różnica w koncentracji fosforu w wodzie i osadach decyduje o udziale tych środowisk w pobieraniu fosforu przez rośliny zanurzone — wykorzystują one głównie to środowisko, w którym fosfor występuje w większej koncentracji. W materiale prezentowanym przez autora model ten wyjaśniał 97% obserwowanych przypadków. Autor podkreśla wysoce istotną zależność między różnicą koncentracji fosforu w wodzie i w osadach a miejscem jego pobierania przez rośliny.

Biorąc pod uwagę, iż analizowany materiał objął 12 gatunków i 19 środowisk można by uznać go za reprezentatywny i w konsekwencji przyjąć, że ponieważ w większości jezior strefy umiarkowanej w okresie letnim obserwujemy w wodzie bardzo niskie koncentracje fosforu, to ma-

makrofitów pobierają ten pierwiastek głównie z osadów dennych, mogą więc przyczyniać się do zwiększania puli fosforu w wodzie. Jest tak zapewne w wielu przypadkach, natomiast generalizacja takiego poglądu nie wydaje się właściwa. Warto to podkreślić, gdyż ostatnio w piśmiennictwie pojawiają się stwierdzenia przypisujące makrofitom dość jednoznacznie, choć w sposób mało precyzyjny, niekorzystną z punktu widzenia eutrofizacji rolę w uruchamianiu puli pierwiastków zakumulowanych w osadach dennych.

Przede wszystkim analizowane przez Carignana (1982) materiały uwzględniają jedynie część roślin zanurzonych, a spośród nich np. *Elodea canadensis* (dla której oceniono, że 99% fosforu pobiera z osadów) może występować w jeziorach również w postaci pędów nie związanych z podłożem, wtedy oczywiście pobiera fosfor wyłącznie z wody. Wiadomo też, że w wielu zbiornikach istotną część biomasy makrofitów stanowią rośliny pleustonowe nie związane z osadami dennymi.

Rozpatrując zakres stosowalności proponowanego modelu, Carignan wskazuje na jego zalety (m.in. prostotę), lecz zwraca równocześnie uwagę na czasowe i przestrzenne (pionowe) zróżnicowanie koncentracji fosforu w osadach dennych (dokumentowane bogatym materiałem w późniejszej publikacji — Carignan 1985). W związku z tym stosowanie proponowanego modelu jest uzależnione od poznania głębokości penetracji osadów przez części podziemne roślin (co nie jest proste do określenia), a w celu precyzyjnej oceny tej głębokości niezbędne są pomiary wielokrotne.

W ocenie roli wody i osadów dennych w mineralnym odżywianiu się roślin istotne znaczenie może mieć udział w biomacie rośliny części nadziemnych i podziemnych; wskazywał już na to Denny (1972). Nichols i Keeney (1976) badając pobieranie azotu przez *Myriophyllum spicatum* wykazali, że podobna ilość N jest pobierana przez korzenie i pędy w przeliczeniu na 1 g ich masy, a różnice w ogólnej ilości azotu pobieranego z wody i osadów są zależne od różnic biomasy części nadziemnych i podziemnych. Jest to bardzo istotne, choć jednostkowe spostrzeżenie, gdyż różnice w udziale części nadziemnych i podziemnych w łącznej biomacie roślin są dla różnych gatunków wielokrotne (Wetzel 1983). Zmiany tych proporcji zachodzą również sezonowo, zwłaszcza u roślin o krótkim okresie wegetacji części nadziemnych, stąd też dynamika pobierania pierwiastków biofilnych z wody i osadów może w sposób istotny różnić się w cyklu rocznym.

Należy więc sądzić, że faktyczną rolę osadów i wody w pobieraniu pierwiastków biofilnych przez rośliny można określić jedynie uwzględniając zarówno dane wynikające z modelu Carignana (1982), jak i morfologiczne i anatomiczne właściwości roślin umożliwiające im wykorzystywanie różnych środowisk jako źródła soli mineralnych. Znaczna różnorodność litoralu pod względem składu gatunkowego makrofitów, jak

też struktury i żyzności osadów dennych pozwala spodziewać się dużej zmienności w wykorzystywaniu wody i osadów dennych w mierzalnym odżywianiu się roślin.

3. Losy pierwiastków pobranych przez makrofity

Określenie stopnia wykorzystania wody i osadów w mineralnym odżywianiu się makrofitów nie jest wystarczające do oceny ich znaczenia w krążeniu pierwiastków w zbiorniku — istotne znaczenie mają dalsze losy pobranych substancji. I tak pobieranie soli mineralnych przez części podziemne będzie ważne dla wewnętrznego zasilania zbiornika tylko wtedy, gdy pobrane z osadów pierwiastki będą intensywnie wydzielane do środowiska przez nadziemne części roślin.

Wiadomo z dość licznych prac eksperymentalnych, że pobrane pierwiastki biofilne są intensywnie przemieszczane w roślinie. Wykazano to dla makrofitów istotnie różniących się budową, fenologią i miejscem występowania, np. *Chara* (Littlefield i Forsberg 1965), *Myriophyllum* (Nichols i Keeney 1976), *Typha* i *Scirpus* (Boyd 1970a) i innych. Notowano przemieszczanie się pierwiastków do korzeni, liści i części generatywnych oraz wskazywano na znaczną sezonową zmienność tego procesu.

O ile wydzielanie pierwiastków przez rozkładające się makrofity jest znane i opisywane dla wielu gatunków od dawna, o tyle ilościowe oceny wydzielania przez rosnące rośliny są nieliczne, a dane różnych autorów są często sprzeczne. Na znaczne przyżyciowe wydzielanie fosforu wskazują McRoy i Barsdate (1970) dla *Zostera*, Twilley i in. (1977) dla *Nuphar* oraz DeMarte i Hartman (1974) dla *Myriophyllum*. Inni autorzy podkreślają natomiast, że proces ten nie zachodzi intensywnie. Prentki i in. (1979) na podstawie badań przeprowadzonych przez kilku autorów oceniają, że wydzielanie fosforu i azotu przez żywe, „zdrowe” pędy *Myriophyllum spicatum* w jeziorze Wingra jest bardzo nieznaczne. Również Nichols i Keeney (1976) wykazali w eksperymencie z *Myriophyllum spicatum* że jedynie ok. 1% azotu pobranego przez korzenie jest następnie wydzielane do wody przez liście. Skala tego zjawiska jest więc trudna do oceny przy obecnym stanie wiedzy, zwłaszcza jeżeli weźmiemy pod uwagę różne inne mało poznane procesy, jak na przykład możliwość wypłukiwania niektórych pierwiastków z wynurzonych części makrofitów przez deszcze (Boyd 1970a).

Wetzel (1969), Allen (1971), Wetzel i Allen (1972) badając przyżyciowe wydzielanie przez makrofity rozpuszczonej materii organicznej (które oceniali jako znaczne) wskazują, że może być ona wykorzystana bezpośrednio przez epifityczne bakterie i glony, zanim dostanie się do otaczającej wody. Zjawisko takiego bezpośredniego przekazywania sub-

stancji byłoby specyficzne dla sytuacji litoralnych i, jak podkreśla Wetzel (1983), nie mogłoby zachodzić w bardziej „rozcieńczonym” środowisku pelagialu. Wymiana pierwiastków między makrofitami i peryfitonem była badana też przez innych autorów (Harlin 1973, Penhale i Thayer 1980, Riber i in. 1983 i inni), lecz nie zawsze stwierdzano, aby takie zjawisko zachodziło na dużą skalę. Carignan i Kalf (1982) badając *Myriophyllum spicatum* stwierdzili, że jedynie 3,4—9,0% fosforu pobieranego przez organizmy peryfitonowe pochodzi bezpośrednio z makrofitów.

Intensywność przyzyciowego wydzielania przez makrofity i znaczenie tego procesu dla krążenia pierwiastków w jeziorze pozostają więc nadal niezbyt jasne i wymagają dalszych badań. Znacznie lepiej poznane jest uwalnianie pierwiastków z rozkładających się makrofitów. W licznych pracach podaje się tempo tego procesu oraz zmiany składu chemicznego rozkładających się roślin wynikające z nierównomiernego uwalniania poszczególnych pierwiastków (Solski 1962, Boyd 1970b, Hunter 1976, Úlehlová 1976, Godshalk i Wetzel 1978, Bastardo 1979, Howard-Williams i Davis 1979, Polunin 1984 i inni).

Proces rozkładu powoduje nie tylko zwiększenie puli poszczególnych pierwiastków w środowisku, ale może w sposób istotny zmienić stosunek ilościowy między nimi, w tym szczególnie istotny w przebiegu procesu eutrofizacji stosunek N:P. Na przykład Kistritz (1978) badając w eksperymencie terenowym rozkład *Myriophyllum spicatum* wykazał, że na każdą jednostkę mineralizowanego azotu przypada 6—10 jednostek mineralizowanego fosforu.

Zasilanie puli pierwiastków przez rozkładające się makrofity charakteryzuje znaczna zmienność sezonowa. W jeziorach, w których dominują gatunki roślin o całorocznych zielonych częściach nadziemnych (*Chara*, *Fontinalis*, *Elodea*), dopływ pierwiastków z rozkładających się makrofitów jest tylko nieznacznie skoncentrowany w czasie. Inaczej jest w zbiornikach, w których dominują rośliny o zielonych pędach nadziemnych występujących jedynie w sezonie wegetacyjnym. W takim przypadku w okresie jesiennym następuje intensywne obumieranie roślin i uwalnianie pierwiastków do wody.

4. Makrofity w eutrofizujących się jeziorach, zależności wzajemne z fitoplanktonem

Powszechnie znanym symptomem eutrofizacji jezior jest wzrost biomasy fitoplanktonu. Równocześnie w wielu zbiornikach o zaawansowanej trofii obserwuje się zmniejszanie biomasy i zasięgu występowania roślinności, zwłaszcza zanurzonej (Eloranta 1970, Unni 1977,

Schiemer 1979, Lachavanne 1982, 1985, R. Schröder i H. Schröder 1982, Ozimek i Kowalczewski 1984 i inni).

Przyczyny ustępowania makrofitów w eutrofizujących się jeziorach były dyskutowane niejednokrotnie i w literaturze pojawiło się kilka sugestii co do mechanizmów tych zmian. Według Wetzela i Hougha (1973) wraz ze zwiększaniem żyzności zbiornika początkowo obserwuje się wzrost produkcji wszystkich grup producentów do momentu, w którym dochodzi do ograniczenia warunków świetlnych, spowodowanego zwykle intensywnym rozwojem fitoplanktonu. Wtedy zaczyna się ustępowanie roślinności zanurzonej. Roślinność wynurzona niezależnie od ilości światła w wodzie rozwija się nadal intensywnie. Glony peryfitonowe i luźno związane z podłożem, po krótkotrwałym ograniczeniu produkcji spowodowanym zmniejszeniem biomasy makrofitów zanurzonych, rozwijają się intensywnie w powiązaniu z roślinami wynurzonymi.

