

**Hanna Soszka\*, Agnieszka Pasztaleniec\*, Karolina Koprowska\*,  
Agnieszka Kolada\*, Agnieszka Ochocka\***

## **WPŁYW PRZEKSZTAŁCEŃ HYDROMORFOLOGICZNYCH JEZIOR NA ZESPOŁY ORGANIZMÓW WODNYCH – PRZEGLĄD PIŚMIENICTWA**

### **THE EFFECT OF LAKE HYDROMORPHOLOGICAL ALTERATIONS ON AQUATIC BIOTA – AN OVERVIEW**

**Słowa kluczowe:** Ramowa Dyrektywa Wodna, ocena hydromorfologiczna jezior, elementy biologiczne.

**Key words:** Water Framework Directive, lake hydromorphological assessment, biological elements.

#### **Streszczenie**

*Ocena antropogenicznych zmian warunków morfologicznych oraz reżimu hydrologicznego, podobnie jak właściwości fizyczno-chemicznych, ma znaczenie wspierające w zgodnej z Ramową Dyrektywą Wodną ocenie stanu ekologicznego rzek, jezior, wód przejściowych i przybrzeżnych. W artykule przedstawiono przegląd ponad stu pozycji literatury polskiej i zagranicznej na temat wpływu warunków hydromorfologicznych i ich przekształceń na zbiorowiska organizmów, zasiedlających wody jezior. Zróżnicowanie odpowiadzi fitoplanktonu, zooplanktonu, makrofitów, makrozoobentosu oraz ryb na różne rodzaje przekształceń hydromorfologicznych, oddziałujących na ekosystemy jeziorne (wahania poziomu wód, przekształcenia linii brzegowej, intensywne zagospodarowanie terenów przybrzeżnych) wskazuje, że wiarygodna diagnoza stanu środowiska i planowane na jej podstawie działania ochronne muszą uwzględniać reakcję organizmów na degradację siedlisk.*

---

\* *Dr Hanna Soszka, dr Agnieszka Pasztaleniec, mgr inż. Karolina Koprowska, dr Agnieszka Kolada, dr Agnieszka Ochocka – Zakład Metod Oceny i Monitoringu Wód, Instytut Ochrony Środowiska – Państwowy Instytut Badawczy, ul. Kolektorska 4, 01-692 Warszawa; tel.: 22 832 33 03, e-mail: hasoszka@ios.edu.pl; a.pasztaleniec@ios.edu.pl; k.koprowska@ios.edu.pl; a.kolada@ios.edu.pl; a.ochocka@ios.edu.pl*

### Summary

*The evaluation of anthropogenic disturbances of morphological conditions and hydrological regime, as well as physical-chemical elements have got a supporting role in ecological status assessment of rivers, lakes, coastal and transitional waters, according to Water Framework Directive (2000/60/EC). A review of over one hundred Polish and foreign articles about the influence of hydromorphological modifications on lake biota has been presented in this paper. The response of phytoplankton, zooplankton, macrophytes, macrozoobentos and fish on different hydromorphological stressors (like water level fluctuation, shoreline alterations, intensive catchment land use) can be very diverse. Hence, reliable environmental status diagnosis and adequate lake management plans require taking into consideration biota response to habitat degradation.*

## 1. WPROWADZENIE

Na ocenę stanu ekologicznego wód, wymaganą w Ramowej Dyrektywie Wodnej [Directive 2000/60/EC], składa się ocena przeprowadzona na podstawie elementów: biologicznych (zespołów organizmów zasiedlających wody), fizyczno-chemicznych oraz hydromorfologicznych. Ocena antropogenicznych zmian warunków morfologicznych oraz reżimu hydrologicznego, podobnie jak elementów fizyczno-chemicznych, ma znaczenie wspierające w ocenie stanu ekologicznego części wód rzek, jezior, wód przejściowych i przybrzeżnych. Według Ramowej Dyrektywy Wodnej w ocenie reżimu hydrologicznego powinno się uwzględniać wielkość i dynamikę przepływu wody, związek z wodami podziemnymi oraz czas retencji. Ocena warunków morfologicznych powinna obejmować zmienność głębokości jeziora, strukturę ilościową i materiał dna oraz strukturę brzegu jeziora.

Presja hydromorfologiczna na jeziora może przybierać znaczące rozmiary, które często są funkcją zaludnienia nadbrzeżnych terenów. Przykładem może być Jezioro Bodeńskie o powierzchni 529 km<sup>2</sup> oraz długości linii brzegowej 289 km [Ostendorp i in. 2004]. Jezioro odznacza się dużymi walorami turystycznymi. W jego otoczeniu żyje około 450 000 ludzi, a rocznie odwiedza je ponad 29 milionów turystów. Gęstość zaludnienia w obrębie 53 obszarów miejskich, mających bezpośredni dostęp do jeziora Bodeńskiego, wynosi 575 os./km<sup>2</sup> (dane z roku 2000). Obszary położone przy brzegach jeziora są wyjątkowo atrakcyjne dla inwestycji budowlanych oraz działalności handlowej i rekreacyjnej. W rezultacie brzegi jeziora na prawie 40% długości linii brzegowej są zmodyfikowane (umocnienia, zabudowa). Chociaż dokładnie nie badano wpływu modyfikacji brzegu na zespoły organizmów litoralnych oraz funkcjonowanie ekosystemu, to w powszechnej opinii jest ona przyczyną erozji brzegowej, niekorzystnie oddziałującej na litoral, co skłania do podjęcia działań naprawczych. Dodatkowo, jezioro służy jako zbiornik wody, zarówno na potrzeby rolnicze, przemysłowe, jak i gospodarstw domowych. Zaopatruje ono w wodę pitną około 4 miliony ludzi, zamieszkujących 320 miast, obsługiwanych siecią wodociągową o łącznej długości 1700 km.

Podobne tendencje są zauważalne również w wielu innych regionach. Przykładem może być obszar rekreacyjny Vilas County, zlokalizowany w stanie Wisconsin (USA), na którym występuje ponad 1000 jezior o zróżnicowanej powierzchni. Od lat 60. ubiegłego wieku gęstość zabudowy na obrzeżach jezior zwiększyła się tam o ponad połowę, przy czym potwierdzono, że bardziej atrakcyjne dla zabudowy są brzegi dużych, łatwo dostępnych zbiorników, otoczonych przez lasy [Schnaiberg i in. 2002]. Do podobnych wniosków doszli również Walsh i in. [2003], analizując zagospodarowanie przybrzeżnych terenów jezior w południowo-wschodnim rejonie stanu Michigan.

Również w Polsce liczne jeziora znajdują się pod wpływem presji hydromorfologicznych i są bardzo intensywnie wykorzystywane turystycznie. Przykładem może być Jezioro Białe Włodawskie (Pojezierze Łęczyńsko-Włodawskie), nad którym znajduje się ponad 80 ośrodków wypoczynkowych, 15 pól namiotowych, liczne działki letniskowe, plaże i kąpieliska oraz centrum handlowo-usługowe z wieloma punktami gastronomicznymi i sklepami (dane WIOŚ w Lublinie z 2006 r.). Nad jeziorem Partęczyny Wielkie (Pojezierze Brodnickie) występuje bardzo liczna, rozproszona zabudowa wypoczynkowa, z bazą noclegową dla prawie 2000 osób. Liczne są tu również prywatne domki letniskowe oraz pola biwakowe (dane WIOŚ w Olsztynie z 2003 r.). Znaczące przekształcenia linii brzegowej obserwuje się także w przypadku jezior śródmiejskich lub zbiorników, nad którymi położone są miasta (np. Niegocin, Mikołajskie, Jamno), kontaktujące się z jeziorem tylko na pewnym odcinku linii brzegowej.

