

Teresa Ozimek

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

Makrofity zanurzone i ich relacje z glonami w jeziorach o wysokiej trofii

**Submerged macrophytes
and their relationship with algae
in eutrophic and hypertrophic lakes**

1. Wstęp

Obok wielu innych, coraz częściej wymienianym symptomem wzrostu trofii jezior jest ustępowanie makrofitów zanurzonych, aż do ich eliminacji włącznie w niektórych jeziorach hypertroficznymi. Hipotezy dotyczące mechanizmów tych zmian w swoich założeniach bezpośrednią i decydującą rolę przypisują różnym czynnikom.

Jedną z bardziej znanych jest hipoteza *Wetzela i Hougha* (1973) wyjaśniająca ustępowanie makrofitów ograniczeniem warunków świetlnych przez fitoplankton. *Phillips i in.* (1978) nadrzędną rolę w tym procesie, głównie w płytkich jeziorach, przypisują glonom nitkowatym luźno związanym z podłożem, a ściślej efektowi zacieniania przez nie makrofitów. *Balls i in.* (1989) sugerują, że decydującą rolę odgrywają osady denne, tak przekształcone, że ich skład i struktura uniemożliwiają wzrost roślin zanurzonych. Ci sami autorzy w alternatywnej hipotezie jako bezpośrednią przyczynę wymieniają konkurencję o azot. Niezależnie od decydującego czynnika efekt końcowy jest taki sam – ustępowanie makrofitów i dominacja fitoplanktonu.

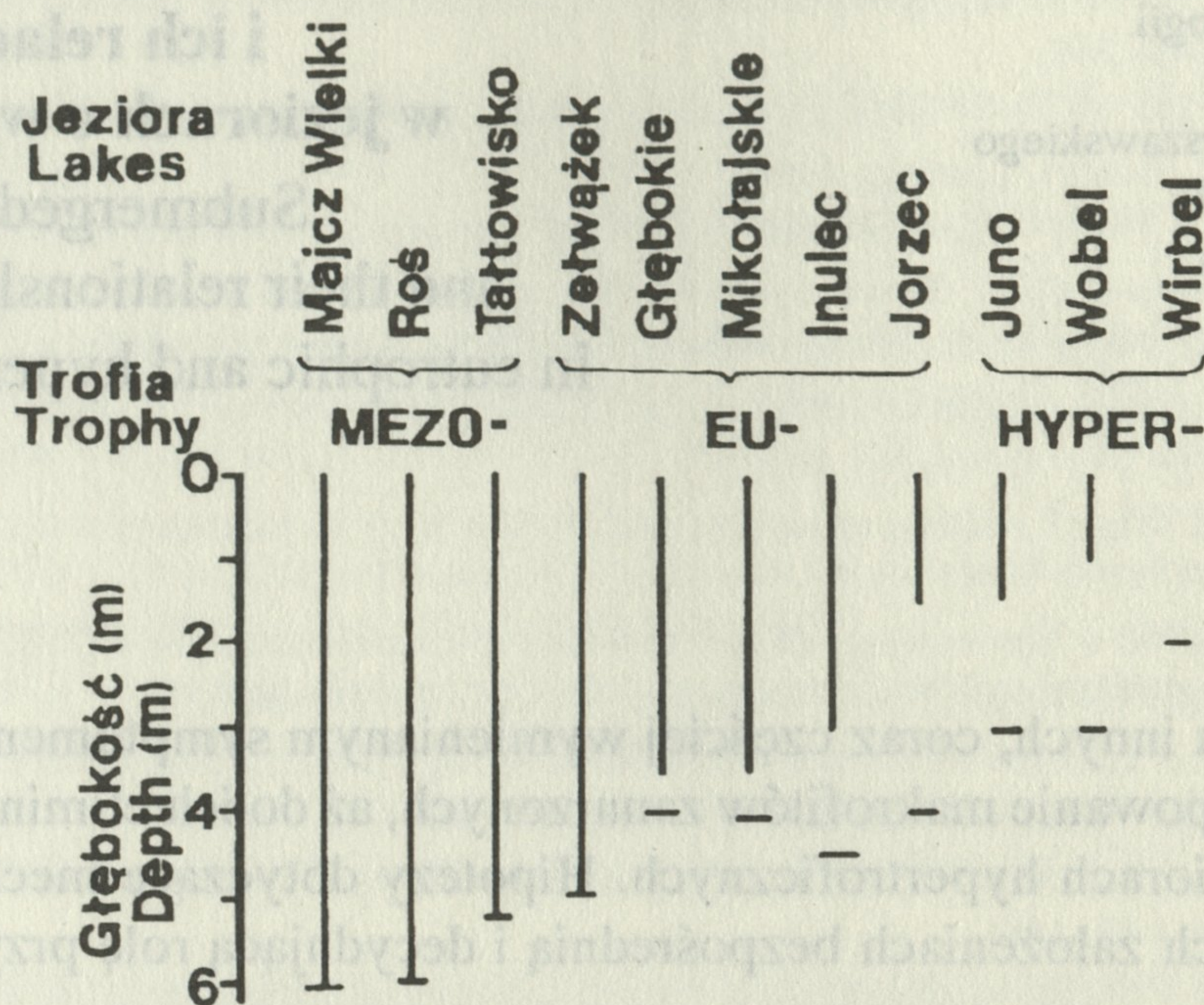
W literaturze (*Boyd 1971, Pieczyńska i Ozimek 1976, Denny 1987, Engel 1988*) często podkreślana jest istotna rola makrofitów w funkcjonowaniu ekosystemów jeziornych. Zatem w programach rekultywacji jezior powinna być uwzględniona odnowa makrofitów. Do tego celu konieczne jest ustalenie rzeczywistych czynników decydujących o ustępowaniu roślin zanurzonych.

Celem niniejszego artykułu jest analiza przyczyn i konsekwencji zanikania makrofitów zanurzonych (z uwzględnieniem relacji: makrofity–glony) oraz określenie możliwości ich rekultywacji w jeziorach o wysokiej trofii.

2. Makrofity zanurzone a proces eutrofizacji

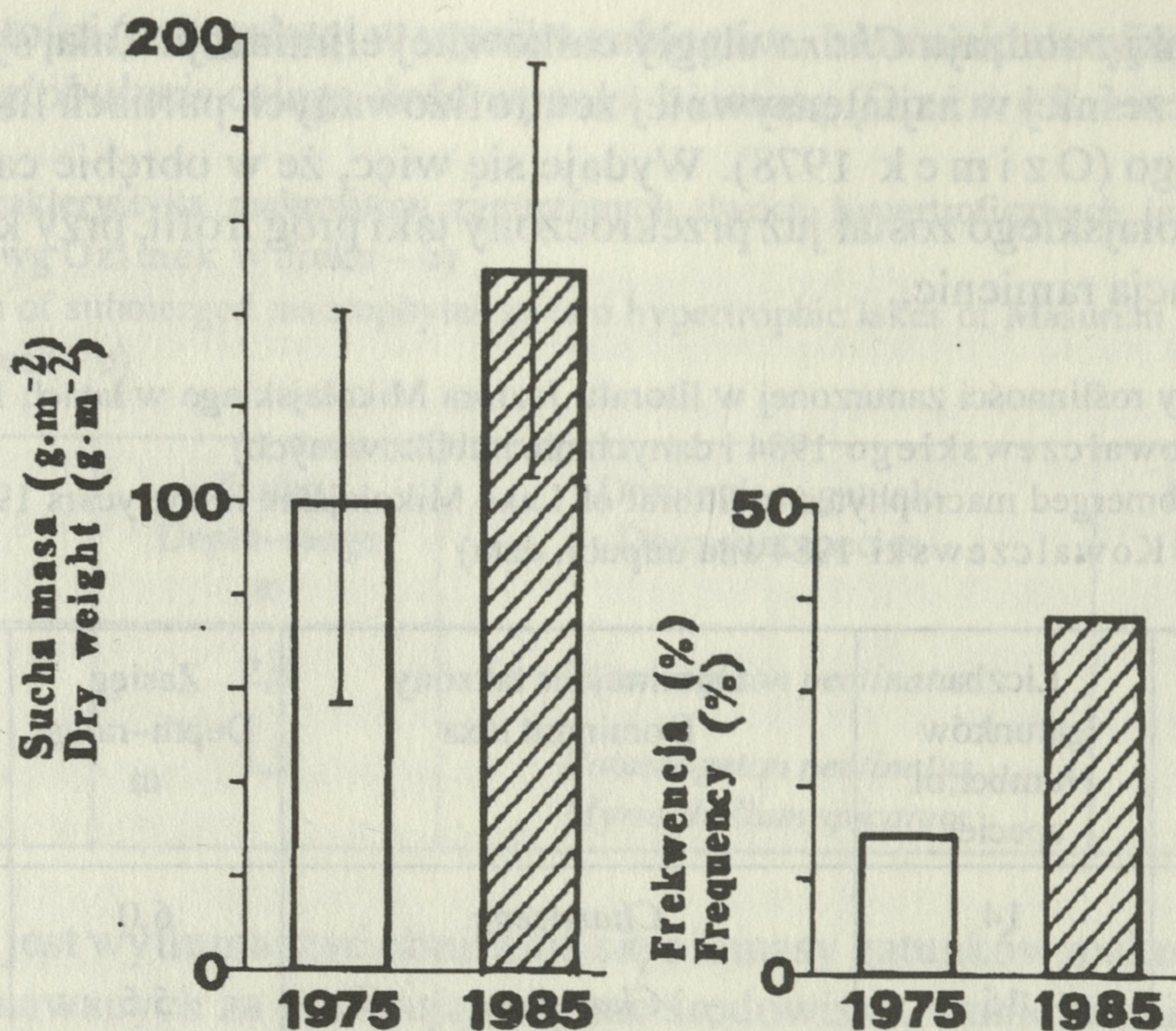
2.1 Zasięg i zajmowana powierzchnia

Wraz ze wzrostem trofii jezior makrofity zanurzone ustępują z głębszych partii litoralu. W jeziorach hypertroficznymi ich zasięg jest około trzykrotnie mniej-



Rys. 1. Zasięg występowania makrofitów zanurzonych (linie pionowe) i głębokość przenikania 1% światła powierzchniowego (linie poziome) w jeziorach o różnej trofii na Pojezierzu Mazurskim (wg Bernatowicza i Pieczyńskiej 1965, Ozimek 1983, Ozimek i Kowalczewskiego 1984)
Depth-range of submerged macrophytes (vertical lines) and depth penetration of 1% of surface irradiation (horizontal lines) in lakes of different trophic levels on Masurian Lakeland (after Bernatowicz and Pieczyńska 1965, Ozimek 1983, Ozimek and Kowalczewski 1984)

szy w porównaniu z jeziorami mezotroficznymi i słabo eutroficznymi, bądź następuje całkowita eliminacja (rys. 1). Powszechnie przyjmuje się, że dolną granicę występowania makrofitów w jeziorach wyznacza głębokość przenikania 1% światła padającego na powierzchnię wody. W większości intensywnie zeutrofizowanych jezior makrofitów zanurzonych nie występują w całej strefie eufotycznej (rys. 1), co sugeruje, że należy szukać innych – poza światłem – czynników odpowiedzialnych za ich ustępowanie. W hipertroficznym jeziorze Wirbel rozwój makrofitów zanurzonych jest prawdopodobnie limitowany głównie przez skład i strukturę osadów dennych (Ozimek dane nie publ.). W jeziorach Mikołajskim, Juno i Wobel czynnikiem decydującym o wycofywaniu się makrofitów z głębszych partii litoralu jest masowy rozwój dennych glonów nitkowatych z rodzaju *Vaucheria* (Ozimek 1990). W Jeziorze Mikołajskim zasięg makrofitów zanurzonych zmniejszył się z 5,5 do 3,5 m w latach 1972–1980 (Ozimek i Kowalczewski 1984), w tym czasie wzrosła biomasa i frekwencja nitkowatych glonów dennych (rys. 2). Ustępowanie makrofitów zanurzonych obserwuje się również w płytkich partiach litoralu jezior Mikołajskiego, Juno i Wobel. Zjawisko to trudno jest interpretować pogorszeniem się warunków świetlnych, czy zmienionym chemizmem osadów dennych. W płytkich partiach litoralu znaczna ilość światła przenika bowiem do dna. Osady są mineralne, mało zmienione, gdyż w wyniku intensywnego falowania naniesiona z zewnątrz i wytworzona w



Rys. 2. Biomasa i frekwencja *Vaucheria dichotoma* w litoralu Jeziora Mikołajskiego w latach 1975–1985 (wg Ozimek 1990)

Biomass and frequency of *Vaucheria dichotoma* in littoral of Lake Mikołajskie in years 1975–1985 (after Ozimek 1990)

obrębie tej strefy materia organiczna jest szybko wypłukiwana do głębszych partii jeziora. W strefie tej stwierdza się natomiast w ciągu ostatnich 10 lat wzrost biomasy glonów nitkowatych, głównie z rodzaju *Cladophora* (Pieczyńska i in. 1988).