Autorzy sugerują więc, że wraz ze wzrostem żyzności następuje dalszy rozwój roślinności wynurzonej. Są wprowadzane opisywane przypadki utrzymywania się bardzo dużej biomasy roślinności wynurzonej w eutrofizujących się jeziorach (np. *Phragmites australis* w jeziorze Neusiedler — Löffler 1979, Guanatilaka 1985), lecz jest już wiele doniesień o tym, że trzcina ustępuje w silnie zeutrofizowanych jeziorach (Best i in. 1984, Schröder 1987, Pieczyńska i in. w druku).

Zgodnie z hipotezą Wetzela i Hougha (1973) bardzo często obserwowane zmniejszenie się biomasy roślin zanurzonych w eutrofizujących się zbiornikach byłoby powodowane ograniczeniem warunków świetlnych przez fitoplankton. Wielu autorów podziela tę opinię. Natomiast Eminson i Phillips (1978) oraz Phillips i in. (1978) sugerują, na podstawie eksperymentów i badań terenowych, że przyczyny ustępowania makrofitów mogą być bardziej skomplikowane. Stwierdzają, że w płytkich i bardzo żyznych jeziorach redukcja ilościowa roślin zanurzonych jest często spowodowana zacienianiem przez peryfiton i skupiska litoralnych glonów nitkowatych towarzyszących makrofitom. Powodują one zmniejszanie biomasy makrofitów, a tym samym ograniczenie czynników kontrolujących fitoplankton, wynikających z obecności makrofitów. Zwiększająca się biomasa fitoplanktonu jest z kolei przyczyną dalszych ograniczeń rozwoju makrofitów (w wyniku pogarszających się warunków świetlnych). W zbiornikach takich utrzymuje się wysoka biomasa fitoplanktonu, która jest przede wszystkim skutkiem, a nie przyczyną zmian w występowaniu makrofitów.

Ograniczenie rozwoju makrofitów przez glony nitkowate obserwowano również w przypadku roślin wynurzonych (Klötzli i Züst 1973, Królikowska nie publ., Pieczyńska nie publ.). Mechanizmy tych oddziaływań mogą być różne. Na przykład Schröder (1987) wykazał eksperymentalnie, że wyciąg z rozkładającej się *Cladophora* dodany do osadów

dennych hamuje wzrost trzciny. Autor sugeruje, że oddziaływanie obumierających glonów nitkowatych może być jedną z przyczyn ustępowania trzciny w Jez. Bodeńskim.

Wydaje się, że w głębokich jeziorach ustępowanie makrofitów może być powodowane równoczesnym oddziaływaniem różnych czynników. Masowy rozwój fitoplanktonu może być przyczyną ograniczania zasięgu głębokości występowania makrofitów, zaś w miejscach płytkich główną przyczyną ich ustępowania może być masowy rozwój nitkowatych glonów litoralnych.

Poza wymienionymi wyżej wskazuje się też na inne czynniki, które mogą ograniczać występowanie makrofitów w jeziorach o wysokiej żyzności. Są to np. znaczne koncentracje materii organicznej w osadach dennych (Barko i Smart 1983) i fosforu w wodzie (szczególnie w stosunku do *Characeae* — Forsberg 1964).

Zależności wzajemne makrofity—fitoplankton—inne grupy glonów, choć są najprawdopodobniej bardzo istotne, były obiektem nielicznych tylko badań eksperymentalnych. Eminson i Phillips (1978) w doświadczeniu laboratoryjnym śledzili zmiany biomasy fitoplanktonu, peryfitonu i makrofitów (*Najas marina*) po wzbogaceniu środowiska w azot i fosfor. W trwających 35 dni eksperymentach autorzy stwierdzili w środowisku wzbogaconym w sole mineralne wyraźną redukcję biomasy makrofitów a zwiększenie biomasy okrzemek peryfitonowych (zmniejszające się po 14 dniach); po 20 dniach pojawiło się w dużych ilościach *Oedogonium* oplatające makrofity. Autorzy nie obserwowali w tych doświadczeniach wzrostu biomasy fitoplanktonu, mimo iż taki wzrost był spodziewany we wzbogaconym środowisku. Sugerują, że mogło to być spowodowane produkcją przez makrofity substancji inhibitujących rozwój fitoplanktonu bądź też konkurencją o sole mineralne między planktonem a innymi grupami glonów.

Zmiany w czasie w występowaniu makrofitów i fitoplanktonu mogą być regulowane przez kompleks czynników często swoistych dla poszczególnych ekosystemów. Moss i in. (1986) przedstawili kilkuletnią historię zmian w małym i płytkim jeziorze Alderfen Broad, które rekultywowano poprzez odcięcie doływu strumienia użyźniającego zbiornik. W ciągu kilku lat po tym zabiegu obserwowano zmniejszenie się biomasy fitoplanktonu, następnie intensywny rozwój *Ceratophyllum demersum*, w kolejnych latach jego eliminację i ponowny wzrost biomasy fitoplanktonu. Autorzy sugerują, że jest to związane z cyklicznymi zmianami intensywności uwalniania fosforu z osadów, regulowanymi w okresie dominacji makrofitów dopływem do osadów materii organicznej z rozkładających się roślin oraz stosunkowo niskimi koncentracjami azotu, który okresowo staje się czynnikiem ograniczającym rozwój planktonu. Rozważają też możliwość istnienia procesów stabilizujących trwanie poszczególnych faz tego

cyklu. Sugerują na przykład, że eliminowanie makrofitów na skutek zacielenia przez masowo rozwijający się fitoplankton jest hamowane, gdyż skupiska roślin stwarzają dogodne kryjówki dla dużych wioślarek efektywnie kontrolujących fitoplankton (w ciągu dnia wioślarki znajdują wśród roślin schronienie przed żerującymi na nich rybami).

W literaturze można znaleźć zarówno dane dokumentujące ograniczanie liczebności fitoplanktonu przez makrofity, jak i informacje o ograniczaniu występowania makrofitów przez fitoplankton.

Wyraźne zmniejszanie liczebności, biomasy lub produkcji fitoplanktonu stwierdzano w gęstych skupieniach makrofitów (Hasler i Jones 1949, Hogetsu i in. 1960, Goulder 1969, Straškraba i in. 1970, Dokulil 1973, Brammer 1979 i inni). Jako przyczyny wymieniano zacielenie, konkurencję o pierwiastki biofilne oraz produkcję substancji inhibitujących. Allelopatyczne oddziaływanie na fitoplankton substancji izolowanych z makrofitów wykazano też w warunkach laboratoryjnych (Wium-Andersen i in. 1982). O ile w znacznych skupieniach makrofitów zmiany w występowaniu fitoplanktonu są wyraźne (na skutek istotnej redukcji światła lub wyraźnego przekształcenia chemizmu wody), o tyle nie obserwuje się takich zmian w małych zagęszczeniach roślin, przy intensywnej wymianie wody między litoralem a pelagialem, zwłaszcza w jeziorach dużych, o niewielkiej powierzchni zajętej przez litoral.

Wpływ makrofitów na fitoplankton może być też okresowo stymulujący. Na przykład Landers (1982) stosując eksperymenty terenowe stwierdził, że późnym latem i wczesną jesienią w wyniku uwalniania dużych ilości fosforu i azotu z rozkładającego się *Myriophyllum spicatum* następuje znaczący wzrost biomasy fitoplanktonu.

Pośrednią, ale bardzo ważną rolę w kształtowaniu zależności makrofity-fitoplankton odgrywają zwierzęta bezkręgowce i ryby w rozmaity sposób powiązane z tymi zespołami stosunkami siedliskowymi i pokarmowymi. Zmiany w występowaniu makrofitów i glonów w eutrofizujących się jeziorach powodują poważne przekształcenia liczebności tych zwierząt, a w konsekwencji zmieniają wielkość presji konsumentów na fitoplankton.

Liczebność wielu grup bezkręgowców litoralnych zależy od wielkości dostępnego do zasiedlenia podłoża, którym są zanurzone części makrofitów. Ustępowanie makrofitów powoduje więc znaczną redukcję liczebności tych zwierząt. Pieczyńska i in. (w druku) wykazali, że w Jez. Mikołajskim w wyniku zmniejszenia się biomasy makrofitów zanurzonych w latach 1971—1980 powierzchnia dostępna do zasiedlenia dla fauny litoralnej zmniejszyła się z 40 000 do 12 000 m² na 1 ha powierzchni litoralu; spowodowało to spadek liczebności makrobezkręgowców zasiedlających roślinność zanurzoną o ok. 85%. Pojawiające się równocześnie w jeziorze skupiska glonów nitkowatych są zwykle bogato zasiedlone

przez faunę (Malinowska 1977, Łęcka 1982, Pieczyńska nie publ.), lecz nie ma jeszcze wystarczających danych do oceny konsekwencji, jakie dla składu i liczebności fauny w jeziorze ma ta zamiana siedlisk. Prejs (1988) sugeruje, że zmniejszanie biomasy makrofitów i w konsekwencji liczebności bezkręgowców powodować może zwiększenie presji ryb na zooplankton (zwierzęta zasiedlające glony są dla ryb niewątpliwie pokarmem znacznie mniej dostępnym). Prowadzić to może do zmniejszenia presji zooplanktonu na fitoplankton, a więc efektu niekorzystnego z punktu widzenia jakości wody.

Niezależnie od powiązań pokarmowych wiele gatunków ryb wykorzystuje makrofity jako miejsce rozrodu. Stąd obecność roślin może mieć decydujące znaczenie dla ich liczebności w jeziorze. Znajduje to potwierdzenie w obserwacjach terenowych. Ciepielewski (1985) podaje, że całkowita eliminacja makrofitów w jeziorze Warniak (na skutek żerowania amura białego — *Ctenopharyngodon idella*) spowodowała ustąpienie takich gatunków ryb, jak lin, szczupak, karaś, wzdręga i słonecznica.

Rabe i Gibson (1984) stwierdzili, że bezkręgowce drapieżne silnie powiązane z roślinnością zanurzoną, podobnie jak ryby wpływają na zooplankton, redukując liczebność dużych *Cladocera*; będzie to istotnie regulowało presję zooplanktonu na fitoplankton. W eksperymencie terenowym, w którym usuwali makrofity na kilku stanowiskach w jeziorze Lower Findley, wskazali na odmienne stosunki między drapieżnikami bezkręgowymi a ich ofiarami — zooplanktonem na stanowiskach zarosniętych i pozbawionych roślinności. Stwierdzili m. in., że żerowanie *Enallagma boreale* na *Daphnia schodleri* poważnie redukuje liczebność tego filtratora, szczególnie w okresie, gdy w badanym jeziorze występują duże zagęszczenia roślinności zanurzonej.