Przytoczone dane świadczą o skali różnych przekształceń hydromorfologicznych, które mogą wywierać znaczący wpływ na zespoły organizmów wodnych i funkcjonowanie całego ekosystemu. Ocena hydromorfologiczna musi więc odzwierciedlać zależności między nasileniem procesów oraz presji hydromorfologicznej a elementami biologicznymi. Bragg i in. [2003 za McParland, Barret 2009] oraz Acreman i in. [2006 za McParland, Barret 2009] dowodzą znaczenia poszczególnych elementów hydromorfologicznych w następujący sposób:

- reżim hydrologiczny:
  - wielkość i dynamika przepływu – przepływ wody jest silnie związany z poziomem wody i czasem retencji;
  - poziom wody – wyznacza zasięg litoralu i wpływa na głębokość jeziora;
  - czas retencji – kształtuje gospodarkę biogenami w jeziorze, wpływa na warunki termiczno-tlenowe;
  - powiązanie z wodami podziemnymi – jeziora są wrażliwe nie tylko na zagrożenia pochodzące ze zlewni, lecz także na zanieczyszczenie wód podziemnych i pobór wód podziemnych;
- reżim morfologiczny:
  - zmiany głębokości jeziora – wiążą się z dostępnością siedlisk, a także z warunkami świetlnymi, istotnymi dla rozwoju producentów;

- struktura substratu dna – skład podłoża warunkuje ilość i rodzaj dostępnych biogenów i jest funkcją tempa sedymentacji materii autochtonicznej i allochtonicznej;
- struktura brzegu jeziora – rozpoznanie strefy przybrzeżnej pod kątem modyfikacji morfologicznych jest istotne dla zidentyfikowania możliwych przyczyn niekorzystnych oddziaływań na zespoły organizmów (np. przez zwiększone obciążenie wód biogenami, niszczenie lub fragmentację/izolację siedlisk, zmianę charakteru materii allochtonicznej dostającej się do jeziora).

Celem artykułu jest przedstawienie danych literaturowych na temat wpływu warunków hydromorfologicznych i ich przekształceń na poszczególne zbiorowiska organizmów zasiedlających wody jezior.

## 2. FITOPLANKTON

Struktura ilościowa i jakościowa zbiorowiska fitoplanktonu, ze względu na szybkie na ogół tempo rozwoju i reprodukcji glonów, podlega bardzo dynamicznym zmianom pod wpływem fizycznych, chemicznych i biologicznych czynników środowiska. Na zagęszczenie glonów i ich skład gatunkowy wpływają straty spowodowane naturalną sedymentacją, wyjadaniem przez zooplankton czy procesami wymywania, natomiast czynnikami decydującymi o rozwoju glonów jest dostępność składników odżywczych i światła [Reynolds 1984]. Występowanie glonów modyfikują przy tym warunki morfologiczne jeziora i jego reżim hydrologiczny. Przebieg sezonowej sukcesji fitoplanktonu oraz zależność od głębokości jeziora i związanej z tym stratyfikacji były przedmiotem wielu analiz, które zwykle koncentrowały się również na zagadnieniach związanych z trofią. Reynolds [1984; 1994] wyróżnił kilkanaście grup funkcjonalnych glonów planktonowych, charakteryzując ich występowanie w zależności od żyzności zbiornika oraz jego uwarstwienia i mieszania wód. Wielu gatunkom, mającym stosunkowo ciężkie komórki, a słabo wykształcone cechy zapobiegające procesowi opadania, intensywne mieszanie kolumny wody umożliwia lepszy dostęp do strefy eufotycznej i tym samym rozwój. W klasyfikacji Reynoldsa i in. [2002] są to przede wszystkim grupy funkcjonalne, w skład których wchodzi okrzemki. Z drugiej strony, część glonów, ze względu na wolniejsze tempo rozwoju, wymaga stabilnych warunków w kolumnie wody.

Różnice w zbiorowisku letniego fitoplanktonu jeziornego w zależności od maksymalnej głębokości zaobserwowali Olding i in. [2000] w jeziorach kanadyjskich. Według tych badaczy, zbiorowiska fitoplanktonu jezior głębokich i płytkich różnią się składem, a kryterium wydzielenia dwóch typów jezior była głębokość maksymalna, wynosząca 5 m. W jeziorach głębokich, wraz ze wzrostem trofii, w większości przypadków następują przewidywalne zmiany w składzie gatunkowym, m.in. wzrasta udział sinic, zmniejsza się udział grupy chryzofitów z rodziny Synuraceae, zmniejsza się udział gatunków podatnych na wyjadanie przez zooplankton, spada różnorodność gatunkowa. Olding i in. [2000] nie obserwowali takich zależności w płytkich zatokach jezior głębokich i w jeziorach o maksymalnej głębokości mniej-

szej niż 5 m, w których, w warunkach wysokiej trofii, dominującymi grupami były zielonice, eugleniny, dinofity lub chryzofity. Najtrafniejszą hipotezą wyjaśniającą to zjawisko, według wymienionych wyżej autorów kanadyjskich, jest krótki czas retencji i znaczna turbulencja wody w badanych zatokach i płytkich zbiornikach, uniemożliwiająca namnażanie sinic, pomimo wysokiego poziomu biogenów. Podobnie małe zagęszczenie sinic w warunkach dużej żyzności jezior stwierdzili Jensen i in. [1994] w 178 płytkich jeziorach duńskich, przy czym grupą zdecydowanie dominującą w zbiorniku były tam drobne zielonice, charakteryzujące się wysokim wskaźnikiem wzrostu.

Intensywny przepływ wód rzecznych przez zbiornik i związany z nim krótki czas retencji mogą z jednej strony przyczyniać się do zwiększenia żyzności jezior przez wnoszenie biogenów, a drugiej – zmniejszać biomasa glonów przez ich mechaniczne wymywanie [Huszar, Reynolds 1997]. Walz i Walker [1989] stwierdzili silną ujemną korelację między koncentracją chlorofilu *a*, a czasem retencji w niemieckim jeziorze Neuendorfer. Podobną zależność obserwowali Olding i in. [2000]. Ci ostatni zwracają jednak uwagę, że zwiększenie zagęszczenia glonów następuje, gdy okres retencji jest nie krótszy niż 8–14 dni. Krótszy czas retencji przyczynia się do zmniejszenia biomasy, ponieważ, oprócz mechanicznego wymywania glonów, znaczącą rolę może odgrywać brak stabilności kolumny wody, co uniemożliwia adaptację i rozmnażanie dużych form gatunków fitoplanktonu oraz pogorszenie przezroczystości w wyniku unoszenia osadów [Reynolds 1984; 1994]. Moss i Balls [1989], badając płytkie, przepływowe jeziora brytyjskie Norfolk Broads, wskazują, że biomasa sinic była najmniejsza w zbiornikach, w których czas retencji był krótszy niż 11 dni, a największa – gdy przekraczał on 25 dni. W Polsce Pocięcha i Wilk-Woźniak [2006] porównywały strukturę ilościową i jakościową fitoplanktonu zbiornika Dobczyce w latach „mokrych” i „suchych” (według kryterium intensywności opadów). Badania nie wykazały istotnego statystycznie zróżnicowania ilości składu gatunkowego i strategii życiowych glonów między tymi okresami, mimo że w tych latach zbiornik charakteryzowały odmienne wskaźniki przepływu. Autorki wyjaśniają uzyskany wynik plastycznością dominujących gatunków, przede wszystkim z rodzaju *Microcystis*. Kolonie *Microcystis* spp. były mniejsze w latach „mokrych”, a ich strategia rozwojowa przypominała strategię typu R (wykształcenie fizjologicznych mechanizmów adaptacyjnych, umożliwiających przeżycie w warunkach mieszania i małego natężenia światła). W latach „suchych” rozmiary kolonii sinic były większe, a glony preferowały strategię życiową typu S (wolniejszy wzrost, możliwość regulacji położenia w kolumnie wody).