W związku z eliminacją makrofitów z głębokich i płytkich partii litoralu, zmniejsza się ogólna powierzchnia dna porośniętego przez makrofity zanurzone. W jeziorach o wysokiej trofii stanowi ona zaledwie 30% potencjalnej powierzchni dostępnej dla makrofitów, podczas gdy w jeziorach o niskiej trofii – 100% (przeliczone wg danych w artykule Pieczyńskiej 1988 oraz danych własnych).

2.2 Skład gatunkowy i biomasa

W większości mezotroficznym i słabo eutroficznym jezior Pojezierza Mazurskiego dominują ramienice (*Characeae*) (Pieczyńska i Ozimek 1976, Ozimek 1983). Przy stopniowym wzroście trofii jezior dominacja ramienic może utrzymywać się przez wiele lat. Oczywiście następują zmiany roślinności, ale są one powolne i głównie ilościowe. Przykładem tego są wieloletnie zmiany roślinności zanurzonej w litoralu Jeziora Mikołajskiego (tab. I). W ciągu 17 lat (1963–1980) dziesięciokrotnie obniżyła się biomasa makrofitów zanurzonych, zmalał też udział ramienic w ich całkowitej biomacie z 60% w 1963 r. do 24% w 1980. W następnym dziesięcioleciu (1980–1990) ramienice przestały domino-

wać, a gatunki z rodzaju *Chara* uległy całkowitej eliminacji. Taką sytuację notowano już wcześniej w najintensywniej zeutrofizowanych partiach litoralu Jeziora Mikołajskiego (Ozimek 1978). Wydaje się więc, że w obrębie całego litoralu Jeziora Mikołajskiego został już przekroczony taki próg trofii, przy którym następuje eliminacja ramienic.

Tab. I. Zmiany roślinności zanurzonej w litoralu Jeziora Mikołajskiego w latach 1963–1990 (wg Ozimek i Kowalczewskiego 1984 i danych nie publikowanych)

Changes of submerged macrophytes in littoral of Lake Mikołajskie in the years 1963–1990 (after Ozimek and Kowalczewski 1984 and unpubl. data)

Rok Year	Liczba gatunków Number of species	Dominujące taksony Dominant taxa	Zasięg Depth-range m	Sucha masa Dry weight $g \cdot m^{-2}$
1963	14	<i>Characeae</i>	6,0	210,0
1971	15	<i>Characeae</i>	5,5	60,0
1980	17	<i>Characeae</i>		
		<i>Potamogeton pectinatus</i>	3,5	20,0
1990	15	<i>Myriophyllum spicatum</i> <i>Potamogeton pectinatus</i>	3,0	*

*Dane w opracowywaniu – Data in preparation.

Na podstawie wieloletnich badań w innych jeziorach Pojezierza Mazurskiego stwierdzono, że drastyczne zmiany w składzie gatunkowym i biomacie roślinności zanurzonej następują na pograniczu eutrofii i hypertrofii. W wyniku tych zmian w jeziorach hypertroficznym występuje mała liczba gatunków (1–4) i niska biomasa. W jeziorach takich najczęściej dominują rdestnica *Potamogeton pectinatus* i wywłócznik *Myriophyllum spicatum* (tab. II). Tworzą one zazwyczaj jednogatunkowe agregacje rozdzielone przestrzennie – zarówno poziomo (występują w różnych częściach jeziora), jak i pionowo (zajmują strefy o różnych głębokościach). Krańcowym przykładem są niektóre jeziora hypertroficzne, np. Wirbel, w których nastąpiła całkowita eliminacja roślin zanurzonych.

Wielu autorów wiąże przebudowę składu gatunkowego roślinności ze zmianą chemizmu wody w miarę wzrostu trofii jezior. Za najbardziej wrażliwe pod tym względem uważane są ramienice (Lang 1981). Forsberg (1964) oraz Kohler i in. (1971) eliminację ramienic wyjaśniają wzrostem zawartości fosforu w wodzie. Po weryfikacji tej tezy eksperymentami laboratoryjnymi, Melzer i in. (1977) oraz Blindow (1988) sugerują, że to zacienianie przez fitoplankton jest główną przyczyną ustępowania ramienic, a nie wysoka koncentracja fosforu w wodzie. Potwierdzałyby to badania prowadzone w jeziorze Zwemlust, gdzie mimo wysokiej zawartości P-PO₄ w wodzie ($1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$), a jednocześnie jej dużej

przezroczystości (osiągniętej w wyniku zabiegów „biomanipulacyjnych”), ramienica *Chara globularis* osiąga dość wysoką biomasę (O z i m e k i in. 1990).

Tab. II. Charakterystyka makrofitów zanurzonych dwóch hipertroficznycch jezior Pojezierza Mazurskiego (wg O z i m e k w druku – b)

Characteristics of submerged macrophytes in two hypertrophic lakes of Masurian Lakeland (after O z i m e k in press – b)

Jeziro Lake	Zasięg Depth-range m	Dominujące gatunki Dominant species	Sucha masa Dry weight $g \cdot m^{-2}$
Juno	2,0	<i>Potamogeton pectinatus</i>	20,0
Wobel	1,5	<i>Potamogeton pectinatus</i> <i>Myriophyllum spicatum</i>	10,0

Trudniej jest wytłumaczyć obniżanie się biomasy gatunków makrofitów zanurzonych, uznawanych za preferujące żyzne środowiska, zmniejszeniem się przezroczystości wody i wzrostem zawartości w niej pierwiastków biofilnych. W ostatnich latach takie właśnie zjawisko obserwuje się w litoralu Jeziora Mikołajskiego. Przykładami mogą być rogatek *Ceratophyllum demersum* i rdestnica *Potamogeton pectinatus*, gatunki mające niskie wymagania świetlne i preferujące bardzo żyzne wody (A n d e r s o n 1978, O z i m e k 1978, V a n W i j k 1989). Tymczasem wraz ze wzrostem trofii Jeziora Mikołajskiego udział *C. demersum* w ogólnej biomacie roślinności zanurzonej obniżył się z 23,5 do 5,6% (O z i m e k i K o w a l c z e w s k i 1984). *P. pectinatus*, po okresie intensywnego rozwoju w latach 1971–1980, zaczął wyraźnie ustępować w następnym dziesięcioleciu (Ozimek w przygotowaniu). *C. demersum* występuje w najgłębszych strefach litoralu, *P. pectinatus* – w naj płytszych. W obu tych strefach w ostatnich latach nastąpił masowy rozwój glonów nitkowatych luźno związanych z podłożem. Przyczyn obniżania się biomasy i następnie ustępowania wymienionych gatunków makrofitów należy więc szukać w oddziaływaniu na nie glonów nitkowatych. W jeziorach o wysokiej trofii zmiany roślinności zanurzonej wywołane są w pierwszym rzędzie oddziaływaniami biotycznymi.

3. Wzajemne relacje między makrofitami zanurzonymi a glonami

3.1. Makrofity a fitoplankton

Wzajemne oddziaływanie makrofitów zanurzonych i fitoplanktonu może realizować się poprzez konkurencję o światło, pierwiastki biofilne oraz na drodze allelopatii. Główny kierunek i siła oddziaływań tych dwóch grup ekologicznych

roślin na siebie zmienia się w miarę, jak jeziora zdominowane przez makrofity stają się – wraz ze wzrostem trofii – zbiornikami zdominowanymi przez fitoplankton.

W jeziorach mezotroficznym i słabo eutroficznym (w jeziorach głębokich – w litoralu, w płytkich – najczęściej w całym zbiorniku) makrofity są dominującą grupą producentów. Jest to wynikiem ich przystosowań do wykorzystywania zasobów środowiska, bowiem przy niskim stężeniu pierwiastków biofilnych w wodzie jako ich główne źródło wykorzystują osady dennie (Denny 1980, 1987, Agami i Waisel 1986, Carpenter i Lodge 1986). Glony planktonowe, nie mające takich alternatywnych źródeł, ograniczone są przez zawartość pierwiastków w wodzie. W wodach o niskiej trofii makrofity zanurzone są więc konkurencyjnie silniejsze niż glony planktonowe, czego efektem jest wysoka biomasa tych pierwszych. Układ z dominacją makrofitów zanurzonych, powstały pierwotnie pod wpływem czynników środowiskowych, może utrwalić się na długi okres nawet przy umiarkowanym dopływie pierwiastków biofilnych z zewnątrz. W tak powstałym systemie stabilizująco działają same makrofity, ograniczając rozwój fitoplanktonu. Gęste skupienia makrofitów zanurzonych silnie redukują natężenie światła w wodzie, wpływając tym samym na zmniejszenie produkcji i biomasy fitoplanktonu (Dokulil 1973, Brammer 1979, Verhove 1980). Nie bez znaczenia jest skład gatunkowy makrofitów zanurzonych i ich cykle fenologiczne. W jeziorach o niskiej trofii dominują ramienice, gatunki zazwyczaj zimozielone, dzięki czemu ich negatywne oddziaływanie na fitoplankton notuje się już wczesną wiosną, w okresie gdy zaczyna się on dopiero rozwijać, i trwa do późnej jesieni. Jak wykazały badania laboratoryjne Gibbsa (1973) oraz Wiim-Andersena i in. (1982), ramienice wydzielają do środowiska substancje inhibujące rozwój fitoplanktonu.

Co powoduje zatem, że układ taki staje się niewydolny w miarę wzrostu trofii jezior? I znowu pierwotne przyczyny są natury środowiskowej. Wzrost stężenia pierwiastków biofilnych w wodzie, spowodowany zwykle ich stałym dopływem z zewnątrz, umożliwia obfity rozwój fitoplanktonu. Przy wysokim stężeniu pierwiastków w wodzie glony szybciej i wydajniej je pobierają (Fitzgerald 1969, Mulligan i Baranowski 1972). Efektem jest wzrost biomasy glonów i silniejsze oddziaływanie na makrofity zanurzone. Newralgicznym okresem dla makrofitów staje się wiosna, bowiem obok gatunków o całorocznie zielonych częściach nadziemnych pojawiają się gatunki tworzące części nadziemne dopiero w tym okresie, które do kiełkowania i wzrostu wymagają dużej ilości światła. Istotne staje się zatem, która z grup roślin – glony czy makrofity zanurzone – zaczyna wzrastać wcześniej: jeśli makrofity, to mogą one przez sezon wegetacyjny dominować w litoralu nawet w warunkach wysokiej trofii (Boyd 1971). Częściej jednak fitoplankton rozwija się wcześniej, powodując zacielenie makrofitów zanurzonych. Glony mogą ponadto wydzielać do środowiska substancje ograniczające rozwój makrofitów. Jak podają Van Wiersen i Prins

(1985), sinica *Anabaena* sp. poprzez allelopatyczne substancje hamuje wzrost i przyspiesza obumieranie makrofitów, które rozkładając się wydzielają do środowiska pierwiastki biofilne i tym samym stymulują wzrost biomasy fitoplanktonu. Takie zjawisko, powszechne jesienią (L a n d e r s 1982), może zaczynać się znacznie wcześniej, już w lecie, jeśli w fitoplanktonie dominują sinice.