Inną drogą pośredniego oddziaływania makrofitów na fitoplankton jest wspomniane już poprzednio wykorzystywanie skupisk roślin jako schronienia zwierząt planktonowych przed rybami, jak też schronienia ryb planktonożernych. Niewiele jest wprawdzie ilościowych danych na ten temat, lecz zjawisko to jest wymieniane jako istotne dla regulacji poziomu liczebności planktonu (Timms i Moss 1984, Moss i in. 1986, Carpenter i in. 1987). Wreszcie w rozważaniach nad rolą zwierząt w kształtowaniu zależności fitoplankton—makrofity nie można pominąć detrytusu pochodzenia roślinnego jako pokarmu planktonowych konsumentów fitoplanktonu. Na przykład Shapiro (1977), przypisując makrofitom generalnie niekorzystną rolę w procesie eutrofizacji — uruchamianie fosforu z osadów dennych, zwraca jednak uwagę, że makrofity mogą niekiedy odgrywać pośrednio pozytywną rolę w ograniczaniu liczebności glonów planktonowych, w sytuacjach gdy detrytus pochodzenia roślinnego staje się istotnym wspomagającym pokarmem dla *Daphnia* — organizmu kontrolującego liczebność fitoplanktonu.

5. Znaczenie makrofitów w skali całego jeziora

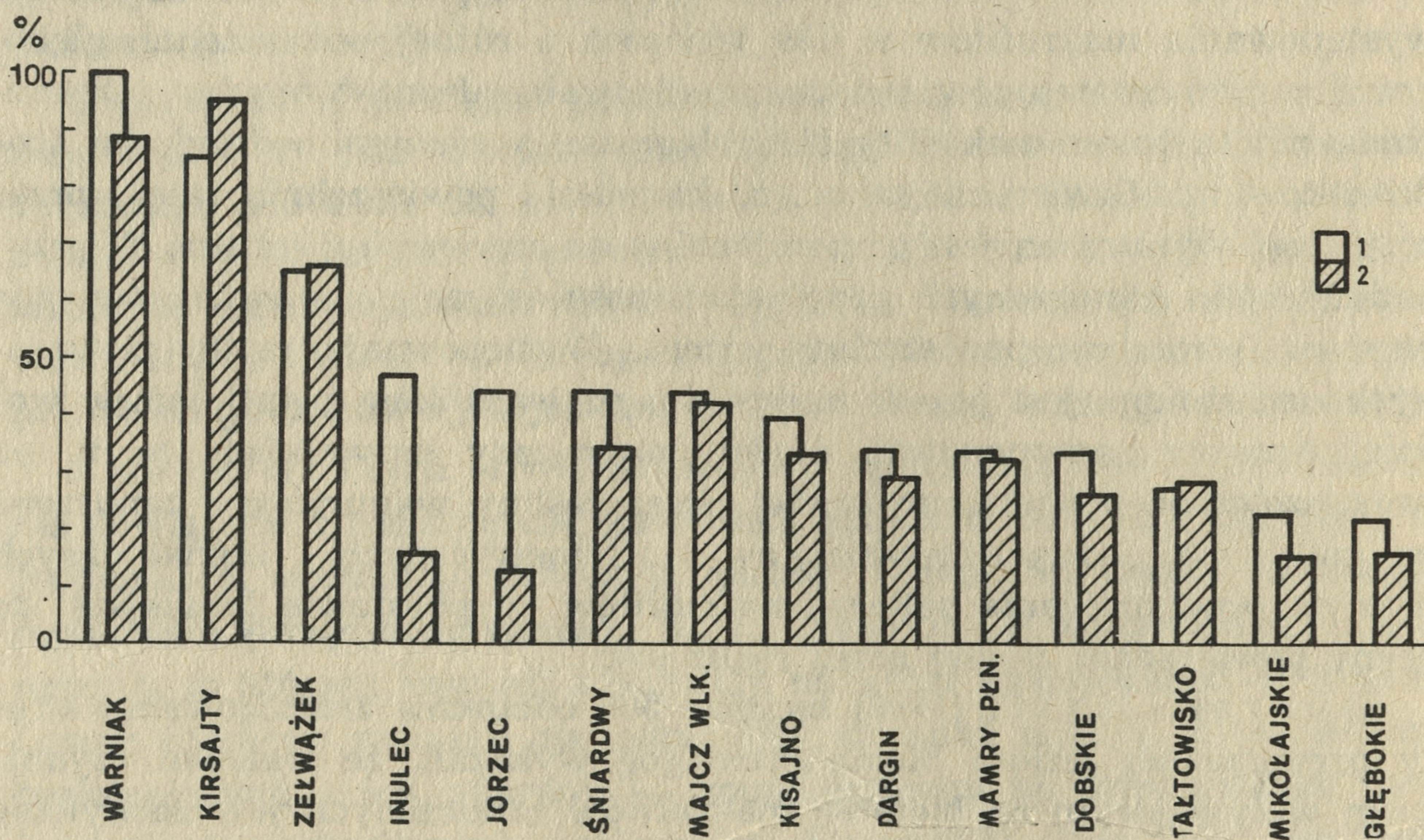
Poznanie podstawowych czynników, decydujących o ilości makrofitów w jeziorze, może mieć istotne znaczenie dla oceny możliwości sterowania roślinnością. Szczególnie ważne byłoby ustalenie prostych, łatwych do oceny wskaźników limnologicznych. Kilku autorów podjęło takie próby na podstawie analizy bogatego zestawu danych z literatury.

Duarte i in. (1986) wykorzystując dane z piśmiennictwa dotyczące występowania makrofitów w 139 jeziorach o różnej powierzchni, głębokości, z różnych rejonów świata, zanalizowali zależność między powierzchnią zajęta przez makrofity i ich biomasą a różnymi warunkami środowiskowymi. Stwierdzili m. in., że biomasa i powierzchnia zajęta przez roślinność wynurzona jest proporcjonalna do powierzchni jeziora. W przypadku roślin zanurzonych proporcjonalność ta staje się mniej wyraźna wraz ze wzrostem powierzchni jeziora. Występowanie roślin zanurzonych uzależnione jest przede wszystkim od warunków świetlnych w wodzie. Autorzy zaproponowali model empiryczny pozwalający m. in. na prognozowanie powierzchni zajętej przez rośliny wynurzone i zanurzone na podstawie prostych wskaźników morfometrycznych i klimatycznych oraz na prognozowanie biomasy makrofitów na podstawie łatwiejszej do oceny powierzchni zajętej przez roślinność.

Duarte i Kalf (1986) badając 500 odcinków zróżnicowanej strefy przybrzeżnej jeziora Mempheremagog wykazali, że ważnym czynnikiem wpływającym na biomasę makrofitów zanurzonych jest nachylenie stoku litoralu, które warunkuje takie istotne dla występowania roślinności czynniki, jak ekspozycja na falowanie i ukształtowanie osadów dennych. Opracowany na podstawie tych danych model, sprawdzony na przykładzie wielu innych zbiorników, okazał się przydatny dla wstępnej oceny maksymalnej biomasy roślin zanurzonych szeregu różnych jezior strefy umiarkowanej.

Spence (1982) w obszernym przeglądowym opracowaniu stwierdza, że czynnikami warunkującymi rozmieszczenie makrofitów w jeziorach są przede wszystkim falowanie, rodzaj osadów dennych i warunki świetlne; te ostatnie określają głębokość, do której sięgają makrofity. Autor w formie hipotezy określa warunki, w których rola różnych z wymienionych czynników jest szczególnie istotna. I tak w jeziorach, w których makrofity występują wyłącznie lub głównie w obrębie dna eksponowanego na falowanie, o ich strukturze, rozmieszczeniu, strefowości i biomasie decyduje głównie falowanie i rodzaj osadów. Gdy makrofity występują w większości poniżej strefy falowania, wtedy przede wszystkim światło warunkuje ich strefowość. Wreszcie w jeziorach, w których makrofity sięgają wprawdzie również głębiej niż strefa ekspozycji na falowanie, lecz mniej niż dwukrotnie, zarówno rodzaj dennych osadów, falowanie jak i warunki świetlne decydują o ich występowaniu.

Niezależnie od precyzji takich prognoz niewątpliwie znajomość batymetrii zbiornika może być podstawą przybliżonej oceny potencjalnego znaczenia litoralu w zbiorniku, w tym możliwego maksymalnego zasięgu roślinności wynurzonej i zanurzonej. Analiza różnic między powierzchnią potencjalnie możliwą do wykorzystania przez rośliny a realnie zasiedloną mogłaby być istotną wskazówką do poszukiwania czynników odpowiedzialnych za rozmieszczenie roślin.



Rys. 2. Zróznicowanie powierzchni zajętej przez makrofity w 14 jeziorach
 Udział (%) powierzchni jeziora do 5 m głębokości (1) i powierzchni zajętej przez makrofity (2) w stosunku do całkowitej powierzchni jeziora
 Differences in macrophyte cover in 14 lakes
 Percentage of lake area up to 5 m depth (1) and surface area covered by macrophytes (2) in relation to the total lake area

Na podstawie danych dla 14 jezior mazurskich zestawiono udział powierzchni jeziora do 5 m głębokości z udziałem powierzchni zajętej przez roślinność (rys. 2)¹. Dane o makrofitach pochodzą z różnych lat i nie informują o aktualnej sytuacji w zbiorniku, są natomiast dobrą (choć przybliżoną ze względu na stosunkowo niewielką precyzję obliczeń) in-

¹ Podstawowe źródła: Bernatowicz i Radziej 1960 (Dobskie); Bernatowicz i Radziej 1964 (Dargin, Kirsajty, Kisajno, Mamry Płn.); Bernatowicz i Pieczyńska 1965 (Tałtowisko); Kowalczewski i Wasilewski 1966 (Mikołajskie); Bernatowicz i in. 1968 (Śniardwy); Bernatowicz 1969 (Warniak); Pieczyńska 1976 (Mikołajskie); Ozimek 1983a (Głębokie, Inulec, Jorzec, Majcz Wielki, Żelwążek); Ozimek i Kowalczewski 1984 (Mikołajskie); Szajnowski 1984 (Głębokie, Inulec, Jorzec, Żelwążek). Dane batymetryczne jezior z Instytutu Rybactwa Śródlądowego.

formacją o skali możliwych różnicowań w obrębie jednego pojezierza. Wymienione na rysunku jeziora są bardzo zróżnicowane pod względem powierzchni (od 11,5 ha — Zełwążek do 10 970 ha — Śniardwy) i głębokości (średnia głębokość od 1,5 m — Warniak do 14 m — Tałtowisko). Powierzchnia izobaty do 5 m głębokości (którą orientacyjnie można przyjąć jako potencjalnie dostępną do zasiedlania przez makrofity) w analizowanych jeziorach stanowi bardzo różny procent powierzchni zbiornika (od całej powierzchni do zaledwie 21%) (rys. 2). Spośród 14 jezior w większości z nich makrofity zasiedlają jedynie część w ten sposób określonej powierzchni². Nawet w jeziorach, w których zasięg występowania roślin na niektórych stanowiskach osiąga lub znacznie przekracza 5 m głębokości, w skali całego jeziora wykorzystują one jedynie część powierzchni do tej głębokości. Jest tak np. w jeziorach Śniardwy (6,5 m) oraz Dobskie (7 m). Te różnice sugerują, że warunki świetlne nie są podstawowym czynnikiem decydującym o zasięgu występowania makrofitów.