Przytoczone wyniki badań jezior o naturalnie zmiennym reżimie hydrologicznym znajdują potwierdzenie w piśmiennictwie, podejmującym problematykę wpływu antropogenicznych zmian poziomu wody na fitoplankton. Większość badań skupia się na biologicznych procesach, w tym również dynamice zmian fitoplanktonu, zachodzących w trakcie i po napełnieniu wodą nowego zbiornikach. Prace dotyczące wpływu okresowych wahań poziomu wód na fitoplankton są stosunkowo rzadkie. Naselli-Flores [2000] stwierdził, że w ba-

danych sztucznych jeziorach sycylijskich, w których występują wyraźne wahania poziomu wód, zmienność struktury fitoplanktonu, zarówno w ciągu roku, jak i z roku na rok, jest bardziej uzależniona od reżimu hydrologicznego niż od dostępności biogenów. Wiąże się to z tym, że pobór wody z jeziora, powodujący jej ruch, prowadzi do pogłębienia warstwy mieszania, w wyniku czego zwiększa się stosunek objętości strefy mieszania do objętości strefy eufotycznej. Glony przez dłuższy czas są zmuszone do przebywania w ciemności, co powoduje przebudowę taksonomiczną zespołu fitoplanktonu. Geraldes i Boavida [2005] analizowali zmiany zbiorowiska fitoplanktonu w trzech fazach hydrologicznych: fazie wysokiej wody, fazie stopniowego opróżniania zbiornika oraz fazie niskiej wody. Stwierdzili oni, że największe koncentracje fosforu ogólnego, fosforanów, związków azotowych, a także chlorofilu a wystąpiły w okresie najniższego stanu wód. W tym czasie dominowały gatunki typowe dla mezo-eutrofii. W okresie wysokiego stanu wód obserwowali gatunki charakterystyczne dla jezior oligotroficznych. W opisanym przypadku należy brać pod uwagę fakt, że zmiany poziomu wody były związane z sezonowością i, poza procesami ściśle hydrologicznymi, na skład zespołu miała wpływ również temperatura wody.

Przykładem znacznych zmian w zespole fitoplanktonu jeziora w wyniku obniżania poziomu wody może być jezioro Kinneret. Jest to duże i głębokie zbiornik (powierzchnia 167 km<sup>2</sup>, głębokość maksymalna 44 m), dostarczający 50% wody pitnej w Izraelu. W latach 90., w wyniku intensywnego wypompowywania wody oraz długotrwałej suszy, poziom jeziora obniżył się o ok. 5 m w stosunku do poziomu z lat wcześniejszych [Gophen 2004]. Do połowy lat 90. jezioro Kinnaret charakteryzowało się bardzo dużym podobieństwem zespołu fitoplanktonu w kolejnych latach, zarówno pod względem jego ilości, jak i jakości [Kamenir i in. 2006]. W wyniku obniżenia poziomu wód nastąpiło zwiększenie ogólnej biomasy glonów i wzrost zagęszczenia sinic odpornych na wyjadanie przez zooplankton, pojawienie się i letnie zakwity sinicy *Aphanizomenon ovalisporum* oraz innych gatunków produkujących toksyny, bardziej intensywne zakwity *Aulacoseira granulata* zimą, brak wiosennego pojawu *Peridinium gatunense* oraz występowanie okrzemek w lecie i jesienią (w przeciwieństwie do wcześniejszej dominacji w tym okresie nanoplanktonowych zielenic). Miarą zaburzenia formacji fitoplanktonu, według Kamenir i in. [2006], jest zmiana struktury wielkościowej w sezonie, przewidywalna i powtarzalna z roku na rok w okresie przed obniżeniem poziomu wody, a bardziej zróżnicowana w warunkach niskiego stanu wód jeziora.

W Jeziorze Żarnowieckim intensywne mieszanie wody, wywołane pracą elektrowni szczytowo-pompowej, spowodowało m.in. znaczne skrócenie czasu trwania stratyfikacji termiczno-tlenowej (do 2–4 tygodni w roku) oraz wyrównanie cech fizyczno-chemicznych wody jeziora w pelagialu i litoralu [Hutorowicz 1992a]. Następstwem tego było zakłócenie dynamiki rozwoju fitoplanktonu, w którym, w stosunku do okresu sprzed działalności elektrowni, został ograniczony rozwój sinic latem, w zbiorowiskach planktonu pelagicznego i litoralnego nastąpiło zwiększenie podobieństwa w składzie gatunkowym [Hutorowicz 1992b].

Podpiętrzanie wód w jeziorach naturalnych powoduje zwiększenie ich żyzności [Goldyn 1990]. Podtapianie większych obszarów na obrzeżach jeziora prowadzi, według tego autora, do wymywania i przenoszenia do pelagialu produktów rozkładu materii organicznej oraz powstania warunków beztlenowych, sprzyjających uwolnieniu zaadsorbowanego w osadach fosforu. W efekcie proces podpiętrzenia często był przyczyną zwiększenia biomasy fitoplanktonu i modyfikacji jego składu taksonomicznego. Jednak w przypadku niektórych z badanych jezior czynnikami limitującymi wzrost glonów były ograniczony dostęp do światła i/lub niska temperatura. Na strukturę taksonomiczną znaczny wpływ mogły mieć również związki humusowe, spływające do jezior w wyniku podtopień (ograniczenie rozwoju sinic).

Przebudowa taksonomiczna zbiorowiska glonów fitoplanktonowych w jeziorze następuje także w wyniku przepływu wody rzecznej i zmian jego nasilenia. W jeziorach przepływowych występuje silna dodatnia korelacja między czasem retencji a podobieństwem struktury fitoplanktonu w całym systemie rzeczno-jeziornym. Bergström i in. [2008] stwierdzili, że w jeziorach o czasie retencji nieprzekraczającym 100 dni, podobieństwo struktury gatunkowej jezior przepływowych w tym samym systemie rzeczonym wynosiło od ok. 70 do 90%. Badania jezior usytuowanych na biegu rzeki lub wzdłuż jej biegu w dolinie rzecznej wykazały, że naturalne lub spowodowane powodziami wylewy wód rzeki prowadzą do zaburzenia specyficznych dla danego zbiornika zbiorowisk fitoplanktonu i jego ujednoczenie [Thomaz i in. 2007]. Pithart [1999] zaobserwował w jeziorach doliny rzeki Lużnice, dużą jednorodność fitoplanktonu (zdominowanego przez Cryptophyceae) tuż po powodzi. Podobne zjawisko opisuje Kasten [2003] w jeziorach doliny Odry, w których fitoplankton był zdominowany przez drobne okrzemki centryczne, zarówno w fazie zalania, jak również w wyniku intensywnego wiatru i mieszania wody w początkowych tygodniach trwania izolacji zbiorników. Po dłuższym okresie trwania fazy izolacji, czynnikami decydującymi o rozwoju fitoplanktonu są warunki lokalne (rozwój makrofitów i zooplanktonu) i oddziaływanie zlewni przez spływ biogenów.