W warunkach wysokiej trofii występują gatunki makrofitów zanurzonych mające pewne strategie obronne, takie jak szybki i prawie nieograniczony wzrost pędów dążących do światła, plastyczność cykliów fenologicznych polegająca na przyspieszeniu wzrostu i weześniejszym wytwarzaniu organów rozmnażania, wytwarzanie bulw mogących dawać odrosty kilkakrotnie w ciągu sezonu wegetacyjnego (O z i m e k 1978).

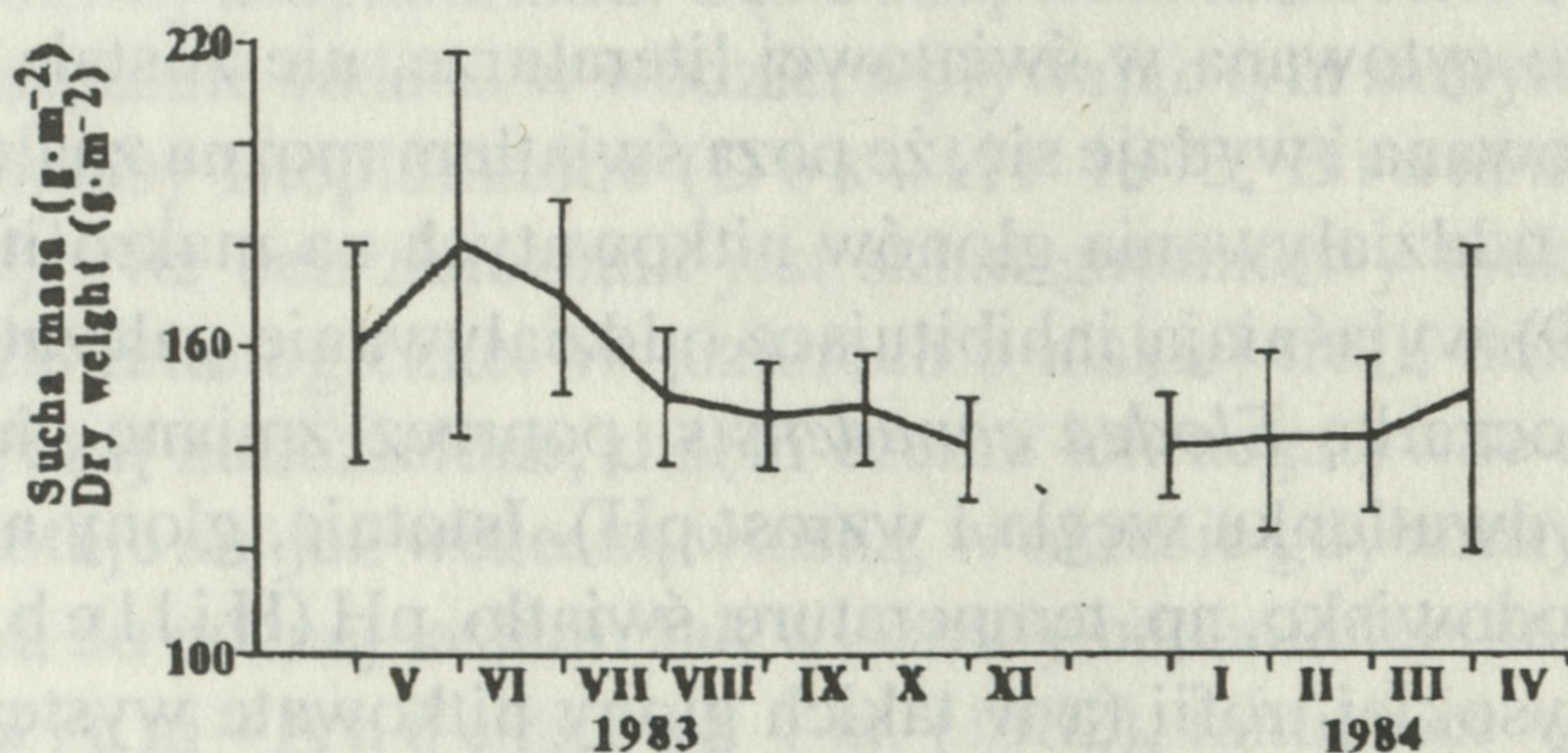
3.2 Makrofity a glony nitkowate luźno związane z podłożem

Phillips i in. (1978) uważają, że zaciężanie jest główną przyczyną negatywnego oddziaływania glonów nitkowatych na makrofity zanurzone. Hipoteza ta, chociaż często cytowana w światowej literaturze, nie została w dostateczny sposób zweryfikowana i wydaje się, że poza światłem można znaleźć inne możliwe mechanizmy oddziaływania glonów nitkowatych na makrofity. Simpson i Eaton (1989) wyjaśniają inhibitujące oddziaływanie gałęzatk *Cladophora glomerata* na moczarkę *Elodea canadensis* poprzez zmianę chemizmu wody (wyczerpywanie dwutlenku węgla i wzrost pH). Istotnie, glony nitkowate silnie przekształcają środowisko, np. temperaturę, światło, pH (Hillebrandt 1983). W warunkach wysokiej trofii (a w takich glony nitkowate występują w dużych ilościach) rosną jednak gatunki makrofitów zanurzonych o szerokim zakresie tolerancji względem pH, o możliwościach alternatywnego wykorzystania jako źródła węgla – dwutlenku węgla lub kwaśnych węglanów, o pewnej niezależności od warunków świetlnych dzięki pędom dorastającym do powierzchni wody. Mimo wszystkich wymienionych cech, które powinny umożliwiać rozwój makrofitów nawet w silnie zeutrofizowanych środowiskach, wyraźnie ustępują one w miarę, jak środowiska te zostają coraz silniej opanowane przez glony nitkowate. Istnieją na to liczne przykłady z jezior mazurskich (Pieczyńska i in. 1988, Ozimek w druku – a i b), czy jezior kanadyjskich (Painter i McCabe 1987).

Wieloletnie badania terenowe na Pojezierzu Mazurskim oraz eksperymenty laboratoryjne pozwoliły na określenie charakteru i tempa zmian makrofitów zanurzonych pod wpływem glonów nitkowatych luźno związanych z podłożem.

Na Pojezierzu Mazurskim, w litoralu intensywnie zeutrofizowanych jezior, glony nitkowate zasiedlają dwie strefy: płytką od 0,2 do 1,5 m (dominuje tu najczęściej gałęzatka *Cladophora glomerata*) i głęboką od 3,0 do 4,5 m (dominuje tu najczęściej *Vaucheria dichotoma* – Ozimek 1990). W płytkich strefach glony występują tylko w ciągu sezonu wegetacyjnego, w głębszych – przez cały rok.

V. dichotoma najwyższą biomasę osiąga na przełomie maja i czerwca (rys. 3), przed rozpoczęciem intensywnego wzrostu makrofitów zanurzonych. Rogatek *Ceratophyllum demersum* i glon *V. dichotoma* współwystępują w litoralu Jeziora Mikołajskiego. Analiza biomasy pojedynczych pędów rogatek występującego w strefie glonów nitkowatych i poza tą strefą wykazała istotne różnice ($P = 0,01$, t – Manna-Whitneya) (tab. III). *V. dichotoma* wpływa zatem negatywnie na rozwój rogatek. Potwierdziły to badania laboratoryjne (Ozimek w druku – a). Negatywne oddziaływanie glonów nitkowatych na makrofity zanurzone rośnie w miarę wzrostu biomasy tych pierwszych (tab. IV). W 20-dniowym eksperymencie laboratoryjnym użyto 2-, 4- i 6-krotnie wyższą biomasę glonów nitkowatych w stosunku do biomasy makrofitów. Już przy dwukrotnie wyższej biomacie *Vaucheria dichotoma* rogatek nie przyrastał (przyrosty równoważyły tylko ubytki), przy sześciokrotnie wyższej biomacie ubytki rogatek przekraczały 50% biomasy wyjściowej.



Rys. 3. Zmiany biomasy *Vaucheria dichotoma* w ciągu roku w litoralu Jeziora Mikołajskiego (średnie z 5 stanowisk, wg Ozimek 1990)

Changes of biomass of *Vaucheria dichotoma* during the year in littoral of Lake Mikołajskie (mean from 5 sites, after Ozimek 1990)

Tab. III. Średnia długość i sucha masa pojedynczych pędów ($n = 20$) *Ceratophyllum demersum* ze stanowisk z glonem *Vaucheria dichotoma* (A) i ze stanowisk bez tego glonu (B) w litoralu Jeziora Mikołajskiego (lipiec 1986, wg Ozimek w druku – a)

Average length and dry weight of individual stems ($n = 20$) of *Ceratophyllum demersum* from sites with *Vaucheria dichotoma* (A) and from sites without *V. dichotoma* (B) in littoral of Lake Mikołajskie (July 1986, after Ozimek in press – a)

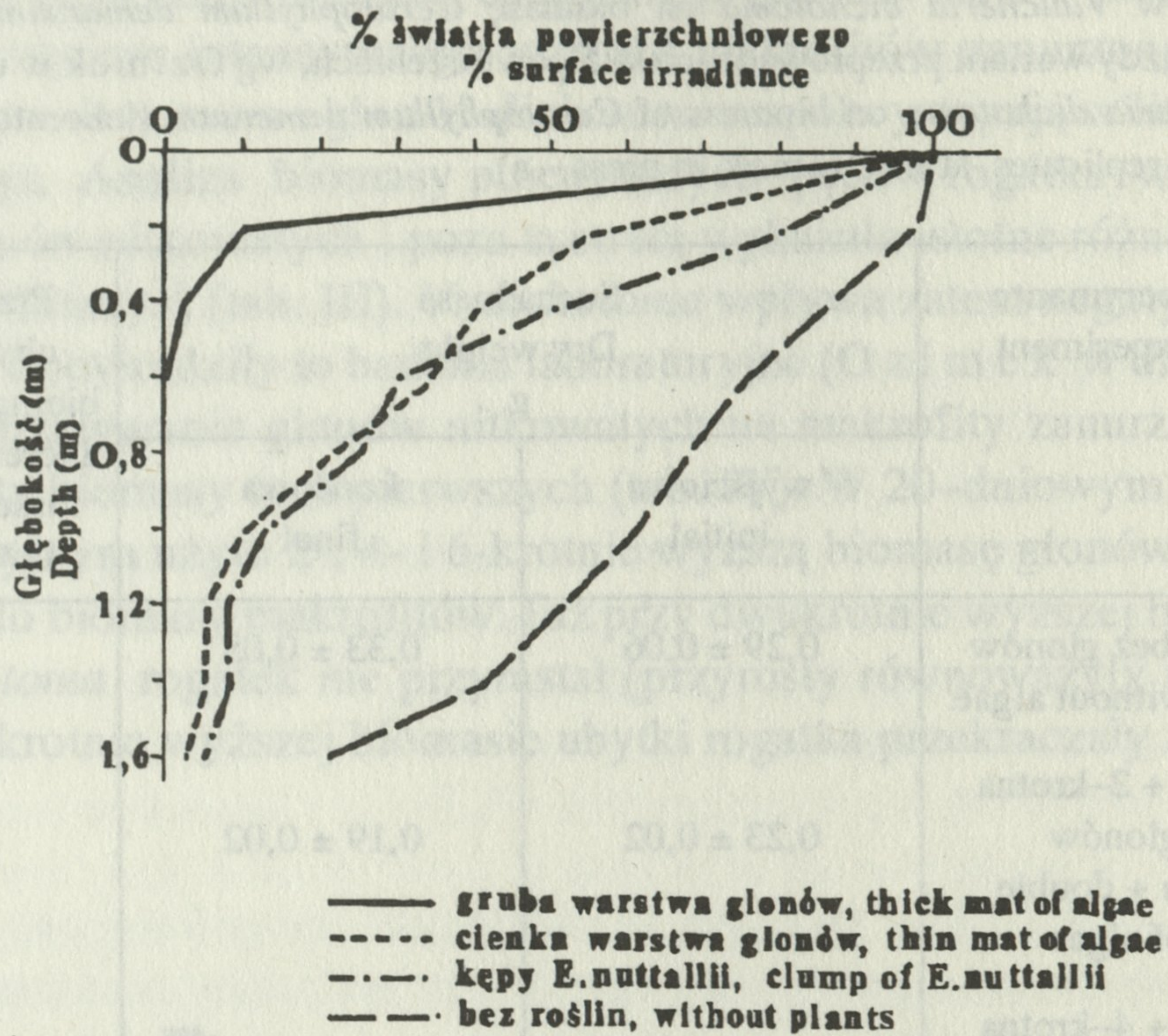
Stanowisko Site	Długość Length m	Sucha masa Dry weight g
A	$0,2 \pm 0,06$	$0,02 \pm 0,009$
B	$0,8 \pm 0,20$	$0,60 \pm 0,025$