S z a j n o w s k i (1983) przeprowadził podobną analizę dla roślin wynurzonych w czterech jeziorach i stwierdził, że stopień wykorzystania powierzchni litoralu potencjalnie dostępnej dla helofitów (przyjęto powierzchnię jeziora do głębokości 2,5 m) jest mały i wynosi 13,9% w jeziorze Inulec, 24% w Jeziorze Głębokim i 30,8% w jeziorach Zełwążek i Jorzec.

Wiele prac wskazuje (na przykładzie poszczególnych gatunków roślin i różnych sytuacji środowiskowych, jak też w warunkach eksperymentalnych) na istotny wpływ makrofitów na obieg pierwiastków. Niewiele jest natomiast ocen roli roślin w skali całego zbiornika. Nieliczne dane dotyczą akumulacji pierwiastków w makrofitach lub prób oceny wewnętrznego zasilania zbiorników w pierwiastki biofilne.

Potencjalna rola makrofitów w akumulacji pierwiastków biofilnych jest bardzo duża, gdyż występują one w roślinach w znacznych koncentracjach — kilka do kilkaset razy większych niż w osadach i kilka tysięcy razy większych niż w wodzie.

Ilość zakumulowanych pierwiastków biofilnych zależy od fizjologicznych właściwości poszczególnych gatunków, czynników środowiskowych warunkujących proces akumulacji oraz od biomasy makrofitów. W literaturze można znaleźć zarówno dane wskazujące na znaczną rolę, jak i na niewielkie znaczenie roślin w akumulacji pierwiastków biofilnych. Na przykład B e r n a t o w i c z (1969) stwierdził, że we wspomnianym już jeziorze Warniak, porośniętym makrofitami w 88% powierzchni, ilość pierwiastków zawartych w makrofitach w okresie letnim znacznie przewyższa ilość rozpuszczoną w wodzie. Podobne obliczenia dokonane dla innych jezior wskazują niewielką ilość zakumulowanych pierwiastków (L o e n e n i K o r i d o n 1978).

² Na rysunku dla Jez. Mikołajskiego uwzględniono dane z 1980 r.

Ocena ilości pierwiastków zawartych w makrofitach w stosunku do ich ilości w wodzie jest nie tylko informacją o okresowym wycofywaniu ich z obiegu, ale także pewnym wskaźnikiem skali potencjalnych oddziaływań makrofitów na gospodarkę pierwiastkami biofilnymi w jeziorze.

Tab. I. Ocena ilości fosforu ogólnego zakumulowanego w makrofitach w stosunku do całkowitej ilości fosforu ogólnego w wodzie jeziornej
Estimation of the amount of phosphorus accumulated in macrophytes in relation to the amount of total phosphorus in lake water (%)

Jezioro Lake	P ogólny (%) Total P (%)
Głębokie Inulec Jorzec Mikołajskie Tałtowisko	< 3
Dargin Śniardwy Zelwążek	20—40
Dobskie Kisajno Mamry Płn.	50—70
Kirsajty Majcz Wielki Warniak	> 200

Przykładowo obliczenia takie wykonano dla 14 jezior wymienionych na rys. 2. Oceniono ilość fosforu zakumulowanego w makrofitach w stosunku do całkowitej ilości tego pierwiastka w wodzie jeziora (tab. I)³. Stwierdzono bardzo duże różnice między badanymi jeziorami (podobnie jak w przypadku materiałów zawartych na rys. 2 dane nie informują o aktualnej sytuacji w wymienionych jeziorach). W grupie jezior o najmniejszej akumulacji, a więc o bardzo małym potencjalnym znaczeniu makrofitów w kształtowaniu ich trofii, znalazło się 5 zbiorników o różnej powierzchni litoralu (12,8—28,6% powierzchni jeziora). W grupie jezior o największym udziale zakumulowanego fosforu — dwa małe jeziora

³ Podstawowe źródła: biomasa roślin jak w notce 1; skład chemiczny roślin wg Bernatowicza (1969), Ozimek (1978), Bastardo (1979), Pereyra-Ramos (1981), nie publikowanych danych Bernatowicza, Pieczyńskiej i Radzieja dotyczących jeziora Śniardwy oraz innych nie publikowanych danych autorki; chemizm wody — częściowo wg wymienionych wyżej prac a także Rybaka (1972), Gliwicz i in. (1980), Planter i in. (1983) i nie publikowanych materiałów Zakładu Hydrobiologii UW. Ponieważ celem analizy była ocena potencjalnej roli makrofitów, dysponując różnymi danymi przyjmowano wartości akumulacji pierwiastków w roślinach zbliżone do maksymalnych.

w znacznym stopniu zarośnięte, Warniak (dla którego podobną analizę przeprowadził Bernatowicz 1969) i Kirsajty oraz Majcz Wielki, dla którego faktyczne wartości są jeszcze większe od przyjętych, gdyż ze względu na brak materiałów uwzględniono jedynie roślinność zanurzoną. Warto podkreślić, że dla jezior o zbliżonym udziale powierzchni zajętej przez roślinność: Dobskie (25,9%), Tałtowisko (28,6%) i Dargin (29,8%), uzyskano wyniki bardzo rozbieżne (tab. I), co jest rezultatem zarówno różnic w składzie chemicznym wody, jak i różnic w składzie i biomacie makrofitów.

Dane na temat czynników warunkujących skład chemiczny roślin, mający obok biomasy istotne znaczenie dla wielkości akumulacji, są niejednoznaczne. Często jednak stwierdzano, że koncentracja pierwiastków w tkankach makrofitów jest znacznie większa w środowiskach o dużej żyzności (Zdanowski i in. 1975, Tóth 1976, Kairesalo i in. 1985). Zależność taka mogłaby sugerować korzystną z punktu widzenia jakości wód zwiększoną akumulację w zbiornikach silnie zeutrofizowanych.

Z drugiej jednak strony wiadomo, że w eutrofizujących się jeziorach zmniejsza się biomasa makrofitów, stąd akumulacja w skali całego zbiornika zaczyna odgrywać znacznie mniejszą rolę. Prawidłowość tę dobrze ilustrują dane Ozimek (1978) dla Jez. Mikołajskiego. Ilość fosforu i azotu w makrofitach zanurzonych w częściach litoralu o zwiększonej koncentracji tych pierwiastków na skutek dopływu ścieków komunalnych jest większa niż w środowiskach poza ich bezpośrednim wpływem. Równocześnie jednak biomasa na jednostkę powierzchni litoralu jest znacznie mniejsza w środowiskach zanieczyszczonych. Stąd faktyczna akumulacja jest też mała. Najwyższe wartości akumulacji (na jednostkę powierzchni litoralu) autorka stwierdziła na stanowiskach zanieczyszczonych, w pewnej odległości od ujścia ścieków, gdzie rozcieńczone ścieki użyźniają środowisko i makrofity osiagają dużą biomase. Mało istotna więc będzie rola roślin zanurzonych w zbiornikach silnie zanieczyszczonych, gdzie szybko ulegają one destrukcji, może być natomiast znaczna w środowiskach o poziomie żyzności sprzyjającym ich masowemu rozwojowi, gdzie wysokie koncentracje soli mineralnych pokrywają się z dużą biomasa roślin.

Możliwość akumulacji w roślinach substancji dopływających do jezior jest warunkowana wieloma czynnikami bardzo specyficznymi dla poszczególnych zbiorników. Prentki i in. (1979) analizowali w jeziorze Wingra znaczenie roślinności zanurzonej w eliminowaniu substancji z wód spływających do jeziora (spływy burzowcami). Stwierdzili, że efektywność makrofitów w tym procesie jest niska ze względu na „roz-mijanie się” głównych dróg przepływu tych wód z miejscami skupień roślinności. I tak ze względu na zmiany gęstości warunkowane temperaturą, po wiosennych roztopach wody płyną głównie powierzchniowo, pod-

czas gdy latem przy dnie. Główna masa dominującego gatunku *Myriophyllum spicatum* skupia się natomiast w lecie w postaci pływających pędów na powierzchni wody i nie uczestniczy w wychwytywaniu spływających do jeziora pierwiastków biofilnych. Zdaniem autorów inne gatunki skupione bliżej dna mogą być w tym procesie bardziej efektywne (np. *Elodea canadensis*).

W wypadku gdy rośliny pobierają pierwiastki biofilne głównie z osadów dennych, niezależnie od tego czy ich wydzielanie odbywa się przyżyciowo czy też po obumarciu — w czasie rozkładu — przyczyniają się do wewnętrznego zasilania puli fosforu w jeziorze. Jedynie gdyby ilość fosforu odpowiadająca ilości pobranej przez rośliny była (w wypadku braku makrofitów) wydzielona z osadów do wody w innych procesach, jej okresowe zatrzymanie w roślinie powodowałoby obniżenie koncentracji tego pierwiastka w wodzie.

W pracach dotyczących kilku jezior można znaleźć, skalkulowane na podstawie różnych założeń, dane dotyczące udziału makrofitów w wewnętrznym zasilaniu puli fosforu. Prentki i in. (1979) oraz Adams i Prentki (1982) ocenili zasilanie ze strefy porośniętej *M. spicatum* w jeziorze Wingra na 59% rocznego dopływu z zewnątrz. W Long Lake całkowicie porośniętym przez *Elodea* dopływ fosforu z osadów dennych określono na 25—50% zewnętrznego dopływu (Boström i in. 1982).

Boström i in. (1982) w obszernym, syntetycznym opracowaniu dotyczącym uwalniania fosforu z osadów dennych jezior sugerują, że w zbiornikach bogatych w makrofity transport fosforu z osadów dennych do wody w znacznym stopniu jest regulowany przez rośliny zarówno wynurzone jak i zanurzone. Jest najbardziej prawdopodobne, że zasilanie wód w fosfor jest związane z obumieraniem i rozkładem makrofitów. Jeżeli tak jest istotnie, byłby to proces skoncentrowany w czasie, przebiegający z różną dynamiką sezonową, w zależności od składu gatunkowego makrofitów w zbiorniku. Byłby też znacznie zróżnicowany przestrzennie, jeżeli wziąć pod uwagę, że litoral jeziorny stwarza bardzo różnorodne warunki rozkładu w swoich mikrosiedliskach (Pieczyńska 1976).

6. Cele i możliwości sterowania występowaniem makrofitów

Praktyczne działania mające na celu sterowanie występowaniem makrofitów mają już bogatą tradycję sięgającą wielu dziesięcioleci. Najliczniejsze i najlepiej udokumentowane dane dotyczą zwalczania roślinności nadmiernie zarastającej rzeki, jeziora i stawy rybne. Podejmuje się też działania mające na celu ochronę degradującej się roślinności. Obecnie szczególnie intensywnie prowadzone są prace nad wykorzystaniem roślin wodnych do ochrony wód przed zanieczyszczeniem poprzez tworzenie „sztucznych” zbiorowisk roślinnych w zbiornikach wodnych lub

ich otoczeniu jako bariery dla dopływających soli mineralnych. Problematyka części tych prac wykracza poza zakres artykułu. Warto jednak zasygnalizować tu stosowane metody jako możliwe do ewentualnego wykorzystania w przypadku podjęcia decyzji o potrzebie sterowania biomasą i składem makrofitów jako działaniu podstawowym lub uzupełniającym w programach ochrony i rekultywacji jezior.