Wpływ rzeki na fitoplankton jeziorny jest szczególnie dobrze widoczny w jeziorach położonych w dolinach dużych rzek nizinnych i mających stały lub okresowy kontakt z wodami rzeki. Szczególnie dobrze poznano związek między hydrologią systemu rzeczno-jeziornego a fitoplanktonem w zbiornikach Ameryki Południowej [np. García de Emiliani 1993; Junk 1997; Huszar, Reynolds 1997; Zalocar de Domitrovic 2003]. Liczne prace dotyczą również wpływu reżimu hydrologicznego na zbiorowisko fitoplanktonu jezior rozmieszczonych wzdłuż rzek europejskich, takich jak: Dolny Ren i Moza [Van den Brink i in. 1993; Roozen i in. 2003; Mihaljević i in. 2010; Mihaljević, Stević 2011], Lużnice [Pithart 1999], Dniepr [Dubnyak, Timchenko 2000], Dunaj [Buijse i in. 2002; Schagerl i in. 2009], dolna Odra [Kasten 2003], Bug [Wojciechowska i in. 2005] czy Dźwina [Gruberts i in. 2007; Paidere i in. 2007].

Wylew wód rzeki jest, w przypadku jezior zalewowych, postrzegany jako główny czynnik, który ma wpływ na ich funkcjonowanie i produktywność [Moss, Balls 1989; García de Emiliani 1993; Van den Brink i in. 1993; Junk 1997]. Rzeka w fazie wysokiej wody powo-

duże migrację ryb do jeziora, niesie również osady, biogeny i plankton. Napływ, a następnie opadanie, powodują mieszanie kolumny wody, w wyniku czego związki odżywcze dotychczas niedostępne przechodzą do strefy eufotycznej [Huszar, Reynolds 1997]. Jednocześnie, w wyniku wzburzenia osadów, zmniejsza się przezroczystość wody [Roosen i in. 2003]. Wylew wody ma wpływ na strukturę ilościową i jakościową fitoplanktonu przez zaburzenia hydrologiczne i zmiany fizykochemiczne środowiska. Jak podkreślają Schagerl i in. [2009], jeśli jeziora przez dłuższy okres są zalane wodami rzeki, sezonowość wywiera minimalny wpływ na rozwój fitoplanktonu. Prawidłowością niezależną od strefy klimatycznej jest to, że w warunkach silnego wymywania (i skracania czasu retencji), zarówno w jeziorach przepływowych, jak i zalewowych, dominują zwykle gatunki o małej objętości i szybkim wzroście, preferujące strategię życiową typu R, zwykle nanoplanktonowe zielonice chlorokokkalne (z rodzaju *Scenedesmus*, *Monoraphidium*, *Schraederia*, *Crucigenia*, *Actinastrum*), kryptofity (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*) lub okrzemki (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*) [García de Emiliani 1993; Huszar, Reynolds 1997; Zalocar de Domitrovic 2003; Wojciechowska i in. 2005]. W warunkach stabilnej kolumny wody rozwijają się gatunki o mniejszym wskaźniku reprodukcji i strategii życiowej typu K (dinofity, eugleniny, sinice).

Zmiany w strukturze jakościowej fitoplanktonu, spowodowane zalewaniem jezior wodami rzeki, przypominają sukcesję sezonową w jeziorach strefy umiarkowanej [Reynolds 1984]. Wielu badaczy wykazuje zmniejszenie udziału sinic w okresie wylewów wody rzecznej oraz ich rozwój w czasie izolacji [np. García de Emiliani 1993; Huszar, Reynolds 1997; Olding i in. 2000]. Faza napełniania zbiornika wodą może być porównana do sezonowego mieszania wody wiosną lub jesienią. Wylew wód po okresie dłuższej izolacji powoduje, jako czynnik zaburzający, znaczne zmiany fizyczne i chemiczne w środowisku, w wyniku których rozpoczyna nową sukcesję. Podobny wpływ na strukturę glonów obserwowano w płytkich jeziorach, eksponowanych na działanie wiatru – w takich zbiornikach sukcesja mogła być przerwana w wyniku intensywnego mieszania wód i powrócić do etapu wcześniejszego [Ogilvie, Mitchell 1998]. Inną prawidłowością jest stwierdzana mniejsza różnorodność gatunkowa organizmów w czasie zalania niż w fazie izolacji [García de Emiliani 1993; Zalocar de Domitrovic 2003], jednak następujące w tego typu zbiornikach fazy zalania, zmieniające koncentrację biogenów i objętość zbiornika, mogą sprzyjać na ogół dużej, chociaż zmiennej różnorodności gatunkowej. Prawdopodobne jest, że na dużą różnorodność gatunkową w jeziorach zalewowych ma wpływ nie tylko duża zmienność środowiska, ale również wnoszenie komórek glonów i form przetrwalnych wraz z wodami rzeki, np. cyst chryzofitów [Zalocar de Domitrovic 2003].

Zmiany poziomu lustra wody są uważane za istotny czynnik, mający wpływ na funkcjonowanie fitoplanktonu, zwłaszcza w jeziorach płytkich. Podstawową cechą jezior płytkich jest możliwość wystąpienia w nich jednego z dwóch alternatywnych stanów stabilnych – czystowodnego, z dominacją makrofitów, lub mętnowodnego, z dominacją fitoplanktonu. Sytuacja ta zwana jest w piśmiennictwie teorią alternatywnych stanów stabilnych [Scheffer,



Jeppesen 1998]. Wylewy wód rzeki, skutkujące znacznym podwyższeniem poziomu wody w jeziorze, spowodowały przejście jeziora Sakadaš (dolina Dunaju, Chorwacja) z utrzymującego się przez wiele lat stanu mętnej wody (z dużą biomasą ogólną glonów i dominacją sinic) w stan czystej wody, typowy dla jeziora makrofitowego. Pomimo, że w zbiorniku poziom biogenów znacznie się podwyższył, a koncentracja fosforu zwiększyła się dwukrotnie w porównaniu ze stanem przed powodzią, to zagęszczenie glonów pozostało małe, a biomasa sinic drastycznie się zmniejszyła [Mihaliević i in. 2010]. Decydującymi przyczynami zmiany stanu okazały się intensywne mieszanie kolumny wody, krótki czas retencji, pogorszenie warunków świetlnych oraz rozwój roślinności zanurzonej. Jednak obniżenie poziomu wody w kolejnych dwóch latach spowodowało powrót jeziora do stanu mętnej wody i przewagę sinic w zbiorowisku fitoplanktonu [Mihaliević, Stević 2011].