Tab. IV. Wpływ *Vaucheria dichotoma* na biomasę *Ceratophyllum demersum* (eksperyment laboratoryjny, każdy wariant przeprowadzono w 5 powtórzeniach, wg Ozimek w druku – a)
 Effect of *Vaucheria dichotoma* on biomass of *Ceratophyllum demersum* (laboratory experiment, each variant in 5 replicates, after Ozimek in press – a)

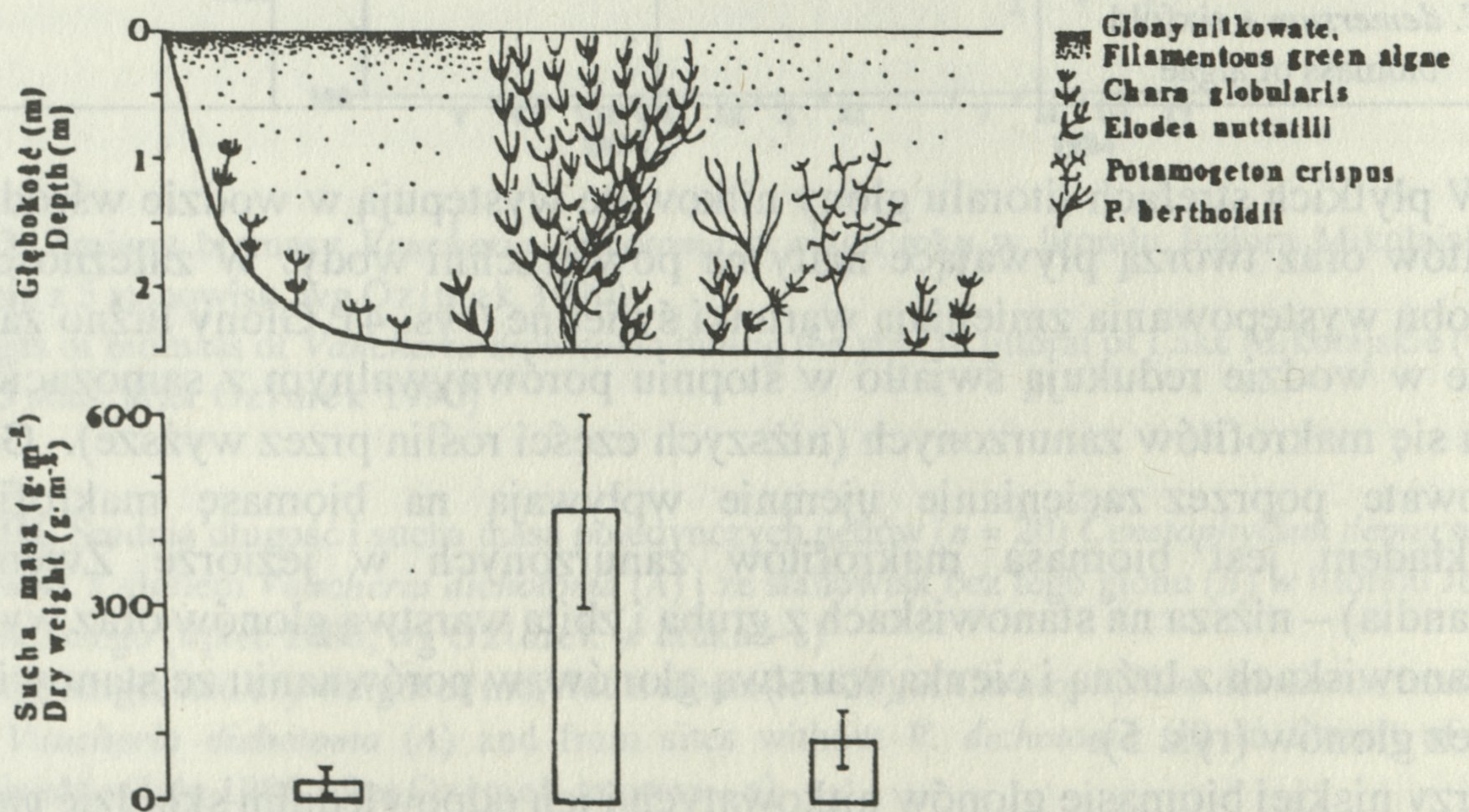
Wariant eksperymentu Variant of experiment	Sucha masa Dry weight g		Przyrosty (+) i ubytki (-) w % biomasy wyjściowej Increments (+) and losses (-) in % of initial biomass
	wyjściowa initial	końcowa final	
<i>C. demersum</i> bez glonów <i>C. demersum</i> without algae	0,29 ± 0,06	0,33 ± 0,05	+26,9
<i>C. demersum</i> + 2-krotna biomasa glonów <i>C. demersum</i> + double biomass of algae	0,23 ± 0,02	0,19 ± 0,02	-17,4
<i>C. demersum</i> + 4-krotna biomasa glonów <i>C. demersum</i> + fourfold biomass of algae	0,18 ± 0,02	0,09 ± 0,02	-50,0
<i>C. demersum</i> + 6-krotna biomasa glonów <i>C. demersum</i> + sixfold biomass of algae	0,29 ± 0,08	0,11 ± 0,01	-62,1

W płytkich strefach litoralu glony nitkowate występują w wodzie wśród makrofitów oraz tworzą pływające maty na powierzchni wody. W zależności od sposobu występowania zmieniają warunki świetlne (rys. 4). Glony luźno zawieszane w wodzie redukują światło w stopniu porównywalnym z samozacienianiem się makrofitów zanurzonych (niższych części roślin przez wyższe). Glony nitkowate poprzez zacienianie ujemnie wpływają na biomasę makrofitów. Przykładem jest biomasę makrofitów zanurzonych w jeziorze Zwemlust (Holandia) – niższa na stanowiskach z grubą i zbitą warstwą glonów oraz wyższa na stanowiskach z luźną i cienką warstwą glonów, w porównaniu ze stanowiskami bez glonów (rys. 5).

Przy niskiej biomasie glonów nitkowatych i ich odpowiednim składzie gatunkowym biomasę makrofitów zanurzonych może być wysoka. Taką sytuację obserwowano w dużej partii litoralu Jeziora Żarnowieckiego (Ozimek 1986) oraz w jeziorach Majcz Wielki i Mamry (Ozimek dane nie publ.). W jeziorach tych wśród glonów nitkowatych dominowała *Mougeotia* sp. Negatywne oddziaływanie glonów nitkowatych na makrofity zanurzone zależy nie tylko od biomasę, ale również od składu gatunkowego tych pierwszych. Szczególnie silny efekt wywiera gałęzotka *Cladophora glomerata* (Ozimek w druku – b). W ciągu



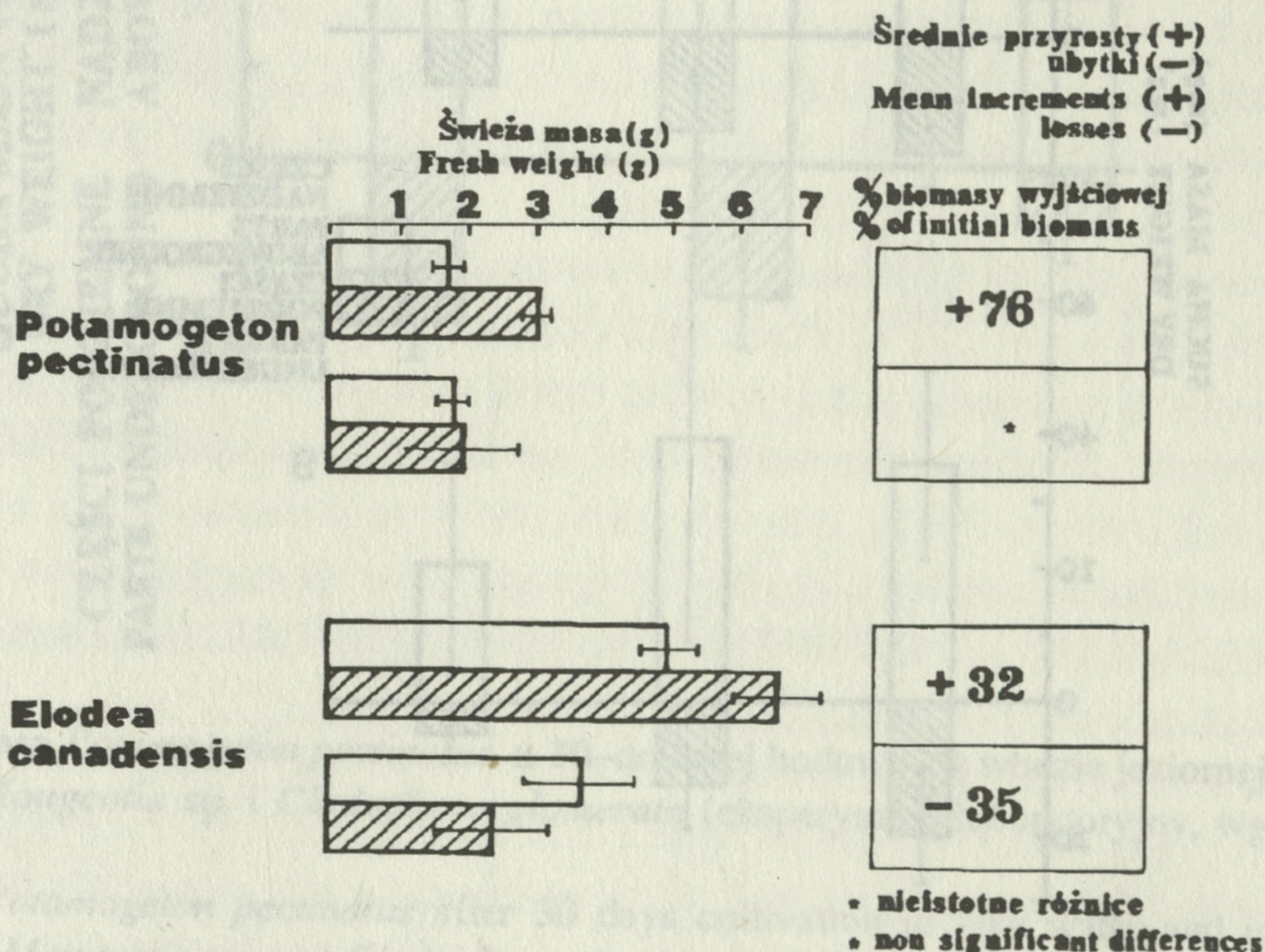
Rys. 4. Redukcja światła w różnych środowiskach jeziora Zwemlust, sierpień 1988 (dane własne)
Reduction of light irradiation in different habitats of Lake Zwemlust, August 1988 (own data)