Stosowane metody zwalczania makrofitów obejmują wycinanie lub wypalanie roślin, zacielenie, regulację poziomu wody, użycie herbicydów i różne metody biologiczne, w których wykorzystuje się grzyby, bezkręgowce (głównie owady) i kręgowce (głównie ryby) (Crisman 1986, de Nie 1987). W Polsce w celu zwalczania makrofitów w stawach rybnych już wiele lat temu wprowadzono do zbiorników białego amura, nutrie i kaczki domowe (Opuszyński 1972, Bernatowicz i Wolny 1974).

Biały amur (*Ctenopharyngodon idella*) jest często wykorzystywany do zwalczania roślin wodnych (van Zon 1978, van der Zwerde 1983, Kucklentz 1985, de Nie 1987). Był też wprowadzany (z różnych przyczyn) do naszych jezior (Opuszyński 1972, Krzywosz i in. 1980, Ciepielewski 1985, Kraska 1987) i we wszystkich przypadkach powodował szybką eliminację roślinności. Nawet jeżeli niszczenie roślinności w jeziorach byłoby celowe z jakiegoś punktu widzenia, należy wziąć pod uwagę, że amur, podobnie jak inne introdukowane ryby roślinożerne (Opuszyński 1987), równocześnie z eliminacją roślin może przyspieszać eutrofizację wód ze względu na wytwarzanie dużej ilości łatwo rozkładalnych fekaliów. Ponadto ryba ta niszczy w czasie żerowania znaczną część roślin, co dodatkowo wzmacnia uwalnianie zakumulowanych w roślinach pierwiastków. Taka niekorzystna z punktu widzenia jakości wody rola ewentualnie wprowadzanych ryb roślinożernych wydaje się być szczególnie warta rozważenia w świetle danych Prejsa (1984), który badając odżywiające się makrofitami płoć i wzdregę o naturalnych zagęszczeniach w jeziorach wykazał, że mogą być one poważnym źródłem zasilania wewnętrznego jezior w sole mineralne ze względu na dużą intensywność żerowania i małą wydajność asymilacji.

Niezależnie od celowości i efektywności wprowadzania do jezior ryb roślinożernych, analiza reakcji roślin na zmianę presji konsumenta w takich zbiornikach może dostarczyć cennych danych teoretycznych na temat strategii życiowych makrofitów, jak też wskazówek praktycznych dotyczących możliwości sterowania makrofitami. Kraska (1987) analizował ponowne pojawienie się makrofitów zanurzonych po redukcji liczebności amura w jeziorach Licheńskim, Gosławickim i Pątnowskim. Na podstawie analizy właściwości inwazyjnych gatunków roślin rozprzestrzeniających się po zmniejszeniu presji pokarmowej tego roślinożercy autor wskazuje cechy warunkujące szybką ekspansję gatunku. Są to m.in.: szybki rozwój osobników przed nastaniem optymalnej temperatury żeru

amurą, zdolność reprodukcji zarówno na drodze wegetatywnej, jak i generatywnej, produkowanie dużej liczby owoców i przetrwalników wegetatywnych, przystosowania do rozsiewania przez prądy wody i ptaki. Autor stwierdził, że warunki takie spełniały *Najas marina* i *Potamogeton pectinatus*, które szybko się rozprzestrzeniły w siedliskach, w których amur poprzednio wyeliminował roślinność.

Wśród wielu propozycji sterowania występowaniem makrofitów w różnych środowiskach niektóre mogą być wykorzystane w bardzo specyficznych sytuacjach. W o n g i in. (1978) na podstawie szczegółowych obserwacji przemiennej występowania *Potamogeton pectinatus* i *Cladophora glomerata* przy zmianach temperatury (badano siedem systemów rzecznych okolic Ontario) sugerują możliwość sterowania występowaniem glonów i makrofitów poprzez niewielką nawet regulację temperatury wody.

Wykazano też, że szybkie zmiany w występowaniu roślinności można uzyskać sterując warunkami świetlnymi. Opracowano np. szereg propozycji zacieniania cieków w celu zwalczania nadmiernie zarastających je roślin zanurzonych (D a w s o n i in. 1978, J o r g a i in. 1982). W warunkach jeziornych doświadczenia nad wpływem zacieniania na rozwój makrofitów przeprowadził B e r n a t o w i c z (1966) w jeziorach Warniak i Dgał Wielki. Stosując zasłony o powierzchni 15 m² stwierdził, że zacienianie może być skuteczną metodą w walce z nadmiernie rozwiniętymi makrofitami w małych jeziorach. Autor wykazał różną wrażliwość 8 badanych gatunków makrofitów na zacienianie (największą *Phragmites australis* i *Chara fragilis*, najmniejszą *Equisetum limosum* i *Schoenoplectus lacustris*).

Ostatnio coraz częściej rozpatruje się rolę makrofitów jako filtrów biologicznych, chroniących wody przed nadmiernym dopływem substancji ze zlewni, jak też znaczenie roślin w biologicznym oczyszczaniu ścieków. Takie wykorzystanie roślin w praktyce na szeroką skalę nie jest łatwe (sezonowość wegetacji, trudności z usuwaniem użytych roślin). Jednak akumulacja pierwiastków w tak zorganizowanych zbiorowiskach roślinnych nie budzi wątpliwości, co wykazano m. in. w Polsce na przykładzie stawów zasilanych ściekami (O z i m e k i K l e k o t 1979, O z i m e k 1983b).

G e r s b e r g i in. (1983, 1984, 1986) ocenili przydatność sztucznych ugrupowań *Scirpus validus*, *Phragmites communis* i *Typha latifolia* w usuwaniu substancji ze ścieków komunalnych przepływających przez zbiorowiska tych roślin i stwierdzili wysoką efektywność takich układów. Jest ona wspomagana przez wzbogacanie pól doświadczalnych w źródło węgla (którym mogłyby być pośrednio, jak sugerują autorzy, ścieki przemysłowe).

Rozpatrywano też znaczenie naturalnych systemów bagiennych otaczających jeziora dla jakości wody w zbiorniku (L e e i in. 1975, R i c h

i Kowalczewski 1976, Kowalczewski 1978 i inni). Wskazywano zarówno na korzystne znaczenie takich środowisk (polegające na akumulacji soli mineralnych na terenach bagiennych i tym samym obniżaniu ich koncentracji w wodzie spływającej do jeziora poprzez ten teren), jak też na negatywną ich rolę (niekorzystne przekształcanie chemizmu wody na skutek różnych procesów na terenie bagna).

Mechanizmy działania filtracyjnych układów roślinnych, były badane również w warunkach eksperymentalnych. Mickle i Wetzel (1978a, 1978b) analizowali doświadczalnie efektywność kompleksu makrofity zanurzone—peryfiton w przekształcaniu składu chemicznego przepływającej wody. Sosowali 20-litrowe przepływowe akwaria, zawierające naturalny kompleks peryfiton—*Scirpus subterminalis* i *Myriophyllum heterophyllum*, zasilane wodą strumienia dopływającego do jeziora Lawrence, z którego pochodziły badane rośliny. Stwierdzili bardzo intensywne zmiany chemizmu przepływającej wody, różne w przypadku obydwóch gatunków roślin. Autorzy szczegółowo analizowali złożone mechanizmy zachodzących zmian i wskazali m. in. na odmienne losy różnych form rozpuszczonej materii organicznej, która może być usuwana z przepływającej wody przez mikroflorę peryfitonową, lecz jej koncentracja może też wzrastać na skutek przyżyciowego wydzielania przez makrofity. Stwierdzoną wysoką efektywność usuwania wapnia wiążą autorzy tak z bezpośrednim jego pobieraniem przez rośliny, jak też wytrącaniem CaCO_3 pod wpływem fotosyntezy. Wreszcie znaczne z punktu widzenia ewentualnej filtracyjnej roli takich systemów było usuwanie azotu.

W programach rekultywacji jezior pojawiają się propozycje tworzenia systemu filtracyjnego z wykorzystaniem sztucznych terenów bagiennych. Przykładem takiego udanego zabiegu jest przypadek jeziora Jackson w USA (Fernald i Cason 1986). Do zabiegu użyto *Cladium jamaicense*, *Scirpus californicus*, *Pontedaria* spp., *Sagittaria* spp. i *Nymphaea odorata*, których obecność efektywnie obniżała koncentrację pierwiastków biofilnych w wodzie. Autorzy podkreślają też wysoką efektywność glonów peryfitonowych w usuwaniu z wody substancji organicznych i mineralnych. Dodatkowo stwierdzili, że osady denne w stworzonych układach również odgrywały ważną rolę w usuwaniu azotu i fosforu. Oceniając proponowany system filtracyjny autorzy podkreślają, że jego efektywność będzie różna w odmiennych warunkach klimatycznych — największa na obszarach o długim okresie wegetacji roślin oraz opadach średnio intensywnych i wyrównanych w ciągu roku.

Innym interesującym przykładem jest program rekultywacji Balatonu, w którym wykorzystuje się tereny bagienne otaczające jezioro. Obszary dużych bagien (Kis Balaton) usytuowane przy ujściu rzeki Zala stały się obiektem konstrukcji systemów filtracyjnych, w których makrofity i glony odgrywają istotną rolę w usuwaniu pierwiastków biofilnych z przepływającej wody (Jolánka i 1988).

Działania praktyczne mające na celu sterowanie występowaniem makrofitów w warunkach naturalnych jezior były często podejmowane w związku z ochroną ptaków wodnych. Znanym w literaturze przykładem jest rekultywacja jeziora Hornborga (Björk 1980), które na skutek obniżenia poziomu wody całkowicie zarosło trzcina. Podjęto skuteczne zabiegi prowadzące do trwałej eliminacji trzciny; wymagały one szczególnej znajomości biologii tego gatunku. W innych przypadkach, np. Loch Leven (Jupp i Spence 1977), stwierdzono z kolei nadmierne ograniczenie roślinności, niekorzystne dla ptaków wodnych. Opracowany program zwiększania areału zajętego przez makrofity obejmował tworzenie płytkich obszarów przybrzeżnych typu lagun, w których planowano intensywną hodowlę roślin.

Wspomniane już ustępowanie trzciny w wielu jeziorach skłoniło różnych autorów do podjęcia prób nie tylko wyjaśniania przyczyn tego procesu, ale również prób poprawienia kondycji trzciny i zwiększenia jej areału. Na przykład Klötzli i Züst (1973) wskazują, że cięcie trzciny wpływa korzystnie na jej wzrost po takim zabiegu. W ostatnich latach na skutek postępującego zmniejszania areału trzciny w Jez. Bodeńskim podjęto udaną próbę jej rekultywacji poprzez system plantacji w naturalnych odcinkach brzegu (inf. ustna z sympozjum w Langenargen, październik 1986 r.).