W ostatnich latach opisano również odmienny typ stanów alternatywnych, polegający na przejściu między dominacją fitoplanktonu a dominacją roślin pływających i odwrotnie [Scheffer, van Nes 2007]. O'Farrell i in. [2011], na podstawie 10-letnich badań płytkich jezior położonych w dolinie rzeki Paraná (Ameryka Południowa), wysuwają hipotezę, że stopniowe obniżanie się poziomu wody w badanych jeziorach spowodowało zanik roślinności pływającej oraz zwiększenie zagęszczenia fitoplanktonu. Hipotezę potwierdza fakt, że jeziora te nie wykazują wzmożonej eutrofizacji, stężenie biogenów pozostało na podobnym poziomie, spływ biogenów ze zlewni jest ograniczony (brak terenów rolniczych i przemysłowych na jej obszarze). Badacze przypuszczają, że bezpośrednią przyczyną zaniku roślin pływających jest znaczne zwiększenie przewodności elektrolitycznej wody na skutek zmniejszenia objętości zbiorników. Większość gatunków roślin wyższych, pokrywających wcześniej lustro wody jeziora, nie toleruje zwiększonego zasolenia wód. Zwiększeniu zagęszczenia fitoplanktonu towarzyszyła przebudowa struktury jakościowej i różnorodności, polegająca na przejściu od dominacji drobnych gatunków zielenic, kryptofitów, euglenin i jednokomórkowych sinic do kolonijnych zielenic i sinic nitkowatych.

Z przedstawionego przeglądu piśmiennictwa wynika, że modyfikacje zbiorowiska fitoplanktonu najczęściej są rozpatrywane w aspekcie oddziaływania czasu retencji, mieszania kolumny wody, zmian poziomu zwierciadła wody, wpływu i wypływu wód rzecznych, a także pośrednich skutków zmian hydrologicznych, jak ich wpływ na żyzność zbiornika, warunki świetlne i temperaturę.

### 3. ZOOPLANKTON

Wpływ warunków hydromorfologicznych jezior na zespoły zooplanktonu można rozpatrywać zarówno w kontekście zmian parametrów hydrologicznych i fizycznych wody, jak również zagospodarowania strefy brzegowej zbiornika. Zmiany intensywności przepływu wody i jej poziomu, a także przezroczystości i mętności są istotnymi czynnikami wpływającymi nie tylko na strategie życiowe, ale także na śmiertelność organizmów planktonowych.

Dopływ mineralnych zawiesin do zbiornika Dobczyce w latach „mokrych” (według kryterium intensywności opadów) miał istotny wpływ na eliminowanie dużych gatunków wioślarek, będących najbardziej wydajnymi filtratorami, w wyniku mechanicznego uszkodzenia ich aparatów filtracyjnych [Wróbel, Wójcik 1990]. Potwierdziły to Pociecha i Wilk-Woźniak [2006]. Porównując strukturę ilościową i jakościową zooplanktonu zbiornika w latach „mokrych” i „suchych”, autorki stwierdziły ujemną korelację między mętnością wody a zagęszczeniem *Daphnia cucullata*. Zaobserwowały także dodatnią korelację między zagęszczeniem *D. longispina* a przezroczystością wody, co może świadczyć o preferowaniu wód o dużej przezroczystości przez osobniki także i tego gatunku. Tymczasem zwiększenie ilości mineralnej zawiesiny ma stymulujący wpływ na rozwój wrotków [Żurek 1982]. Godlewska i in. [2003] obserwowali w strukturze zooplanktonu eliminację dużych gatunków wioślarek oraz zwiększenie udziału wrotków po przejściu fali wezbraniowej.

Organizmy, w tym zooplankton, zasiedlające szczególnie małe zbiorniki, pozostają pod silnym wpływem sezonowych wahań poziomu wody, często istotnie związanych z działalnością człowieka [Wetzel 1990 za Geraldles i Boavida 2005]. Tego typu wahania obserwuje się także w zbiornikach zlokalizowanych w regionach, gdzie występują sezonowe opady deszczu. Geraldles i Boavida [2005; 2006] zaobserwowały wyraźne różnicowanie się struktury zespołów zooplanktonu w zależności od amplitudy wahań poziomu wody w dwóch portugalskich zbiornikach zlewni rzeki Douro. Zooplankton zbiornika Serra Serdara, podlegającego znacznym wahaniom poziomu wody, był zdominowany przez wrotki, z wyjątkiem okresu najniższego stanu (późne lato i jesień), kiedy struktura dominacji przesunęła się w kierunku wioślarek, należących do gatunku *Ceriodaphnia quadrangula*, i widłonogów *Tropocyclops prasinus*. Wśród wrotków najczęściej spotykanymi taksonami były *Keratella cochlearis*, *Conochilus* sp. i *Asplanchna priodonta*. W okresie najniższego poziomu wody w zbiorniku notowano największe wartości przewodności oraz stężenia fosforu całkowitego, azotanów i chlorofilu i małe wartości widzialności. W drugim z badanych zbiorników, Azibo, wahania poziomu wody były znacznie mniejsze. Wartości stężenia fosforu całkowitego, chlorofilu i przewodności właściwej wody również podlegały zróżnicowaniu sezonowemu, jednak były mniejsze niż w zbiorniku Serra Serada. Wioślarki i widłonogi dominowały podczas całego okresu badań. Najliczniejszymi taksonami były *Ceriodaphnia pulchella*, *Diaphanosoma D. longispina*, *brachyurum* i *Bosmina longirostris*. Z przedstawionych badań wynika, że fluktuacje poziomu wody i związane z nimi sezonowe zróżnicowanie stężenia pierwiastków biogenych i przewodności, mogą powodować zmiany w strukturze dominacji zespołów zooplanktonu.

Wahania poziomu wody są charakterystyczne dla zbiorników wykorzystywanych na cele energetyczne. Charakteryzując wpływ przekształceń hydrologicznych, związanych z pracą elektrowni na zooplankton warto wspomnieć również o wpływie zrzutu wody podgrzanej w wyniku procesu chłodzenia urządzeń. Podwyższona temperatura wody powoduje znaczne ograniczenie rozwoju zooplanktonu, zwiększenie jego śmiertelności i zmianę

struktury dominacji w zespole [LaBerge, Hann 1990; Moore i in. 1996; wszyscy za Bogacka, Paturej 2006]. Największą śmiertelność obserwuje się wśród wioślarek, największą natomiast tolerancję na takie warunki wykazują wrotki [Hillbricht-Ilkowska i in. 1988; Tunowski 1994]. Wynika to z badań jezior konińskich, włączonych w system chłodzenia elektrowni Pątnów i Konin. W najsłabiej i tylko okresowo podgrzewanym Jeziorze Ślesińskim struktura zespołów zooplanktonu jest najbardziej zbliżona do obserwowanej w jeziorach o naturalnym reżimie termicznym. W najsilniej przekształconych jeziorach Licheńskim i Gosławskim bogactwo gatunkowe i zagęszczenie zooplanktonu było małe [Hillbricht-Ilkowska i in. 1988; Tunowski 1994; Tunowski 2009a]. Zooplankton strefy litoralnej tych zbiorników charakteryzowało większe bogactwo gatunkowe i większa różnorodność gatunkowa niż zespoły strefy pelagialu [Hillbricht-Ilkowska i in. 1988; Tunowski 1994; Bogacka, Paturej 2006]. Małe zagęszczenie zwierząt w pelagialu Bogacka i Paturej [2006] tłumaczą znaczną prędkością przepływu wody, która utrudnia tworzenie stabilnych struktur zooplanktonu.