Rys. 5. Porównanie biomasy makrofitów zanurzonych (średnie z 5 stanowisk) w środowiskach o różnej biomasy i strukturze glonów w jeziorze Zwemlust, sierpień 1988 (dane własne)

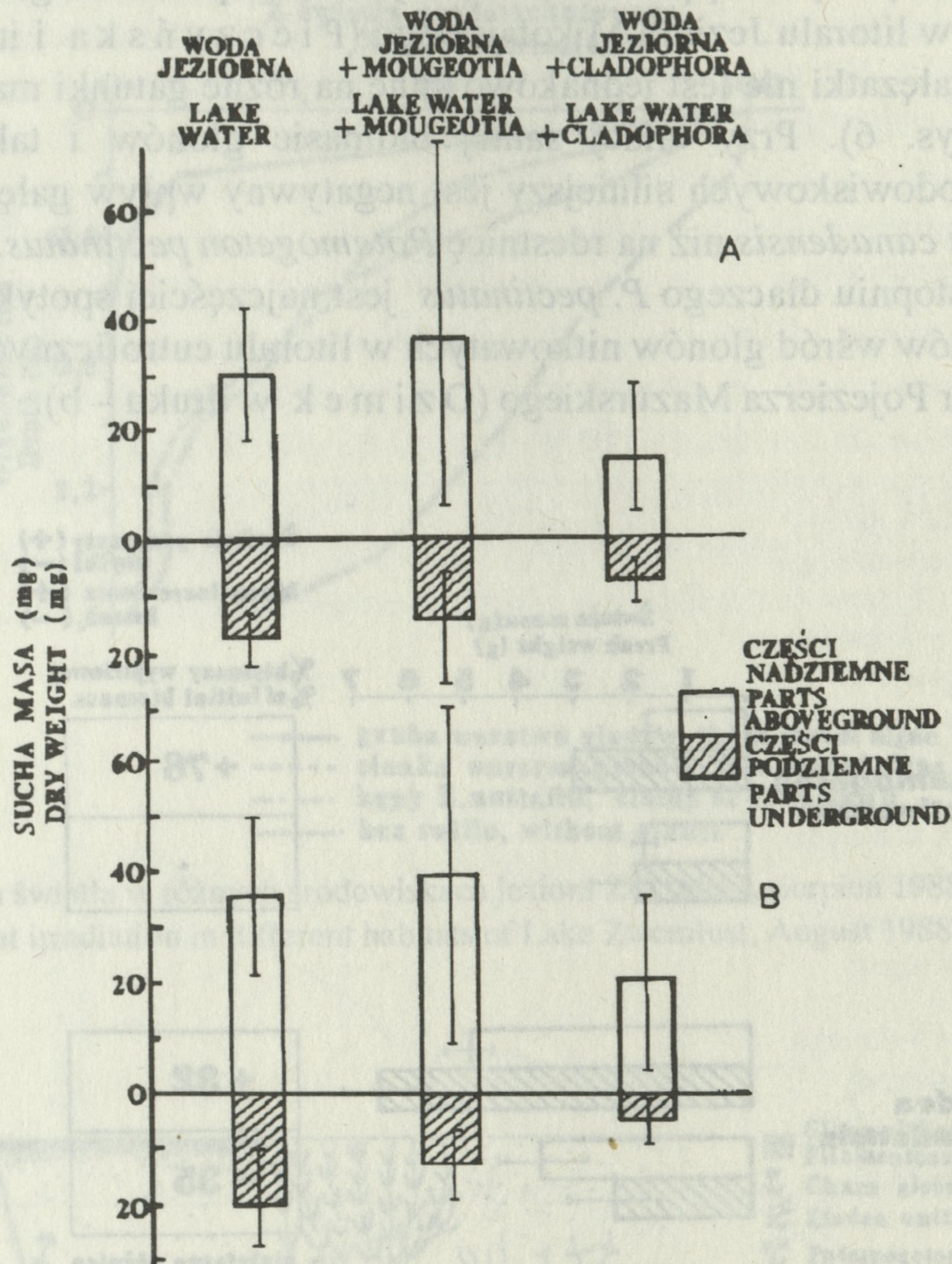
Comparison of submerged macrophyte biomass in habitats with different biomass of filamentous algae in Lake Zwemlust, August 1988 (own data)

ostatnich lat zwiększyła się powierzchnia zajmowana przez ten gatunek, jak też jego biomasa w litoralu Jeziora Mikołajskiego (P i e c z y ń s k a i in. 1988). Oddziaływanie gałęzatkki nie jest jednakowo silne na różne gatunki makrofitów zanurzonych (rys. 6). Przy takiej samej biomase glonów i takich samych warunkach środowiskowych silniejszy jest negatywny wpływ gałęzatkki na moczarkę *Elodea canadensis* niż na rdestnicę *Potamogeton pectinatus*. Wyjaśnia to w znacznym stopniu dlaczego *P. pectinatus* jest najczęściej spotykanym gatunkiem makrofitów wśród glonów nitkowatych w litoralu eutroficznym i hypertroficznym jezior Pojezierza Mazurskiego (O z i m e k w druku – b).



Rys. 6. Zmiany biomasy po 20 dniach hodowli *Elodea canadensis* i *Potamogeton pectinatus* bez i z *Cladophora glomerata* (eksperyment laboratoryjny, wg Ozimek i in. 1991)
Changes of biomass of *Elodea canadensis* and *Potamogeton pectinatus* after 20 days cultivation without and with *Cladophora glomerata* (laboratory experiment, after Ozimek et al. 1991)

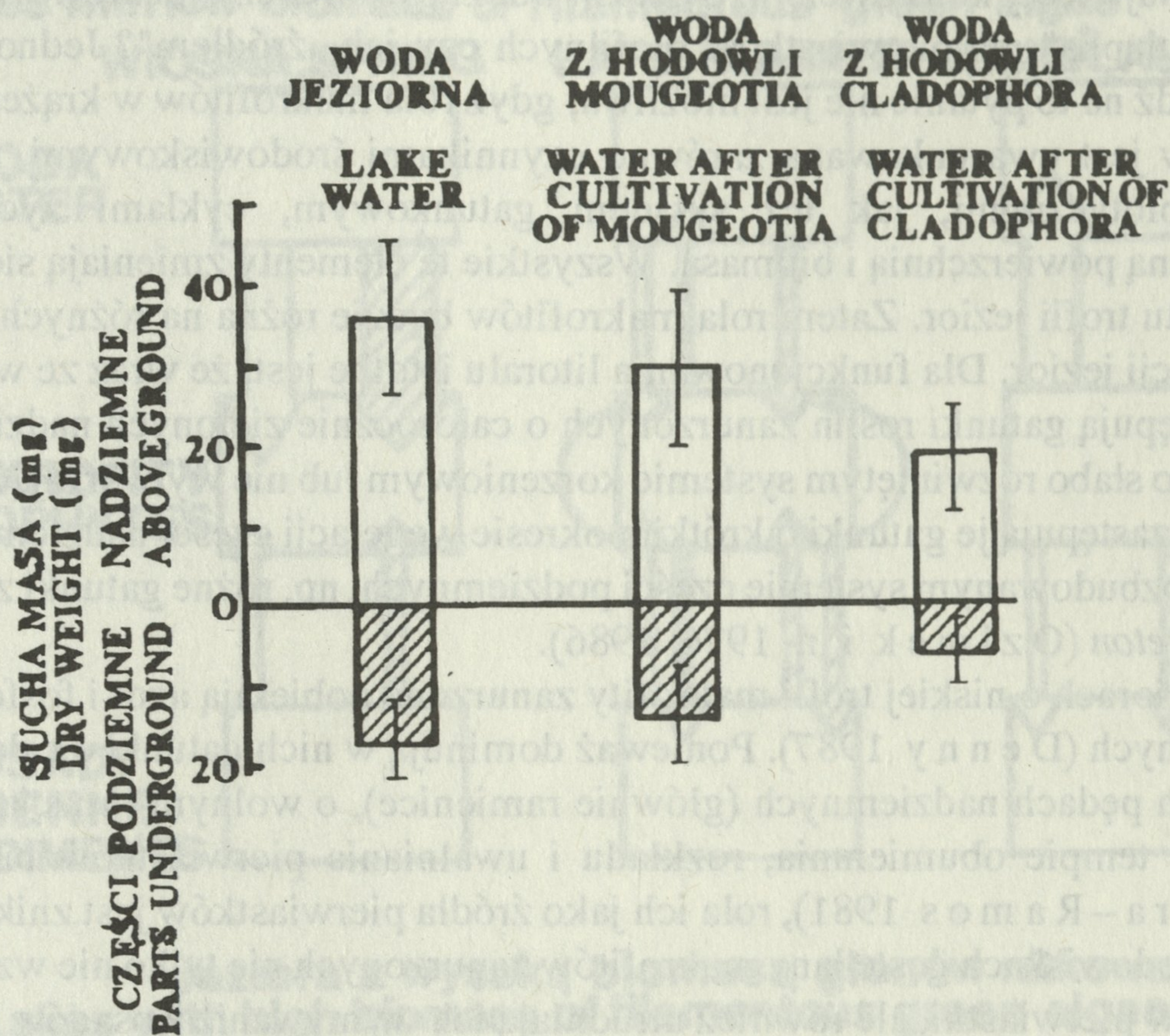
Dla sprawdzenia, czy różne gatunki glonów o tej samej biomase oddziałują podobnie na rdestnicę *Potamogeton pectinatus* i czy oddziaływanie to różni się na poszczególnych etapach jej wzrostu, przeprowadzono eksperyment laboratoryjny (O z i m e k w druku – b). Dodawano dwa gatunki glonów nitkowatych (*Mougeotia* sp. i *Cladophora glomerata*) o tej samej biomase do akwariów przed wykiełkowaniem bulw rdestnicy i po ich wykiełkowaniu, gdy pędy osiągnęły 1 i 5 cm długości. Całkowite zahamowanie wzrostu rdestnicy następowało jedynie w wariancie, gdy dodawano glony przed rozpoczęciem kiełkowania roślin. Nie stwierdzono istotnych różnic ($P = 0,01$, t – Manna-Whitneya) przy dodawaniu glonu *Mougeotia* sp. do rdestnicy na różnym etapie wzrostu, w porównaniu z hodowlą kontrolną (bez glonów). Istotne różnice w końcowej biomase makrofitów



Rys. 7. Biomasa *Potamogeton pectinatus* po 30-dniowej hodowli bez glonów i z glonami nitkowatymi – eksperyment laboratoryjny (A – glony dodano do pędów o długości 1 cm, B – glony dodano do pędów o długości 5 cm, wg Ozimek w druku – b)

Biomass of *Potamogeton pectinatus* after 30 days cultivation without and with filamentous algae – laboratory experiment (A – addition of algae to 1 cm stems, B – addition of algae to 5 cm stems, after Ozimek in press – b)

stwierdzono w hodowli *P. pectinatus* z gałązatką *Cladophora glomerata* (rys. 7). Dla sprawdzenia, czy oddziaływanie glonów odbywa się poprzez zacieńnianie makrofitów, czy również na drodze oddziaływań chemicznych, prowadzono hodowlę rdestnicy *P. pectinatus*, do której w jednym wariantcie dopływała woda z hodowli glonu *Mougeotia* sp., w drugim – woda z hodowli glonu *Cladophora glomerata* (rys. 8). Otrzymano podobny wynik, jak przy traktowaniu makrofitów glonami. Końcowa biomasa rdestnicy w wodzie z hodowli *Mougeotia* sp. nie różniła się istotnie od biomasy rdestnicy w wariantcie kontrolnym. Makrofity rosnące w wodzie z hodowli *Cladophora glomerata* miały istotnie obniżoną biomasa w porównaniu z warianttem kontrolnym. Pozwala to przypuszczać, że główne oddziaływanie *Cladophora glomerata* na rdestnicę *P. pectinatus* odby-



Rys. 8. Biomasa *Potamogeton pectinatus* z 30-dniowej hodowli w wodzie jeziornej i w wodzie po hodowli *Mougeotia* sp. i *Cladophora glomerata* (eksperyment laboratoryjny, wg Ozimek w druku – b)

Biomass of *Potamogeton pectinatus* after 30 days cultivation in lake water and in water after cultivation of *Mougeotia* sp. and *Cladophora glomerata* (laboratory experiment, after Ozimek in press – b)

wało się na drodze allelopatii. Glony nitkowate, jeśli pojawią się przed rozpoczęciem wzrostu makrofitów zanurzonych, mogą je całkowicie wyeliminować. W jeziorach, w których *Cladophora glomerata* osiąga wysoką biomasę, następuje zmniejszenie biomasy makrofitów zanurzonych.