Makrofity powinny być (choć rzadko są) brane pod uwagę również przy stosowaniu takich zabiegów mających na celu poprawę jakości wód jeziornych⁴, które nie są skierowane bezpośrednio na zmiany w występowaniu roślinności. Obecność makrofitów może bowiem stymulować lub opóźniać różne procesy zachodzące w jeziorze, a reakcje roślinności i związanych z nią organizmów na zmiany w zbiorniku powstałe w wyniku podjętych działań mogą mieć istotne znaczenie dla ich skuteczności i trwałości.

Jako przykładem można się posłużyć koncepcją „biomanipulacji” (wg Shapiro i in. 1975, Shapiro 1977). Zgodnie z tą koncepcją przebudowa struktury biocenozy prowadząca do silnej presji konsumentów na fitoplankton (którego masowy rozwój jest jednym z najbardziej uciążliwych symptomów eutrofizacji) może powodować utrzymywanie się jego niskiej biomasy niezależnie od wielkości puli pierwiastków biofilnych⁵.

W celu określenia perspektyw poprawy jakości wody w wyniku „biomanipulacji” istotna jest też ocena możliwych reakcji makrofitów na

⁴ Przegląd metod rekultywacji jezior podają m.in. Kajak (1981) i Uhlmann (1982).

⁵ W „Wiadomościach Ekologicznych” ukazuje się seria artykułów poświęconych koncepcji „biomanipulacji”, w których zagadnienia te omówione są szczegółowo (Dawidowicz 1986, Gliwicz 1986 i dalsze prace).

ograniczenie biomasy fitoplanktonu, zwłaszcza w jeziorach płytkich o dużej powierzchni potencjalnie dostępnej dla strefy litoralu. Są wprawdzie doniesienia o tym, że zmniejszenie obfitości fitoplanktonu powoduje wzrost biomasy makrofitów (Leah i in. 1980, Spencer i King 1984), lecz jak wynika z omówionych już poprzednio danych Mossa i in. (1986) efekt taki, choć jest obserwowany, może być krótkotrwały.

Jeżeli nawet makrofity pojawią się na miejsce ustępującego fitoplanktonu, towarzyszyć im będą glony. Można się spodziewać, że przy utrzymujących się znacznych koncentracjach fosforu i azotu glony mogą się rozwijać masowo, co będzie niekorzystane z punktu widzenia jakości wody. Prawdopodobną małą skuteczność zabiegów „biomanipulacyjnych” w płytkich jeziorach sugerowali już Spencer i King (1984). Niejasnych problemów, wymagających dalszych badań, jest znacznie więcej. Jak wykazała Ozimek (w druku), w wielu eutrofizujących się jeziorach na miejsce ustępujących makrofitów w głębszych partiach litoralu masowo rozwijają się denne glony nitkowate. Jak dotąd brakuje podstaw do prognozy ich reakcji na zmniejszenie biomasy fitoplanktonu i poprawiające się w wyniku tego warunki świetlne w rekultywowanych jeziorach.

W dużych głębokich jeziorach, których kształt misy ogranicza zasięg strefy litoralu do małego obszaru, biomasa makrofitów w skali całego zbiornika jest zbyt mała, aby rośliny mogły w znaczący sposób bezpośrednio sterować sytuacją w toni wodnej. Makrofity w takich jeziorach mogą jednak spełniać istotną rolę np. jako miejsce rozrodu ryb i schronienie dla konsumentów fitoplanktonu. Nawet w takich zbiornikach powinny więc być włączone w kompleksowy program ochrony i rekultywacji jezior.

7. Uwagi końcowe

Pobieżna analiza piśmiennictwa dotyczącego roli makrofitów w kształtowaniu trofii jezior prowadzi do wrażenia pewnego chaosu informacji i sprzeczności w wynikach badań różnych autorów. Jedni autorzy dowodzą bowiem, że rośliny pobierają fosfor prawie wyłącznie z osadów i wydzielają go do wody, a inni wykazują eksperymentalnie, że z wody przepływającej przez skupiska roślin eliminowana jest znaczna ilość pierwiastków biofilnych. Są też w literaturze dane wskazujące na intensywne przyżyciowe wydzielanie azotu i fosforu i inne sugerujące, że proces taki zachodzi na bardzo małą skalę, a uwalnianie pierwiastków odbywa się dopiero w trakcie rozkładu obumarłych roślin. Do ostatecznego rozstrzygnięcia tych problemów niezbędne są oczywiście dalsze badania, ale już teraz z dużym prawdopodobieństwem można sugerować, że sprzeczność tych wyników jest pozorna, a makrofity mogą funkcjonować różnie

w zależności od właściwości morfologicznych poszczególnych gatunków i warunków szeroko pojętego środowiska litoralnego.

Nie jesteśmy jednak całkowicie bezradni wobec tej różnorodności. Mając do czynienia z konkretnym zbiornikiem możemy, na podstawie dotychczasowych wyników badań, ocenić ogólnie potencjalną rolę makrofitów, jak też perspektywy sterowania ich występowaniem. Już najprostsze dane o morfometrii jeziora pozwalają na określenie potencjalnie możliwego zasięgu strefy litoralu. Informacje o składzie gatunkowym makrofitów, udziale roślin wynurzonych, zanurzonych i pleustonowych, roślin o krótkim okresie wegetacji i całorocznych zielonych pędach też są ogólną, lecz cenną wskazówką do określenia możliwych funkcji, jakie pełnią makrofity.

W celu pełnej oceny roli makrofitów w jeziorach niezbędne są jednak badania bardziej szczegółowe. Pozostaje też jeszcze znaczny margines procesów niedostatecznie poznanych. Większość dotychczasowych badań nad rolą makrofitów w eutrofizujących się zbiornikach koncentrowała się na układach makrofity—pierwiastki biofilne, makrofity—fitoplankton. Obecnie już wiadomo, że znaczenie litoralu w żyznych jeziorach będzie kształtowane w znacznym stopniu przez masowo rozwijające się glony nitkowate, luźno związane z podłożem. Czynniki regulujące ich występowanie i ich współzależności z makrofitami są bardzo mało poznane, a zupełnie nie znane są możliwości regulowania ich składu i biomasy.

Koleżankom i kolegom z Zakładu Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego uczestniczącym w dyskusji nad wyżej prezentowanymi problemami, serdecznie dziękuję za cenne uwagi.

Piśmiennictwo

- Adams M. S., Prentki R. T. 1982 — Biology, metabolism and function of littoral submersed weedbeds of Lake Wingra, Wisconsin, USA: A summary and review — Arch. Hydrobiol. Suppl. 62: 333—409.
- Allen H. L. 1971 — Primary productivity, chemo-organotrophy, and nutritional interactions of epiphytic algae and bacteria on macrophytes in the littoral of lake — Ecol. Monogr. 41: 97—127.
- Barko J. W., Smart R. M. 1983 — Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants — J. Ecol. 71: 161—175.
- Bastardo H. 1979 — Laboratory studies on decomposition of littoral plants — Pol. Arch. Hydrobiol. 26: 267—299.
- Bernatowicz S. 1966 — The effect of shading on the growth of macrophytes in lakes — Ekol. pol. A, 14: 607—616.
- Bernatowicz S. 1969 — Macrophytes in the lake Warniak and their chemical composition — Ekol. pol. A, 17: 447—467.
- Bernatowicz S., Pieczyńska E. 1965 — Organic matter production of macrophytes in lake Tałtowisko — Ekol. pol. A, 13: 113—124.

- Bernatowicz S., Pieczyńska E., Radziej J. 1968 — Biomass of macrophytes in lake Śniardwy — Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II, 16: 625—629.
- Bernatowicz S., Radziej J. 1960 — Badania ilościowe flory naczyniowej Jeziora Dobskiego — Pol. Arch. Hydrobiol. 7: 29—60.
- Bernatowicz S., Radziej J. 1964 — Produkcja roczna makrofitów w kompleksie jeziora Mamry — Pol. Arch. Hydrobiol. 12: 307—348.
- Bernatowicz S., Wolny P. 1974 — Botanika dla limnologów i rybaków — PWRiL, Warszawa, ss. 517.
- Best E. P. H., Vries D. de, Reins A. 1984 — The macrophytes in the Loosdrecht Lakes: A story of their decline in the course of eutrophication — Verh. int. Verein. Limnol. 22: 868—875.
- Björk S. 1980 — Restoration of degraded lake ecosystems (W: Proc. MAB 5 Workshop: Land use impacts on lake and reservoir ecosystems. Red. N. Duncan, J. Rzöska) — Facultas-Verlag, Wien, 196—219.
- Boström B., Jansson M., Forsberg C. 1982 — Phosphorus release from lake sediments — Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 18: 5—59.
- Boyd C. E. 1970a — Production, mineral accumulation and pigment concentrations in *Typha latifolia* and *Scirpus americanus* — Ecology, 51: 285—290.
- Boyd C. E. 1970b — Losses of mineral nutrients during decomposition of *Typha latifolia* — Arch. Hydrobiol. 66: 511—517.
- Brammer E. S. 1979 — Exclusion of phytoplankton in the proximity of dominant water-soldier (*Stratiotes aloides*) — Freshw. Biol. 9: 233—248.
- Carignan R. 1982 — An empirical model to estimate the relative importance of roots in phosphorus uptake by aquatic macrophytes — Can. J. Fish. aquat. Sci. 39: 243—247.
- Carignan R. 1985 — Nutrient dynamics in a littoral sediment colonized by the submersed macrophyte *Myriophyllum spicatum* — Can. J. Fish. aquat. Sci. 42: 1303—1311.
- Carignan R., Kalff J. 1980 — Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? — Science, 207: 987—989.
- Carignan R., Kalff J. 1982 — Phosphorus release by submerged macrophytes. Significance to epiphyton and phytoplankton — Limnol. Oceanogr. 27: 419—427.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F., Hodgson J. R., Cochran P. A., Elser J. J., Elser M. M., Lodge D. M., Kretchmer D., He X., von Ende C. N. 1987 — Regulation of lake primary productivity by food web structure — Ecology, 68: 1863—1876.
- Ciepielewski W. 1985 — Experimentally increased fish stock in the pond type Lake Warniak. Changes of ichthyofauna between 1970 and 1983 — Ekol. pol., 33: 37—59.
- Crisman T. L. 1986 — Eutrophication control with an emphasis on macrophytes and algae (W: Ecosystem theory and application. Red. N. Polunin) — John Wiley and Sons, Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore, 200—239.
- Dawidowicz P. 1986 — „Biomaniplulacja”. II. Oddziaływanie na fitoplankton poprzez przekształcanie struktury troficznej biocenozy wodnych — Wiad. ekol. 32: 381—401.
- Dawson F. H., Castellano E., Ladle M. 1978 — Concept of species succession in relation to river vegetation and management — Verh. int. Verein. Limnol. 20: 1429—1434.
- DeMarte J. A., Hartman R. T. 1974 — Studies on absorption of ^{32}P , ^{59}Fe and ^{45}Ca by water-milfoil (*Myriophyllum exalbescens* Fernold) — Ecology, 55: 188—194.