Zmiany w zespołach zooplanktonu w systemach kanałów dopływowych i odpływowych elektrowni Pątnów i Konin analizował Tunowski [2009b]. Liczebność i biomasa skorupiaków oraz wrotków w badanym układzie była mała, a zmienność różnorodności gatunkowej duża. W kanałach dopływowych liczebność oscylowała w granicach 100–200 osobn.  $\text{dm}^{-3}$ , a biomasa nie przekraczała 1  $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-3}$ . Biomasa planktonu badanego na stanowiskach położonych kilka kilometrów za miejscem zrzutów była mniejsza nawet o 96%. Większą śmiertelność zooplanktonu stwierdzono latem, kiedy temperatura wody zrzutowej przekraczała 30°C. Największą śmiertelność stwierdzono wśród wioślarek. Przeprowadzone badania dały podstawę do twierdzenia, że stres mechaniczny i ciśnieniowy, jakiemu w turbinach elektrowni są poddawane wrotki i wioślarki, a także duże turbulencje wody w kanałach są zasadniczymi przyczynami zwiększonej śmiertelności zooplanktonu.

Urbanizacja terenów zlewni powoduje zmiany hydrologiczne, geomorfologiczne oraz zmiany jakości wód jezior i rzek [Baer, Pringle 2000; Paul, Meyer 2001; Walsh i in. 2005, wszyscy za Pecorari i in. 2006]. Zagospodarowanie strefy brzegowej istotnie wpływa nie tylko na sam ten obszar, ale także na litoral jezior [Jennings i in. 2003]. Zarówno rozwój aglomeracji miejskich, jak i zwiększenie udziału gruntów rolnych w zlewni wpływają na zwiększenie produktywności jezior przez dopływ biogenów [Panuska, Lillie 1995] – fosforu [Egeren i in. 2011] i azotu [Knoll i in. 2003]. Stemberger i in. [2001], analizując wyniki badań ponad 300 jezior w stanie Wisconsin (USA) stwierdzili, że w jeziorach o zlewni przekształconej występuje mniej gatunków zooplanktonu niż w jeziorach o zlewni naturalnej. Także Dodson i Lillie [2001] oraz Dodson i in. [2005] zaobserwowali istotnie mniejsze bogactwo gatunkowe zooplanktonu w kilkudziesięciu jeziorach tego samego rejonu położonych w zlewni rolniczej niż w jeziorach o zlewni naturalnej. Z badań wrotków strumieni Pojezierza Mazurskiego, prowadzonych przez Ejsmont-Karabin i Kruka [1998] wynika, że liczebność wrotków w potokach o zlewni leśno-bagiennej była dwa razy większa niż w potokach o zlewni leśno-łąkowej i dziesięć razy większa niż w potokach o zlewni rolniczej.

Wyniki kompleksowych badań wpływu zagospodarowania strefy brzegowej i warunków troficznych oraz morfometrii jezior na zooplankton w południowo-wschodniej części stanu Wisconsin (USA), prowadzonych przez Egerena i in. [2011], są odmienne. Autorzy ci stwierdzili, że różnorodność gatunkowa zooplanktonu zwiększała się w jeziorach położonych w zlewni rolniczej i malała wraz z głębokością, przy czym największy wpływ na kształtowanie struktury fauny planktonowej miała koncentracja fosforu. Podobną prawidłowość zaobserwowali we wcześniejszych badaniach Hoffmann i Dodson [2005]. Zwiększenie produkcji pierwotnej jezior oraz ich głębokość miały również istotny wpływ na strukturę wielkościową zasiedlających je organizmów. Wioślarki o małych rozmiarach ciała oraz widłonogi *Skistodiatomus pallidus* występowały licznie w jeziorach płytkich, o dużej zawartości fosforu i intensywnej zabudowie miejskiej strefy brzegowej, natomiast osobniki większego gatunku, *D. pulicaria*, dominowały w jeziorach głębokich, o małej zawartości fosforu i mniej zurbanizowanej strefie brzegowej [Egeren i in. 2011].

Z urbanizacją terenów sąsiadujących z linią brzegową jezior wiąże się (choć obecnie coraz rzadziej) dopływ ścieków, w tym substancji toksycznych – metali ciężkich, pestycydów, substancji olejowych i innych, szkodliwych dla organizmów wodnych [Bannerman i in. 1993; Hoffman i in. 2000, wszyscy za Egeren i in. 2011]. Dopływ ścieków może także wywoływać zmiany schematu krążenia materii w jeziorze. Caspers [1964 za Pieczyńską 1977], na podstawie badań śródmiejskiego jeziora Alster w Hamburgu, stwierdziły, że detrytus dostający się do jeziora z zanieczyszczeniami jest źródłem pokarmu dla zooplanktonu, umożliwiającym jego rozwój, nawet w warunkach całkowitego braku fitoplanktonu.

#### 4. MAKROFITY

Makrofity, jako grupa organizmów zasiedlających strefę litoralu, na granicy wody i lądu, są szczególnie wrażliwe na zmiany poziomu wód [Rørslett 1989; Hellsten 2001; Partanen, Hellsten 2005; Keto i in. 2006], które mogą mieć na nie zarówno bezpośredni, jak i pośredni wpływ. Obniżenie poziomu wód może spowodować przesunięcie zasięgu strefy zasiedlonej przez roślinność zanurzoną, przez zwiększenie dostępności światła w głębszych częściach litoralu [Blindow i in. 1993]. Okresowe odsłanianie brzegów na skutek obniżenia wód powoduje wystawienie na działanie powietrza znacznych obszarów litoralu, pozostających dotychczas pod wodą, co zmienia właściwości osadów i sprzyja rozwojowi roślinności wynurzonej (helofitów). Z drugiej strony, podniesienie poziomu wód powoduje wylewy i zwiększa intensywność spływów powierzchniowych, co prowadzi do nasilenia eutrofizacji, a w konsekwencji do zmniejszenia przejrzystości wód, ograniczania dostępności światła i wycofywania się roślinności zanurzonej. Gwałtowny wzrost poziomu wód zwiększa też erozję glebową, przyczyniając się do zmiany właściwości osadów i niszczenia roślinności przybrzeżnej, a tym samym zmniejszenia różnorodności taksonomicznej makrofitów [Hellsten i in. 1996]. Na skutek tych zmian, bardzo wyraźny strefowy układ roślinności (od ekotonowych helofi-

tów, przez rośliny o liściach pływających, po strefę roślin całkowicie zanurzonych o różnej tolerancji na dostępność światła w wodzie), nawet pod wpływem niewielkich wahań poziomu wód może być zaburzony, a głębokość poszczególnych stref może być przesuwana.

Wyraźne zmiany głębokości wody są zazwyczaj związane ze sztucznym piętrzeniem lub obniżaniem poziomu wód w jeziorach i zbiornikach. Jak wynika z obszernych badań prowadzonych na regulowanych jeziorach w Skandynawii, wahania poziomu wód rzędu 5–7 m powodują zmniejszenie różnorodności biologicznej i bardzo znaczące zmiany składu taksonomicznego makrofitów [Hellsten 2000]. Niewielkie wahania natomiast, rzędu 1–3 m, zgodnie z teorią „umiarkowanych zakłóceń” (*Intermediate Disturbance Hypothesis*) [Connel 1978 za Sommer i in. 1993], przyczyniają się do zwiększenia różnorodności biologicznej [Rørslett 1991]. Z kolei Wilcox i Meeker [1992 za Zohary, Ostrovsky 2011] donoszą, że zarówno zwiększone (ok. 2,7 m), jak i zmniejszone (1,1 m) w stosunku do naturalnych (ok. 1,6 m) wahania poziomu wód w jeziorach północnej Minnesoty (USA) skutkowały zmniejszeniem bogactwa gatunkowego makrofitów. Jak wykazano w badaniach norweskich [Rørslett, Johansen 1996, za Hellsten 2000], zmniejszenie amplitudy wahań poziomu wód z 7 do 2 m umożliwia odnowienie się w miarę naturalnych układów roślinnych. W Finlandii i Norwegii zimowe obniżenie wód na poziomie 3 m jest uznawane za wartość graniczną dla jezior poddanych presji hydrologicznej [Marttunen i in. 2006 za Hellsten i Mjelde 2009].