4. Wpływ makrofitów zanurzonych na krążenie pierwiastków biofilnych

W literaturze znaleźć można obszerne opracowania przeglądowe na temat roli makrofitów w krążeniu pierwiastków biofilnych w ekosystemach wodnych (Carpenter i Lodge 1986, Denny 1987, Pieczyńska 1988). Już samo usytuowanie makrofitów zanurzonych w jeziorach wskazuje na ich potencjalne oddziaływanie w tym procesie. Tworzą one bowiem strefę graniczną między lądem a otwartą tonią wodną, potencjalnie mogą przekształcać i zatrzymywać

materię dopływającą z lądu. Ponadto są żywym ogniwem łączącym osady denne i wodę. Najwięcej kontrowersji i dyskusji budzi pytanie: czy makrofity zanurzone są „pułapką” dla pierwiastków biofilnych czy ich „źródłem”? Jednoznaczna odpowiedź na to pytanie nie jest możliwa, gdyż rola makrofitów w krążeniu pierwiastków jest uwarunkowana zarówno czynnikami środowiskowymi, zależnościami biotycznymi, jak też składem gatunkowym, cyklami życiowymi, zajmowaną powierzchnią i biomasą. Wszystkie te elementy zmieniają się w miarę wzrostu trofii jezior. Zatem rola makrofitów będzie różna na różnych etapach eutrofizacji jezior. Dla funkcjonowania litoralu istotne jest, że wraz ze wzrostem trofii ustępują gatunki roślin zanurzonych o całorocznie zielonych nadziemnych pędach i o słabo rozwiniętym systemie korzeniowym lub nie wytwarzające go zupełnie, a zastępują je gatunki o krótkim okresie wegetacji części nadziemnych i o dobrze rozbudowanym systemie części podziemnych, np. różne gatunki z rodzaju *Potamogeton* (O z i m e k i in. 1976, 1986).

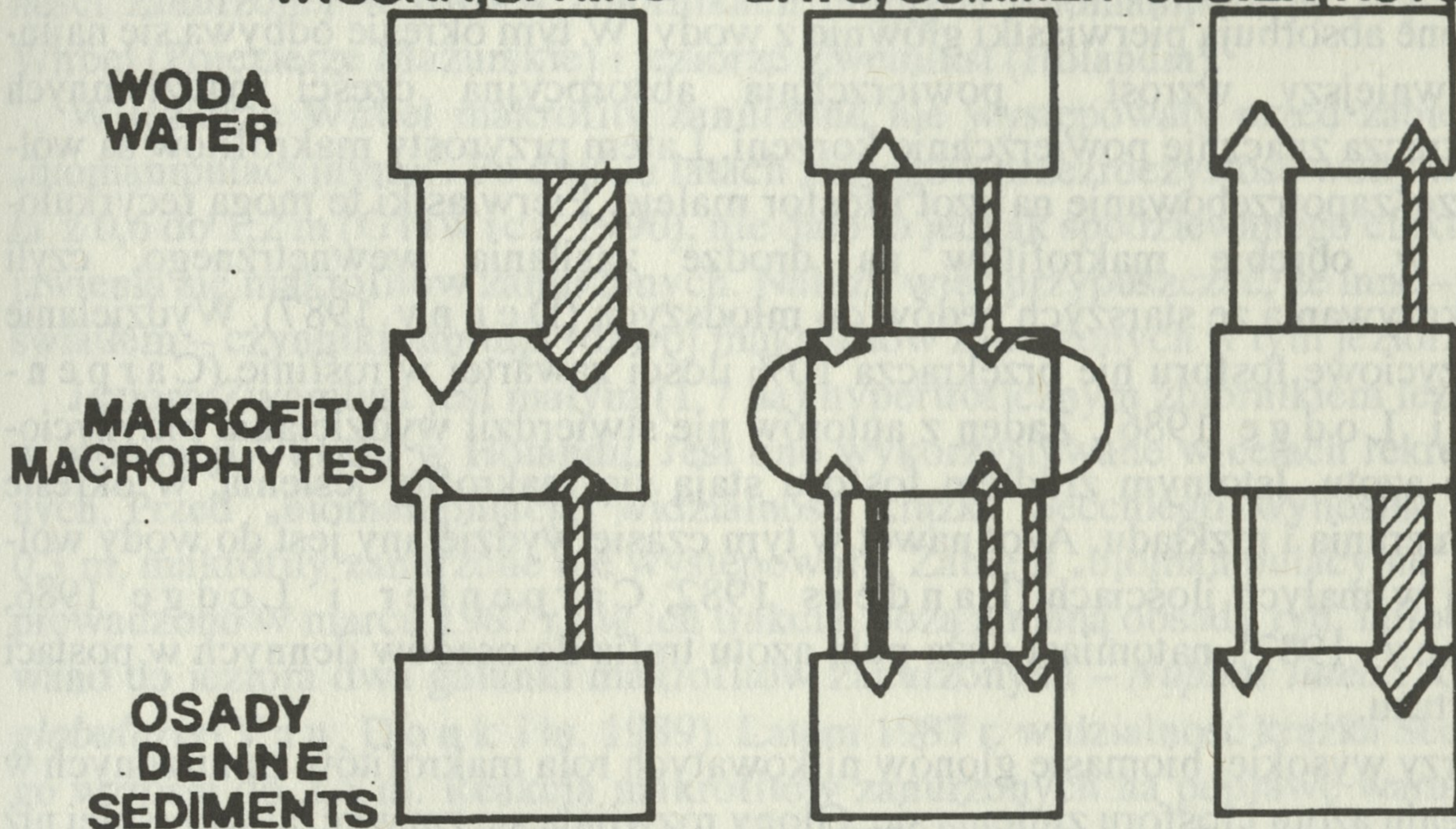
W jeziorach o niskiej trofii makrofity zanurzone pobierają azot i fosfor z osadów dennych (D e n n y 1987). Ponieważ dominują w nich gatunki o całorocznie zielonych pędach nadziemnych (głównie ramienice), o wolnym i rozciągniętym w czasie tempie obumierania, rozkładu i uwalniania pierwiastków biofilnych (P e r e y r a – R a m o s 1981), rola ich jako źródła pierwiastków jest znikoma. W takich środowiskach gęste łany makrofitów zanurzonych nie tylko nie wzbogacają wody w pierwiastki, ale również utrudniają ich wymywanie z osadów (Kowalczewski i Rybak dane nie publ.).

Sytuacja komplikuje się w miarę wzrostu trofii jezior. Zmniejsza się powierzchnia zajęta przez makrofity zanurzone i ich biomasa, rośnie liczba gatunków o krótkim cyklu życiowym, krótkim i skoncentrowanym w czasie tempie obumierania i rozkładu, o dobrze rozbudowanym systemie części podziemnych. Efektem tego jest zmniejszenie puli pierwiastków i skrócenie okresu ich zatrzymywania przez makrofity; maleje rola strefy makrofitów zanurzonych jako bariery ochronnej. Pozostaje problem, skąd makrofity zanurzone w warunkach wysokiej trofii pobierają azot i fosfor – z osadów czy wody? Na podstawie danych literaturowych P i e c z y ń s k a (1988) dochodzi do wniosku, że zależy to od koncentracji pierwiastków (w którym środowisku większa – z tego pobierają).

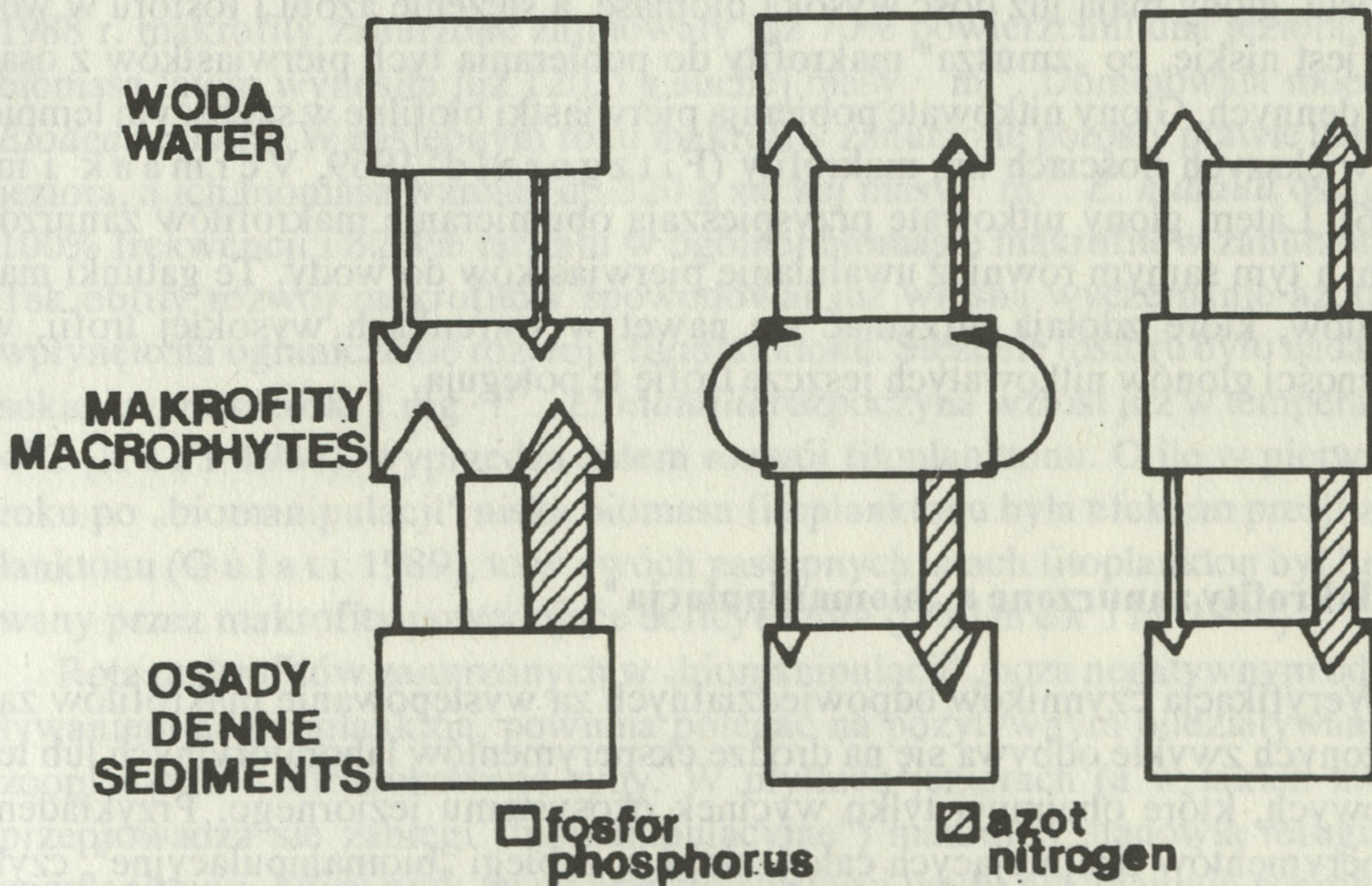
W warunkach wysokiej trofii bardzo istotne, a zwykle pomijane w literaturze przy omawianiu roli makrofitów zanurzonych w krążeniu pierwiastków biofilnych, są ich relacje, zazwyczaj konkurencyjne, z glonami. Biomasa glonów (zarówno fitoplanktonu jak i glonów nitkowatych luźno związanych z podłożem) rośnie w miarę wzrostu trofii jezior. Na rysunku 9 przedstawiono uproszczony model roli makrofitów zanurzonych w krążeniu azotu i fosforu w warunkach wysokiej trofii przy niskiej i wysokiej biomasie glonów nitkowatych. Glony nitkowate zajmują te same środowiska co makrofity zanurzone, konkurują więc o te same zasoby soli mineralnych rozpuszczonych w wodzie. Ilość i tempo pobierania azotu i fosforu przez makrofity różnią się w ciągu sezonu wegetacyjnego.