- Denny P. 1972 — Sites of nutrient absorption in aquatic macrophytes — *J. Ecol.* 60: 819—829.
- Dokulil M. 1973 — Planktonic primary production within the *Phragmites* community of Lake Neusiedlersee (Austria) — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 20: 175—180.
- Duarte C. M., Kalff J. 1986 — Littoral slope as a predictor of the maximum biomass of submerged macrophyte communities — *Limnol. Oceanogr.* 31: 1072—1080.
- Duarte C. M., Kalff J., Peters R. H. 1986 — Patterns in biomass and cover of aquatic macrophytes in lakes — *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 43: 1900—1908.
- Eloranta P. 1970 — Pollution and aquatic flora of waters by a sulphite cellulose factory at Mänttä, Finnish Lake District — *Ann. bot. fenn.* 7: 63—141.
- Eminson D., Phillips G. 1978 — A laboratory experiment to examine the effects of nutrient enrichment on macrophyte and epiphyte growth — *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 82—87.
- Fernald E. A., Cason J. H. 1986 — Development of an artificial marsh in Tallahassee, Florida: Lake Jackson, a case study — *Symp. UNESCO/MAB 5/CNRS PIREN — Land use impact on aquatic ecosystems: The use of scientific information, Toulouse, France, ss. 12.*
- Forsberg C. 1964 — Phosphorus, a maximum factor in the growth of *Characeae* — *Nature*, 201: 517—518.
- Gersberg R. M., Elkins B. V., Goldman C. R. 1983 — Nitrogen removal in artificial wetlands — *Water Res.* 17: 1009—1014.
- Gersberg R. M., Elkins B. V., Goldman C. R. — 1984 — Use of artificial wetlands to remove nitrogen from wastewater — *J. Water Pollut. Control Fed.* 56: 152—156.
- Gersberg R. M., Elkins B. V., Lyon S. R., Goldman C. R. 1986 — Role of aquatic plants in wastewater treatment by artificial wetlands — *Water Res.* 20: 363—388.
- Gliwicz Z. M. 1986 — „Biomaniplulacja”. I. Czym teoria ekologii służyć może praktyce ochrony środowiska wodnego? — *Wiad. ekol.* 32: 155—170.
- Gliwicz Z. M., Kowalczewski A., Ozimek T., Pieczyńska E., Prejs A., Prejs K., Rybak J. I. 1980 — Ocena stopnia eutrofizacji Wielkich Jezior Mazurskich — *Wyd. Akcydensowe, Warszawa, ss. 103.*
- Godshalk G. L., Wetzel R. G. 1978 — Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition — *Aquat. Bot.* 5: 329—354.
- Goulder R. 1969 — Interactions between the rates of production of a freshwater macrophyte and phytoplankton in a pond — *Oikos*, 20: 300—309.
- Gunatilaka A. 1985 — Nährstoffkreisläufe im Schilfgürtel des Neusiedler Sees. Auswirkungen des Grünschnittes — *Wiss. Arb. Bgld.* 72: 225—310.
- Harlin M. M. 1973 — Transfer of products between epiphytic marine algae and host plants — *J. Phycol.* 9: 243—248.
- Hasler A. D., Jones E. 1949 — Demonstration of the antagonistic action of large aquatic plants on algae and rotifers — *Ecology*, 30: 359—364.
- Hogetsu K., Okanishi Y., Sugawara H. 1960 — Studies on the antagonistic relationship between phytoplankton and aquatic plants — *Jpn. J. Limnol.* 21: 124—129.
- Howard-Williams C., Davis B. R. 1979 — The rates of dry matter and nutrient loss from decomposing *Potamogeton pectinatus* in a brackish south-temperate coastal lake — *Freshw. Biol.* 9: 13—21.

- Hunter R. D. 1976 — Changes in carbon and nitrogen content during decomposition of three macrophytes in freshwater and marine environments — *Hydrobiologia*, 51: 119—128.
- Hutchinson G. E. 1975 — A treatise on limnology. III. Limnological botany — John Wiley and Sons, New York, London, Sydney, Toronto, ss. 660.
- Jolánkai G. 1988 — Landscape processes and ecotones — Symp. Land/Water Ecotones, Strategies for Research and Management, UNESCO/IIASA Workshop, Sopron, Hungary, ss. 90.
- Jorga W., Heym W. D., Weise G. 1982 — Shading as a measure to prevent mass development of submersed macrophytes — *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.* 67: 271—281.
- Jupp B. P., Spence D. H. N. 1977 — Limitations of macrophytes in a eutrophic Lake Loch Leven, Scotland. Part 2. Wave action, sediments and waterfowl grazing — *J. Ecol.* 65: 431—446.
- Kairesalo T., Koskimies I., Lehtovaara A., Vähä-Piikkiö I. 1985 — Consequences of fertilization within a littoral *Equisetum fluviatile* L. stand in Lake Pääjärvi, southern Finland — *Verh. int. Verein. Limnol.* 22: 2904—2908.
- Kajak Z. 1981 — Skuteczność różnych metod rekultywacji jezior w celu poprawy czystości ich wód — *Wiad. ekol.* 27: 331—357.
- Kistritz R. U. 1978 — Recycling of nutrients in an enclosed community of decomposing macrophytes (*Myriophyllum spicatum*) — *Oikos*, 30: 561—569.
- Klötzli F., Züst 1973 — Conservation of reed-beds in Switzerland — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 20: 229—235.
- Kowalczewski A. 1978 — Importance of a bordering wetland for chemical properties of lake water — *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 2182—2185.
- Kowalczewski A., Wasilewski L. 1966 — Differentiation of biomass of *Phragmites communis* Trin. and its production in Mikołajskie Lake — *Bull. Acad. pol. Sci. Cl. II*, 14: 219—223.
- Kraska M. 1987 — Reakcje ekosystemu jeziornego na wody podgrzane ze szczególnym uwzględnieniem hydromakrofitów — Praca habilitacyjna, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań, ss. 245.
- Krzywosz T., Krzywosz W., Radziej J. 1980 — The effect of grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Val.), on aquatic vegetation and ichthyofauna of lake Dgał Wielki — *Ekol. pol.* 28: 433—450.
- Kucklantz V. 1985 — Restoration of a small lake by combined mechanical and biological methods — *Verh. int. Verein. Limnol.* 22: 2314—2317.
- Lachavanne J. B. 1982 — Influence de l'eutrophisation des eaux sur les macrophytes des lacs suisses: résultats préliminaires (W: Studies on aquatic vascular plants. Red. J. J. Symoens, S. S. Hooper, P. Compere) — Royal Botanical Society of Belgium, Brussels, 333—339.
- 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.
- Landers D. H. 1982 — Effects of naturally senescing aquatic macrophytes on nutrient chemistry and chlorophyll a of surrounding waters — *Limnol. Oceanogr.* 27: 428—439.
- Leah R. T., Moss B., Forrest D. E. 1980 — The role of predation in causing major changes in the limnology of a hyper-eutrophic lake — *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.* 65: 223—247.
- Lee G. F., Bentley E., Amundson R. 1975 — Effects of marshes on water quality (W: Coupling of land and water systems. Red. A. D. Hasler) — *Ecol. Stud.* 10: 105—127.

- Littlefield L., Forsberg C. 1965 — Absorption and translocation of phosphorus-32 by *Chara globularis* Thuill. — *Physiol. Plant.* 18: 291—296.
- Loenen M., Koridon A. H. 1978 — Role of the littoral vegetation in the phosphorus and nitrogen balance of the Lake Drontermeer — *Verh. int. Verein. Limnol.* 20: 935—938.
- Löffler H. 1979 (Red.) — Neusiedlersee: The limnology of a shallow lake in central Europe — *Monogr. Biol.* 37, ss. 543.
- Łęcka E. 1982 — Makrofauna towarzysząca skupiskom glonów nitkowatych występującym w pływaczach przybrzeżnych Jeziora Zegrzyńskiego — Praca magisterska, Zakład Hydrobiologii UW, ss. 24.
- Malinowska D. 1977 — Makrofauna litoralna zasiedlająca skupiska glonów nitkowatych — Praca magisterska, Zakład Hydrobiologii UW, ss. 18.
- McRoy C. P., Barsdate R. J. 1970 — Phosphate absorption in eelgrass — *Limnol. Oceanogr.* 15: 6—13.
- Mickle A. M., Wetzel R. G. 1978a — Effectiveness of submersed angiosperm-epiphyte complexes on exchanges of nutrients and organic carbon in littoral systems. I. Inorganic nutrients — *Aquat. Bot.* 4: 303—316.
- Mickle A. M., Wetzel R. G. 1978b — Effectiveness of submersed angiosperm-epiphyte complexes on exchange of nutrients and organic carbon in littoral systems. II. Dissolved organic carbon — *Aquat. Bot.* 4: 317—329.
- Moss B., Balls H., Irvine K., Stansfield J. 1986 — Restoration of two lowland lakes by isolation from nutrient-rich water sources with and without removal of sediment — *J. appl. Ecol.* 23: 391—414.
- Nichols D. S., Keeney D. R. 1976 — Nitrogen nutrition of *Myriophyllum spicatum*: uptake and translocations of ¹⁵N by shoots and roots — *Freshw. Biol.* 6: 145—154.
- Nie H. W., de 1987 — The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations — EIFAC/CECPI, Occasional Paper No. 19, ss. 52.
- Opuszyński K. 1972 — Wykorzystanie ryb roślinożernych do zwalczania roślin wodnych — *Wiad. ekol.* 18: 111—124.
- Opuszyński K. 1987 — Sprzężenie zwrotne między procesem eutrofizacji a zmianami zespołu ryb. Teoria ichtioeutrofizacji — *Wiad. ekol.* 33: 21—30.
- Ozimek T. 1978 — Effect of municipal sewage on the submerged macrophytes of a lake littoral — *Ekol. pol.* 26: 3—39.
- Ozimek T. 1983a — Biotic structure and processes in the lake system of r. Jorka watershed (Masurian Lakeland, Poland). X. Biomass and distribution of submerged macrophytes — *Ekol. pol.* 31: 781—792.
- Ozimek T. 1983b — The role of duckweeds in cycling of heavy metals in ponds supplied with post-sewage water (W: Proc. Int. Symp. on Aquatic Macrophytes) — Faculty of Science, Nijmegen, 172—176.
- Ozimek T. (w druku) — The new zone of primary producers in the eutrophic Lake Mikołajskie, North Poland — *Dev. Hydrobiol.*
- Ozimek T., Klekot L. 1979 — *Glyceria maxima* (Hartm.) Holb. in ponds supplied with post-sewage water — *Aquat. Bot.* 7: 231—239.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984 — Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) — *Aquat. Bot.* 19: 1—11.
- Penhale P. A., Thayer G. W. 1980 — Uptake and transfer of carbon and phosphorus by eelgrass (*Zostera marina* L.) and its epiphytes — *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 42: 113—123.