Presja hydrologiczna, wywołana sztucznymi wahaniami poziomu wód jezior wykorzystywanych na cele energetyczne, jest głównym czynnikiem wpływającym na rozwój i rozmieszczenie roślinności wodnej w krajach skandynawskich [Hellsten 2000]. W jeziorach wykorzystywanych na cele energetyczne poziom wody jest zazwyczaj obniżany zimą, kiedy zapotrzebowanie na energię elektryczną jest największe, a także w celu zachowania największej zdolności retencyjnej zbiornika przed wiosennymi powodziami. W konsekwencji słup wody o mniejszej miąższości może przemarzać aż do dna, powodując przemarzanie osadów dennych oraz zmianę ich właściwości. Zwiększenie się głębokości i zasięgu strefy przemarzania wody ma bezpośredni wpływ na strefę litoralu i zasiedlające ją makrofity, powodując ich mechaniczne niszczenie (np. „wykaszenie” przez lód helofitów nadbrzeżnych) oraz zubożenie banku nasion [Hellsten 1997].

Hill i in. [1998, za Zohary, Ostrovsky 2011] wykazali, że jeziora poddane regulacji poziomu wód charakteryzuje mniejsze bogactwo gatunkowe, większa liczba gatunków obcych oraz mniejsza liczba gatunków rzadkich niż jeziora o niezaburzonych stosunkach hydrologicznych. Wahania poziomu wód oraz związana z nimi erozja podłoża i destabilizacja osadów dennych mają istotny wpływ na występowanie niektórych helofitów (*Phragmites australis*, *Equisetum fluviatile*), chociaż reakcja szuwaru na tę presję nie jest jednoznaczna. Jak wskazują Partanen i Hellsten [2005], z obniżeniem poziomu wód wczesną wiosną związane jest zazwyczaj zwiększenie obfitości trzciny w jeziorach skandynawskich. Z kolei, jak wynika z obszernego przeglądu literatury dokonanego przez Zohary’ego i Ostrovsky’ego [2011], sztuczne obniżenie poziomu wody o zaledwie 0,3 m w jeziorze

Biwa (Japonia) spowodowało utratę ponad 70% powierzchni trzcinowiska, podczas gdy wzrost poziomu wody o 1,0 m w Jeziorze Bodeńskim spowodował utratę prawie 25% powierzchni szuwaru.

Nie tylko amplituda wahań poziomu wód, ale również ich dynamika ma wpływ na zmiany składu taksonomicznego i obfitości roślinności wodnej. Na przykład okres występowania i zakres wiosennych powodzi wyraźnie determinują strefowość turzycowisk w pasie przybrzeżnym [Hellsten 2001].

Z wieloletnich badań prowadzonych w jeziorach Skandynawii wynika, że zwiększenie się zasięgu strefy i głębokości przemarzania słupa wody na skutek obniżenia jej poziomu powoduje przede wszystkim eliminację dużych izoetydów (*Isöetes lacustris*, *Lobelia dortmanna*) oraz niektórych roślin naczyniowych (*Potamogeton natans*, *Nuphar lutea*) i jednocześnie wzrost udziału małych izoetydów (*Ranunculus reptans*, *Eleocharis acicularis*) [Hellsten 1997; 2000; 2001; Hellsten, Mjelde 2009]. Zjawisko to ma związek zarówno z przemarzaniem większych obszarów litoralu w warunkach niższych poziomów wody, jak i ze zmianą właściwości osadów dennych [Hellsten 2001; Murphy 2002].

Zróżnicowanie reakcji gatunków roślin wodnych i szuwarowych na zmienność warunków hydrologicznych w jeziorach została wykorzystana przez wielu badaczy do opracowania list taksonów roślin wrażliwych, tolerancyjnych i indyferentnych w stosunku do wahań poziomu wody [Hellsten 2001; 2002]. Listy te umożliwiają przewidywanie oddziaływania wahań poziomu wody na bogactwo taksonomiczne i skład gatunkowy makrofitów, jednak mają one często charakter lokalny i nie znajdują zastosowania uniwersalnego. Chociaż zależność między zwiększeniem strefy zlodzenia na skutek obniżenia poziomu wód zimą a wycofywaniem się dużych izoetydów jest dobrze udokumentowana w regulowanych jeziorach skandynawskich [Rørslett 1989; Hellsten, Riihimaki 1996], to należy pamiętać, że gatunki lobeliowe z natury występują nielicznie lub nie występują wcale w jeziorach o wysokiej zasadowości [Murphy 2002] lub dużej zawartości humusu [Hellsten 2001]. Zatem występowanie dużych izoetydów ma wartość indykacyjną jedynie w jeziorach o małej koncentracji wapnia.

W nizinnych jeziorach Europy Centralnej, różną tolerancję gatunków roślin wodnych i szuwarowych na warunki zalania i suszy wykazali Van Geest i in. [2005; 2007], badając jeziora strefy zalewowej dolnego Renu w Holandii. Na podstawie badań 100 zbiorników o różnej głębokości średniej (0,15–3,16 m), powierzchni (0,01–45 ha), odległości położenia od głównego nurtu rzeki (10–1400 m) oraz zróżnicowanej amplitudzie wahań poziomu wód (0–1,6 m) wykazano, że w jeziorach o najmniejszych wahaniami poziomu wód bogactwo gatunkowe roślinności zanurzonej oraz całkowita liczba gatunków były mniejsze niż w jeziorach o dużej amplitudzie, podczas gdy bogactwo gatunkowe roślinności wynurzonej – mniejsze. W przypadku roślinności o liściach pływających nie znaleziono zależności od wahań poziomu wód. Największe bogactwo gatunków roślinności zanurzonej stwierdzono w jeziorach podlegających okresowemu wysuszeniu. Jeziora takie były obfi-

cie kolonizowane przez rośliny zanurzone, tj. *Chara vulgaris*, *Potamogeton pusillus* i *Elo-dea nuttallii* w pierwszych czterech latach po całkowitym wyschnięciu, a następnie roślinność całkowicie wycofywała się [Van Geest i in. 2005]. Wykazano ponadto, że występowanie stanu stabilnego z dominacją makrofitów w płytkich jeziorach strefy zalewowej jest dodatnio skorelowane z występowaniem warunków suszy w tych jeziorach, a ujemnie z ich powierzchnią i głębokością średnią, nie znaleziono natomiast żadnych zależności z koncentracją substancji biogennych [Van Geest i in. 2007]. Wyniki prac holenderskich sugerują, że obniżenie poziomu wód lub całkowite wysychanie jeziora może być czynnikiem stymulującym rozwój roślinności, a płytkie, okresowo wysychające ekosystemy strefy zalewowej dają bardzo duży potencjał do rozwoju bogatej flory wodnej przez pierwsze lata od incydentu suszy. Następnie jeziora przechodziły w mętnowodny stan z dominacją fitoplanktonu.