Jezióra z niską biomasą glonów nitkowatych
Lakes with low biomass of filamentous green algae

WIOSNA, SPRING LATO, SUMMER JESIEŃ, AUTUMN



Jezióra z wysoką biomasą glonów nitkowatych
Lakes with high biomass of filamentous green algae



Rys. 9. Uproszczony model roli makrofitów zanurzonych w krążeniu fosforu i azotu w ekosystemach jeziornych z niską i wysoką biomasą glonów nitkowatych

The scheme of role of submerged macrophytes in phosphorus and nitrogen cycling in lake ecosystems with low and high biomass of filamentous algae

Najintensywniej makrofity absorbują pierwiastki biofilne na wiosnę, w okresie intensywnego wzrostu. Są to ilości wielokrotnie większe niż w późniejszym okresie (B o y d 1971). Przy niskiej biomacie glonów nitkowatych makrofity zanurzone absorbują pierwiastki głównie z wody. W tym okresie odbywa się najintensywniejszy wzrost i powierzchnia absorpcyjna części nadziemnych przekracza znacznie powierzchnię korzeni. Latem przyrosty makrofitów są wolniejsze, zapotrzebowanie na azot i fosfor maleje. Pierwiastki te mogą recyrkulować w obrębie makrofitów na drodze zasilania wewnętrznego, czyli przekazywania ze starszych pędów do młodszych (D e n n y 1987). Wydzielanie przyżyciowe fosforu nie przekracza 10% ilości zawartej w roślinie (C a r p e n t e r i L o d g e 1986). Żaden z autorów nie stwierdził wydzielania przyżyciowego azotu. Istotnym źródłem fosforu stają się makrofity jesienią, w okresie obumierania i rozkładu. Azot nawet w tym czasie wydzielany jest do wody wolniej i w małych ilościach (L a n d e r s 1982, C a r p e n t e r i L o d g e 1986, D e n n y 1987), natomiast duża pula azotu trafia do osadów dennych w postaci detrytusu.

Przy wysokiej biomacie glonów nitkowatych rola makrofitów zanurzonych w krążeniu azotu i fosforu zmienia się. Glony rozwijają się zazwyczaj wcześniej niż większość gatunków makrofitów, np. *Cladophora glomerata* rozpoczyna wzrost już w temperaturze 7–10°C (M a n t a i i in. 1982), a *Potamogeton pectinatus* w 15°C (V a n W i j k 1989). W okresie, gdy makrofity zanurzone przystępują do wzrostu, glony mają już dość wysoką biomase, a stężenie azotu i fosforu w wodzie jest niskie, co „zmusza” makrofity do pobierania tych pierwiastków z osadów dennych. Glony nitkowane pobierają pierwiastki biofilne w szybszym tempie i w większych ilościach niż makrofity (F i t z g e r a l d 1969, V e r m a a k i in. 1976). Latem glony nitkowane przyspieszają obumieranie makrofitów zanurzonych, a tym samym również uwalnianie pierwiastków do wody. Te gatunki makrofitów, które zdołają utrzymać się nawet w warunkach wysokiej trofii, w obecności glonów nitkowatych jeszcze trofię tę potęgują.

5. Makrofity zanurzone a „biomanipulacja”

Weryfikacja czynników odpowiedzialnych za występowanie makrofitów zanurzonych zwykle odbywa się na drodze eksperymentów laboratoryjnych lub terenowych, które obejmują tylko wycinek ekosystemu jeziornego. Przykładem eksperymentów obejmujących całe jeziora są zabiegi „biomanipulacyjne”, czyli sterowanie strukturą troficzną ekosystemów wodnych w celu poprawy jakości wody (S h a p i r o i in. 1975, G l i w i c z 1986). Spodziewanym efektem udanej „biomanipulacji” jest wyraźna poprawa przezroczystości wody wskutek ograniczenia rozwoju fitoplanktonu, przy wysokiej zazwyczaj koncentracji pierwiastków biofilnych w wodzie. Czy tak zmieniona sytuacja środowiskowa może

doprowadzić do odnowy makrofitów zanurzonych? A jeśli tak, to czy makrofity mogą wspomagać klasyczne zabiegi „biomanipulacyjne”? Na tak postawione pytania starano się odpowiedzieć wykorzystując wyniki badań dotyczących roślinności zanurzonej w dwóch zbiornikach objętych „biomanipulacją” – jeziorze Wirbel (Pojezierze Mazurskie) i jeziorze Zwemlust (Holandia).

W jeziorze Wirbel makrofity zanurzone nie występowały przed zabiegami „biomanipulacyjnymi”. Po dwóch latach zabiegów przezroczystość wody wzrosła z 0,6 do 1,2 m (G l i w i c z 1990), nie dało to jednak spodziewanego efektu pojawienia się makrofitów zanurzonych. Należy więc przypuszczać, że inne – poza światłem – czynniki limitują rozwój makrofitów zanurzonych w tym jeziorze.

Jezioro Zwemlust jest małym (1,7 ha) hypertroficznym zbiornikiem leżącym w prowincji Utrecht w Holandii. Jest ono wykorzystywane w celach rekreacyjnych. Przed „biomanipulacją” widzialność krążka Secchiego wynosiła latem 0,3 m, makrofity zanurzone nie występowały. Zabiegi „biomanipulacyjne” przeprowadzono w marcu 1987 r.; w ich trakcie, poza zmianą obsady ryb, wprowadzono do jeziora dwa gatunki makrofitów zanurzonych – *Nuphar lutea* i *Chara globularis* (V a n D o n k i in. 1989). Latem 1987 r. widzialność krążka Secchiego wzrosła do 2,5 m. Reakcja makrofitów zanurzonych na poprawę warunków świetlnych była bardzo szybka, już latem 1987 r. – poza introdukowaną ramieniścią *Chara globularis* – pojawiło się 5 innych gatunków, które zasiedliły ok. 10% powierzchni dna jeziora. W dwóch następnych latach (1988, 1989) nie stwierdzono zmian jakościowych, zachodziły natomiast zasadnicze zmiany ilościowe. W 1988 r. makrofity zanurzone zajmowały już 70% powierzchni dna jeziora, a ich biomasa latem wynosiła już $120,0 \text{ g suchej masy} \cdot \text{m}^{-2}$. Dominowała moczarka *Eloдея nuttallii*. W następnym roku makrofity zanurzone porosły prawie całe dno jeziora, a ich biomasa wzrosła do $320 \text{ g suchej masy} \cdot \text{m}^{-2}$. *E. nuttallii* osiągnęła 100% frekwencji i 82,4% udziału w ogólnej biomacie makrofitów zanurzonych. Tak obfity rozwój makrofitów spowodował już wiosną wyczerpanie azotu, co wpłynęło na ograniczenie rozwoju fitoplanktonu. Stężenie fosforu było nadal wysokie i wynosiło ok. $1 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$. *E. nuttallii* rozpoczyna wzrost już w temperaturze 4°C (K u n i 1984), wyprzedza zatem rozwój fitoplanktonu. O ile w pierwszym roku po „biomanipulacji” niska biomasa fitoplanktonu była efektem presji zooplanktonu (G u l a t i 1989), to w dwóch następnych latach fitoplankton był limitowany przez makrofity powodujące deficyt azotu (O z i m e k i in. 1990).

Rola makrofitów zanurzonych w „biomanipulacji”, poza negatywnym oddziaływaniem na fitoplankton, powinna polegać na pozytywnym oddziaływaniu na zooplankton i introdukowane ryby. W płytkich jeziorach (a w takich zwykle przeprowadza się zabiegi „biomanipulacyjne”) makrofity stanowią refugia dla zooplanktonu, który przy dużej przezroczystości wody nie znajduje schronienia w jej głębszych warstwach (M o s s 1990). Jak podaje G r i m m (1989), zagęszczenie i biomasa makrofitów zanurzonych wpływa istotnie na rozwój populacji szczupaka (ryby zwykle introdukowanej do poddawanych „biomanipulacji” je-

zior). Istnieje jednak pewna granica zagęszczenia i biomasy makrofitów, powyżej której zaczyna się ich niekorzystne oddziaływanie. Engel (1988) stwierdza, że gdy biomasa makrofitów zanurzonych przekracza $300 \text{ g suchej masy} \cdot \text{m}^{-2}$, penetracja środowiska przez ryby jest utrudniona. Przy wysokiej biomacie makrofitów zanurzone mogą powodować okresowe niedobory tlenu do poziomu niebezpiecznego dla ryb (Davis 1975). Z tego punktu widzenia, jak również wykorzystania jeziora Zwemlust jako zbiornika rekreacyjnego, nastąpił w nim zbyt obfity, niekontrolowany rozwój makrofitów zanurzonych. Musiano zatem podjąć dodatkowe zabiegi – ich usuwanie.

6. Uwagi końcowe

Przedstawione wyniki badań pozwoliły na stwierdzenie, że w wielu wypadkach w warunkach wysokiej trofii przyczyną przekształcenia i zanikania zbiorowisk makrofitów zanurzonych mogą być glony nitkowate luźno związane z podłożem, i to nie tylko w płytkich jeziorach, jak sugerują Phillips i in. (1978), ale również w litoralu dużych i głębokich jezior. Zanikanie makrofitów zanurzonych przyspiesza eutrofizację i w następstwie obfity rozwój fitoplanktonu. Badania w najbliższej przyszłości powinny skoncentrować się nad określeniem przyczyn nadmiernego rozwoju glonów nitkowatych i znalezieniem metod ich zwalczania.

Istotne jest również skierowanie uwagi na strategie życiowe makrofitów zanurzonych w warunkach wysokiej trofii, które, jak wynika z przedstawionych danych, są głównie strategiami obronnymi. W konkurencji z glonami są w stanie wygrać gatunki szybko i wysoko rosnące, o niskich wymaganiach względem temperatury i światła w okresie kiełkowania i początkowego wzrostu, dzięki czemu mogą wyprzedzać rozwój glonów i zdążyć z realizacją całego cyklu życiowego przed ich maksymalnym pojawem. Wczesne wytworzenie organów reprodukcyjnych (bulw, turionów, nasion) umożliwia im kontynuację występowania w następnych latach.

Wpływ zabiegów „biomanipulacyjnych” na makrofitów zanurzone, jak pokazały dwa skrajne przykłady jezior Wirbel i Zwemlust, może być zerowy lub powodować nadmierny rozwój, niekorzystny również z punktu widzenia wykorzystania zasobów wodnych. Wydaje się, że wyobrażenia badaczy zajmujących się „biomanipulacją” jest ograniczona do pewnych schematów i postrzegania jeziora głównie jako pelagialu i tam realizujących się zależności troficznych. Zwykle „biomanipulacji” poddawane są płytkie jeziora, tym bardziej więc należałoby przed jej rozpoczęciem przewidzieć efekty jakie mogą wystąpić w litoralu.