- Pereyra-Ramos E. 1981 — The ecological role of *Characeae* in the lake littoral — *Ekol. pol.* 29: 167—209.
- Phillips G. L., Eminson D., Moss B. 1978 — A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters — *Aquat. Bot.* 4: 103—126.
- Pieczynska E. (Red.) 1976 — Selected problems of lake littoral ecology — *Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa*, ss. 238.
- Pieczynska E., Ozimek T., Rybak J. I. (w druku) — Long-term changes in littoral habitats and communities in Lake Mikołajskie (Poland) — *Int. Rev. gesamen Hydrobiol.*
- Planter M., Ławacz W., Tatur A. 1983 — Biotic structure and processes in the lake system of r. Jorka watershed (Masurian Lakeland, Poland). II. Physical and chemical properties of water and sediments — *Ekol. pol.* 31: 587—611.
- Polunin N. V. C. 1984 — The decomposition of emergent macrophytes in fresh water — *Adv. Ecol. Res.* 14: 115—166.
- Prejs A. 1984 — Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences — *Env. Biol. Fishes*, 10: 281—296.
- Prejs A. 1988 — „Biomaniplacja”. V. Ryby drapieżne jako czynnik ograniczający zagęszczenie ryb planktonożernych — *Wiad. ekol.* 34: 295—306.
- Prentki R. T., Adams M. S., Carpenter S. R. 1979 — The role of submersed weedbeds in internal loading and interception of allochthonous materials in Lake Wingra, Wisconsin, USA — *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 57: 221—250.
- Rabe F. W., Gibson F. 1984 — The effect of macrophyte removal on the distribution of selected invertebrates in a littoral environment — *J. Freshw. Ecol.* 2: 359—371.
- Riber H. H., Sørensen J. P., Kowalczewski A. 1983 — Exchange of phosphorus between water, macrophytes and epiphytic periphyton in the littoral of Mikołajskie Lake, Poland (W: *Periphyton of freshwater ecosystems*. Red. R. G. Wetzel) — *Dr. W. Junk Publ., The Hague*, 235—243.
- Rich P. H., Kowalczewski A. 1976 — Wetland metabolism (W: *Proc. Third Wetlands Conference*. Red. M. W. Lefor, W. C. Kennard, T. B. Helfgott) — *The University of Connecticut, Institute of Water Resources, Report No. 26*, 73—83.
- Rybak J. I. 1972 — Spatial and time changes of some environmental factors in the pelagial of Mikołajskie Lake — *Ekol. pol.* 20: 541—560.
- Schiemer F. 1979 — Submerged macrophytes in the open lake. Distribution pattern, production and long-term changes (W: *Neusiedlersee: The limnology of a shallow lake in central Europe*. Red. H. Löffler) — *Monogr. Biol.* 37: 235—250.
- Schröder R. 1987 — Das Schilfstreben am Bodensee-Untersee. Beobachtungen, Untersuchungen und Gegenmassnahmen — *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 76: 53—99.
- Schröder R., Schröder H. 1982 — Changes in the composition of the submerged macrophyte community in Lake Constance. A multi-parameter-analysis with various environmental factors — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 40: 25—53.
- Sculthorpe C. D. 1967 — The biology of aquatic vascular plants — *St. Martin's Press, New York*, ss. 610.
- Shapiro J. 1977 — Biomaniplation — a neglected approach? — *Plenary Session of the 40th Annual Meeting of the Am. Soc. of Limnol. and Oceanogr., Michigan State Univ.*, ss. 14.
- Shapiro J., Lamarra V., Lynch M. 1975 — Biomaniplation: an ecosystem approach to lake restoration (W: *Proc. Symp. on Water Quality Management through Biological Control*. Red. P. L. Brezonik, J. L. Fox) — *Univ. Florida, Gainesville*, 85—96.

- Solski A. 1962 — Mineralizacja roślin wodnych. I. Uwalnianie fosforu i potasu przez wymywanie — Pol. Arch. Hydrobiol. 10: 167—196.
- Spence D. H. N. 1982 — The zonation of plants in freshwater lakes — Adv. Ecol. Res. 12: 37—125.
- Spencer C. N., King D. L. 1984 — Role of fish in regulation of plant and animal communities in eutrophic ponds — Can. J. Fish. aquat. Sci. 41: 1851—1855.
- Straškraba M., Pieczyńska E., Brandl Z., Brandlová J., Poštolková M., Dvořák J., Lišková E. 1970 — Relations of aquatic macroflora to phytoplankton, periphyton and macrofauna — Rozpr. ČSAV, 80: 1—114.
- Szajnowski F. 1983 — Biotic structure and processes in the lake system of r. Jorka watershed (Masurian Lakeland, Poland). XI. Biomass and distribution of emergent macrophytes — Ekol. pol. 31: 793—800.
- Timms R. M., Moss B. 1984 — Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem — Limnol. Oceanogr. 29: 472—486.
- Tóth L. 1976 — On eutrophication process in Lake Balaton (W: Proc. Int. Symp. on Eutrophication and Rehabilitation of Surface Waters EUTROSYM'76) — Karl-Marx-Stadt, GDR, 3: 372—380.
- Twilley R. R., Brinson M. M., Davis G. J. 1977 — Phosphorus absorption, translocation, and secretion in *Nuphar luteum* — Limnol. Oceanogr. 22: 1022—1032.
- Uhlmann D. 1982 — Evaluation of strategies for controlling eutrophication of lakes and reservoirs — Int. Rev. gesamten Hydrobiol. 67: 821—835.
- Úlehlová B. 1976 — Microbial decomposers and decomposition processes in wetlands — Studie ČSAV, 17: 5—112.
- Unni K. S. 1977 — The distribution and production of macrophytes in Lunz Mittersee and Lunz Untersee — Hydrobiologia, 56: 89—94.
- Wetzel R. G. 1969 — Factors influencing photosynthesis and excretion of dissolved organic matter by aquatic macrophytes in hard-water lakes — Verh. int. Verein. Limnol. 17: 72—85.
- Wetzel R. G. 1983 — Limnology — Saunders College Publ., Philadelphia, New York, Chicago, San Francisco, Montreal, Toronto, London, Sydney, Tokyo, Mexico City, Rio de Janeiro, Madrid, ss. 760.
- Wetzel R. G., Allen H. L. 1972 — Functions and interactions of dissolved organic matter and the littoral zone in lake metabolism and eutrophication (W: Productivity problems of freshwaters. Red. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska) — PWN, Warszawa, Kraków, 333—347.
- Wetzel R. G., Hough R. A. 1973 — Productivity and role of aquatic macrophytes in lakes. An assessment — Pol. Arch. Hydrobiol. 20: 9—19.
- Wium-Andersen S., Anthoni U., Christophersen C., Houen G. 1982 — Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (*Charales*) — Oikos, 39: 187—190.
- Wong S. L., Clark M., Kirby M., Kosciuw R. F. 1978 — Water temperature fluctuations and seasonal periodicity of *Cladophora* and *Potamogeton* in shallow rivers — J. Fish. Res. Board Can. 35: 866—870.
- Zdanowski B., Bnińska M., Korycka A., Sosnowska J. 1975 — The effect of mineral fertilization on ecosystem structure and functioning in lakes of different trophic type. Part I. The effect of lake fertilization on changes in chemical composition of water and macrophytes, chlorophyll content and primary production of pelagic zone — Pol. Arch. Hydrobiol. 22: 217—232.
- Zon J. C. J., van, 1978 — The use of grass carp in comparison with other aquatic weed control methods (W: Proc. Grass Carp Conference) — Gainesville, 15—24.

Zweerde W., van der 1983 — The use of grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.) in the management of watercourses in the Netherlands; effects and side effects (W: Proc. Int. Symp. on Aquatic Macrophytes) — Faculty of Science, Nijmegen, 322—326.

Summary

Macrophytes have a central position in nutrient cycling in the littoral zone of lakes. The intensity of nutrient uptake by roots and/or shoots, translocation, release by healthy plants and from decaying plants, exchange of elements within macrophyte-periphyton complexes (Fig. 1) determine nutrient budget and control the extent of impact of macrophytes on lake ecosystems.

The role of macrophytes in nutrient cycling is primarily determined by the site of nutrient uptake (water or bottom sediments). Opinions on the factors regulating shoot or root proportion in nutrient uptake are contradictory. The importance of plant morphology and anatomy as well as the role of relative differences in phosphorus concentration in water and in bottom sediments are discussed.

A large number of factors could determine the biomass, cover and zonation of lake macrophytes. Among others, the importance of light condition, lake morphometry and littoral slope are analysed.

Field studies and field and laboratory experiments conducted by various authors show both the beneficial and/or detrimental effect of macrophytes on water quality. Depending on the species of plant and type of water body, macrophytes may accumulate nitrogen and phosphorus for various periods of time and decrease the concentration of these elements in water. On the other hand, it was also demonstrated that different plants in different environmental conditions may mobilize nutrients from bottom sediments and thereby accelerate eutrophication processes.

One of the most frequently discussed function of macrophytes, important from the point of view of their role in lake ecosystems, is the accumulation of nitrogen and phosphorus in plant tissues. The amount of accumulated nutrients depends on the physiological capacity for nutrient uptake by particular plant species as well as on the macrophyte biomass. The role of macrophytes in accumulation of nutrients is demonstrated on examples of 14 Masurian lakes (Table I).

Parallel with increasing eutrophication the decrease in macrophyte biomass and cover is usually observed. Among various factors which could be responsible for the decline of macrophytes, the influence of increasing phytoplankton biomass is primarily pointed out in the literature. But also the reduction of macrophytes due to increasing growth of epiphytes and filamentous blanketing littoral algae is noticed. Among other factors responsible for decline of macrophytes in eutrophic lakes direct toxic effect of high phosphorus levels and enrichment of bottom sediment in organic matter are also mentioned.

Macrophytes because of their significance in the lake functioning require special control and protection. Present management practices directed to littoral plants include control of an extensive macrophytes growth, restoration of degraded sites and construction of new habitats which can serve as a protective barrier for dissolved nutrients and particulates. Among available techniques for control the nuisance growth of macrophytes the most common are: harvesting, lake level regulation, use of chemicals, light limitation and biological control.

Various techniques are also applied for restoration of degraded macrophyte stands: artificial recolonization by replanting, sediment removal, water level regulation, fencing and construction of artificial wetlands.

Several field observations and field and laboratory experiments show that emergent macrophyte stands and submerged macrophyte—periphyton complexes can remove effectively various substances from through-flowing waters. This suggests that under some conditions macrophyte can be a biological filter for lakes. Several examples of macrophyte management for purpose of lake restoration are presented.

(wpłynęło: 30 VI 1988 r.)