Niezależnie od przyszłości „biomanipulacji” warto zastanowić się, jakie cechy powinny posiadać makrofitów zanurzone introdukowane do rekultywowanych jezior i co należy zrobić, by te pożądane gatunki stały się dominantami. Jest to bar-

dzo istotny i trudny problem, co widać na przykładzie jeziora Zwemlust, gdzie inwazyjny gatunek moczarki *Elodea nuttallii* – a nie introdukowana ramienica *Chara globularis* – stał się w krótkim okresie dominantem. Do pożądanych cech makrofitów zanurzonych należą: wczesny aktywny wzrost w niskiej temperaturze, pobieranie pierwiastków biofilnych głównie z wody, umiarkowana produktywność, powolny rozkład, wydzielanie substancji inhibitujących rozwój glonów. Istotne jest również to, by były to gatunki należące do rodzimej flory.

Serdecznie dziękuję Danieli Kozerze nie tylko za wykonanie rysunków, ale również za sugestię przy ich konstrukcji.

Piśmiennictwo

- Agami M., Waisel J. 1986 – The ecophysiology of roots of submerged vascular plants – *Physiol. Veg.* 24: 607–624.
- Anderson M. G. 1987 – Distribution and production of sago pondweed (*Potamogeton pectinatus*) on a northern prairie marsh – *Ecology*, 59: 154–160.
- Balls H., Moss B., Irvine K. 1989 – The loss of submerged plants with eutrophication. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds of the Norfolk Broadland – *Freshw. Biol.* 22: 71–87.
- Bernatowicz S., Pieczyńska E. 1965 – Organic matter production of macrophytes in the Lake Tałtowisko (Mazurian Lakeland) – *Ekol. Pol. Ser. A*, 13: 113–124.
- Blindow I. 1988 – Phosphorus toxicity in *Chara* – *Aquat. Bot.* 32: 393–395.
- Boyd C. E. 1971 – The limnological role of aquatic macrophytes and their relationships to reservoir management – *Reserv. Fish. Limnol.* 8: 153–166.
- Brammer E. S. 1979 – Exclusion of phytoplankton in the proximity of dominant water-soldier (*Stratiotes aloides*) – *Freshw. Biol.* 9: 233–248.
- Carpenter S. R., Lodge D. 1986 – Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes – *Aquat. Bot.* 26: 341–370.
- Davis J. C. 1975 – Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review – *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 2295–2332.
- Denny P. 1980 – Solute movement in submerged angiosperms – *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 55: 65–92.
- Denny P. 1987 – Mineral cycling by wetland plants – a review – *Arch. Hydrobiol. Beih.* 27: 1–25.
- Dokulil M. 1973 – Planktonic primary production within the *Phragmites* community of Lake Neusiedlersee (Austria) – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 20: 175–180.
- Engel S. 1988 – The role and interactions of submersed macrophytes in a shallow Wisconsin Lake – *J. Freshw.* 4: 329–341.
- Fitzgerald G. P. 1969 – Some factors in the competition of antagonism among bacteria, algae and aquatic weeds – *J. Phycol.* 5: 351–359.
- Forsberg C. – Phosphorus a maximum factor in the growth of *Characeae* – *Nature*, 201: 517–518.
- Gibbs D. W. 1973 – Cycles of macrophytes and phytoplankton in Pukepuke lagoon following a severe drought – *Proc. N. Z. Ecol. Soc.* 20: 13–20.

- Gliwicz Z. M. 1986 – „Biomanipulacja”. I. Czym teoria ekologii służyć może praktyce ochrony środowiska wodnego? – *Wiad. Ekol.* 32: 155–170.
- Gliwicz Z. M. 1990 – Czynniki odpowiedzialne za powodzenie zabiegów biomanipulacyjnych w jeziorach eutroficznych (W: Funkcjonowanie ekosystemów wodnych, ich ochrona i rekultywacja. Część II. Red. Z. Kajak) – Wyd. SGGW–AR, Warszawa, 214–238.
- Grimm M. P. 1989 – Northern pike (*Esox lucius* L.) and aquatic vegetation, tools in the management of fisheries and water quality in shallow waters – *Hydrobiol. Bull.* 23: 59–65.
- Gulati R. D. 1989 – Structure and feeding activities of zooplankton community in Lake Zwemlust in the two years after biomanipulation – *Hydrobiol. Bull.* 23: 35–48.
- Hillebrandt H. 1983 – Development and dynamics of floating clusters of filamentous algae (W: Periphyton of freshwater ecosystems. Red. R. Wetzel) – Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 31–39.
- Kohler A., Vollrath H., Beisel E. 1971 – Zur Verbreitung und Ökologie der Gefuss–Makrophyten in Fließgewässern Moosach – *Arch. Hydrobiol.* 69: 333–365.
- Kuni H. 1984 – Characteristics of the winter growth of detached *Elodea nuttallii* (Planch) St. John in Japan – *Aquat. Bot.* 11: 57–66.
- Landers D. H. 1982 – Effects of naturally senescing aquatic macrophytes on nutrient chemistry and chlorophyll a of surrounding water – *Limnol. Oceanogr.* 27: 428–439.
- Lang G. 1981 – Die submersen Makrophyten des Bodensees – 1978 im Vergleich mit 1967 – *Int. Gewässerschutzkommission für den Bodensee Bericht.* 26: 1–64.
- Mantai K. E., Garwood P. E., Peglowski L. E. 1982 – Environmental factors controlling physiological changes in *Cladophora* in Lake Erie – *J. Great Lakes Res.* 8: 61–65.
- Melzer A., Haber W., Kohler A. 1977 – Floristisch-ökologische Charakterisierung und Gliederung der Osterseen mit Hilfe von submersen Makrophyten – *Mitt. Florist. Soziol. Arbeitsgem.* 19/20: 139–151.
- 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.
- Mulligan H. F., Baranowski A. 1972 – Growth of phytoplankton and vascular aquatic plants at different nutrient levels – *Verh. Int. Ver. Limnol.* 17: 802–810.
- Ozimek T. 1978 – Effect of municipal sewage on the submerged macrophytes of a lake littoral – *Ekol. Pol.* 26: 3–39.
- Ozimek T. 1983 – Biotic structure and processes in lake system of r. Jorka watershed (Masurian Lakeland, Poland). X. Biomass and distribution of submerged macrophytes – *Ekol. Pol.* 31: 781–792.
- Ozimek T. 1986 – Littoral vegetation of Lake Żarnowieckie – *Pol. Ecol. Stud.* 12: 307–314.
- Ozimek T. 1990 – Aspects of the ecology of a filamentous alga in a eutrophicated lake – *Hydrobiologia*, 191: 23–27.
- Ozimek T. (w druku – a) – Effect of filamentous green algae on submerged macrophytes. I. *Ceratophyllum demersum* and *Vaucheria dichotoma* – *Aquat. Bot.*
- Ozimek T. (w druku – b) – Effect of filamentous green algae on submerged macrophytes. II. *Potamogeton pectinatus* and *Cladophora* – *Aquat. Bot.*
- Ozimek T., Gulati R. D., Van Donk E. 1990 – Can macrophytes be useful in biomanipulation of lakes? The Lake Zwemlust example – *Hydrobiologia*, 200/201: 399–407.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984 – Long-term changes of submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland) – *Aquat. Bot.* 19: 1–11.
- Ozimek T., Pieczyńska E., Hankiewicz A. 1991 – Effects of filamentous green algae on submerged macrophytes growth: a laboratory experiment – *Aquat. Bot.* 41: 309–315.

- Ozimek T., Prejs A., Prejs K. 1976 – Biomass and distribution of underground parts of *Potamogeton perfoliatus* L. and *P. lucens* L. in Lake Mikołajskie, Poland – Aquat. Bot. 2: 309–316.
- Ozimek T., Prejs K., Prejs A. 1986 – Biomass and growth rate of *Potamogeton pectinatus* L. in lakes of different trophic state – Ekol. Pol. 34: 125–131.
- Painter D. S., McCabe K. J. 1987 – The influence of the Grand River on Eastern Lake Erie *Cladophora* – National Water Research Institute, USA.
- 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. 1987 – A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters – Aquat. Bot. 4: 103–126.
- Pieczyńska E. 1988 – Rola makrofitów w kształtowaniu trofii jezior – Wiad. Ekol. 34: 375–404.
- Pieczyńska E., Ozimek T. 1976 – Ecological significance of lake macrophytes – Int. J. Ecol. Environ. Sci. 2: 115–128.
- Pieczyńska E., Ozimek T., Rybak J. I. 1988 – Long-term changes in littoral habitats and communities in Lake Mikołajskie (Poland) – Int. Rev. Ges. Hydrobiol. 73: 361–378.
- Shapiro J. V., Lamarra V., Lynch M. 1975 – Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration (W: Proc. symp. water quality management through biological control. Red. P. L. Brezonik, J. L. Fox) – University of Florida, Gainesville, 85–96.
- Simpson P. S., Eaton J. W. 1989 – Comparative studies of the photosynthesis of the submerged macrophyte *Elodea canadensis* and the filamentous algae *Cladophora glomerata* and *Spirogyra* sp. – Aquat. Bot. 24: 1–12.
- Van Donk E., Gulati R. D., Grimm M. P. 1989 – Food web manipulation in Lake Zwemlust: positive and negative effects during the first two years – Hydrobiol. Bull. 23: 19–34.
- Van Wiersen W., Prins Th. C. 1985 – On the relationship between the growth of algae and aquatic macrophytes in brackish water – Aquat. Bot. 21: 165–179.
- Van Wijk R. J. 1989 – Ecological studies on *Potamogeton pectinatus*. I. General characteristics, biomass production and life cycles under field conditions – Aquat. Bot. 31: 211–258.
- Verhoven J. T. A. 1980 – The ecology of *Ruppia*-dominated communities in western Europe. III. Aspects of production, consumption and decomposition – Aquat. Bot. 8: 209–253.
- Vermaak J. H., Swanepoel J., Shoonbee H. J. 1976 – Absorption and accumulation of P by *Oedogonium* and some aquatic macrophytes – Water S. A. (Pretoria), 2: 7–12.
- 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. A., Christophersen C., Houen G. 1982 – Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (*Charales*) – Oikos, 39: 187–190.

Summary

With increase of lake trophicity the depth-range, area occupied by and biomass of submerged macrophytes decreases. On Masurian Lakeland in hypertrophic lakes the maximum depth of plants is about three times lower than in mesotrophic ones (Fig. 1). Only in mesotrophic and slightly eutrophic lakes the whole euphotic zone is occupied by macrophytes. As eutrophication of lakes increase the biomass of submerged macrophytes decrease and lake dominated by *Characeae* has changed to lake dominated by *Potamogeton pectinatus* and *Myriophyllum spicatum* (Table I).

So, in hypertrophic lakes the biomass of plants is very low and species composition is poor (Table II).

In strong eutrophic and in hypertrophic lakes the biomass of phytoplankton and filamentous green algae is high. The relationship between submerged macrophytes and algae is discussed. Filamentous green algae in these lakes occur in deep part of littoral (mainly *Vaucheria*) (Fig. 2) and in shallow parts (mainly *Cladophora*). *Vaucheria* is evergreen (Fig. 3), *Cladophora* grew only in vegetative season. Filamentous green algae can effect on submerged macrophytes by limiting of light (Figs. 4 and 5), by competition for nutrients and by allelopathy. Not all species of filamentous green algae inhibit the growth of submerged macrophytes, for example *Mougeotia* does not negative effect on them, strong negative effect of *Vaucheria* (Tables III and IV) and *Cladophora* was noted (Figs. 6, 7 and 8).

Submerged macrophytes play a central role in nutrient cycling in littoral of lakes. Their role in nitrogen and phosphorus cycling changes markedly when filamentous green algae are very abundant (Fig. 9).

The possibilities of restoration of submerged macrophytes in hypertrophic lakes is discussed on example of small, shallow, hypertrophic Lake Zwemlust (The Netherlands).

(wplynęło: 7 X 1991 r.)