Fernández-Aláez i in. [1999], na podstawie badań roślinności dwóch jezior o różnym reżimie hydrologicznym w północno-zachodniej Hiszpanii, wykazali, że gdy czas retencji jest dłuższy zarówno dostępność zasobów pokarmowych, jak i zróżnicowanie siedlisk były większe, co sprzyjało większej różnorodności taksonomicznej roślinności. W jeziorze okresowo wysychającym roślinność była bardziej jednorodna, a tym samym różnorodność taksonomiczna mniejsza. Z badań tych wynika także, że długość okresu zalania miała wpływ nie tylko na liczbę gatunków roślinności, ale także na jej skład taksonomiczny oraz formy życiowe. W obu jeziorach reżim hydrologiczny oraz związane z nim sezonowe zmiany głębokości wody istotnie determinowały wykształcenie się różnej struktury przestrzennej (strefowości) roślinności. Na podstawie zróżnicowania gatunków pod względem tolerancji na warunki zalania bądź suszy możliwe było opracowanie modelu horyzontalnego rozmieszczenia taksonów. W jeziorze o dłuższym czasie retencji wód stwierdzono występowanie większej liczby hydrofitów niż w jeziorze szybko wysychającym, które z kolei było zdominowane głównie przez helofity.

Wahania poziomu wód mogą mieć istotny wpływ także na biomasę roślin szuwarowych oraz na pobieranie przez nie pierwiastków biogennych z wody i osadów. Wykazali to Ławniczak i in. [2010] na przykładzie Jeziora Niepruszeńskiego, w którym obniżenie poziomu wód o ponad metr na początku lat dwutysięcznych skutkowało zmniejszeniem biomasy pędów nadziemnych nawet o połowę oraz zmniejszeniem koncentracji substancji biogennych (N, P i K) w tkankach roślin szuwarowych, tj. trzciny pospolitej *Phragmites australis*, pałki szerokolistnej *Typha angustifolia*, turzycy błotnej *Carex acutiformis* oraz manny wodnej *Glyceria maxima* o kilkadziesiąt procent (11–70%). Według autorów, nawet niewielkie obniżenie poziomu wód, rzędu 0,6 m zimą i 0,4 m latem, ma wpływ na zdolność makrofitów do pobierania nutrienów z osadów i wody, a tym samym na ich rozwój. W płytkich, silnie eutroficznych jeziorach strefa litoralu odgrywa kluczową rolę w obiegu pierwiastków biogennych, co ma istotne znaczenie w procesie przywracania dobrego stanu wód. Właściwe zarządzanie zmianami poziomu wód może zatem być pomocne w procesie rekultywacji jezior.

Wahania poziomu wód, chociaż mają duży wpływ na roślinność wodną, nie są jedynym rodzajem presji hydromorfologicznej oddziałującej na makrofity. Z badań z uwzględnieniem zagospodarowania zlewni i strefy brzegowej, prowadzonych przez Jenningsa i in. [2003] na 34 jeziorach w północnej części stanu Wisconsin (USA), wynika, że występowanie i zagęszczenie zabudowy mieszkalnej w strefie brzegowej miało istotny wpływ na roślinność wodną i szuwarową. Na stanowiskach o gęstej zabudowie mieszkalnej w strefie przybrzeżnej znacznemu zredukowaniu ulegała roślinność szuwarowa oraz o liściach pływających, nie stwierdzono natomiast wpływu tego rodzaju przekształcenia na roślinność zanurzoną. Również udział terenów leśnych i podmokłych w zlewni całkowitej jezior miał związek ze wszystkimi strefami roślinności wodnej i szuwarowej – w jeziorach o mniejszym udziale lasów w zlewni stwierdzono mniejszy udział zarówno roślinności wynurzonej i o liściach pływających, jak i roślinności zanurzonej. Istotny wpływ wylesienia terenu zlewni na zmniejszenie się obfitości roślinności zanurzonej jest prawdopodobnie związany ze zwiększonym spływem powierzchniowym, a tym samym zmianą jakości wody i osadów dennych.

Należy jednak pamiętać, że strefa litoralu jest bardzo zmienna pod względem siedliskowym, a związki między uwarunkowaniami hydromorfologicznymi a roślinnością wodną mają często charakter lokalny (punktowy). Ponadto, jak już wspomniano, skład taksonomiczny i obfitość roślinności w dużej mierze zależą od jakości wody i właściwości osadów dennych. W strefach klimatycznych umiarkowanej i tropikalnej, tworzeniu zbiorników zaporowych oraz związanej z tym zazwyczaj zmianie warunków hydrologicznych z lotycznych na lenityczne, towarzyszy zwiększenie zasobności wody w składniki pokarmowe. To z kolei może być przyczyną inwazji nitrofilnych gatunków obcych, jak *Azolla filiculoides*, *Eichhornia crassipes*, *Myriophyllum aquaticum* czy *Salvinia molesta* [Petr 1978; Cogels i in. 1997; Nilsson, Berggren 2000; Rodriguez-Gallego 2004, wszystkie za Lacoul i Freedman 2006]. Zjawisko to jest dużo mniej powszechne w zbiornikach stref borealnej czy alpejskiej. Gwałtowny i obfity rozwój makrofitów w zaburzonym ekosystemie często skutkuje koniecznością wykaszania nadmiernie rozbudowanej roślinności, co może być presją samą w sobie. Baattrup-Pedersen i Riss [2003, za Lacoul i Freedman 2006] wykazali istotne różnice w składzie gatunkowym roślinności wodnej jezior duńskich, poddanej i niepoddanej wykaszaniu. I przeciwnie – Paal i Trei [2004 za Lacoul i Freedman 2006] wskazywali z kolei na bardzo niewielki wpływ wykaszania na roślinność ubogich ekosystemów bałteńskich w Finlandii.

Wyniki te świadczą o tym, że w ekosystemach zasobnych w składniki pokarmowe trudno jest zdefiniować bezpośrednie zależności między makrofitami a zmianami hydromorfologicznymi. Umiarkowana eutrofizacja może bowiem kompensować utratę gatunków na skutek zmian siedliska. Na ogół zależności między zmianami hydromorfologicznymi a makrofitami są bardziej wyraźne w oligotroficznym jeziorach skandynawskich niż w nizinnych, naturalnie eutroficznym jeziorach Europy Centralnej [Hellsten, Dudley 2006].



## 5. MAKROBEZKRĘGOWCE BENTOSOWE

Makrobezkręgowce, podobnie jak makrofity, są grupą organizmów związanych ze strefą litoralną, podlegających bezpośredniemu wpływowi przekształceń hydrologicznych oraz morfologicznych. Zasięg litoralu zmienia się w zależności od aktualnego poziomu wody. Gatunki zasiedlające tę strefę wykształciły przystosowania, umożliwiające im adaptację w zakresie naturalnych wahań poziomu wód. Wszelkie przekroczenia tego zakresu wywołują, w oczywisty sposób, stres ekologiczny. Siedliska brzegów jezior poddanych ekstremalnym zmianom poziomu wody, rzędu kilkudziesięciu metrów rocznie, są niemal zupełnie jałowe. Fauna i flora jest tu ograniczona i składa się w większości z gatunków efemerycznych [Zohary, Ostrovsky 2011].

Arovitta i Hämäläinen [2008], porównując bogactwo gatunkowe bezkręgowców bentosowych 11 regulowanych i nieregulowanych jezior w Finlandii, stwierdzili, że jeziora zachowujące naturalny ustrój hydrologiczny charakteryzowała większa różnorodność gatunkowa. Baumgartner i in. [2008] wykazali z kolei, że wahania poziomu wody w dużym stopniu tłumaczyły zmienność bezkręgowców w Jeziorze Bodeńskim. Do podobnych wniosków doszedł również White i in. [2008], badając Sparkling Lake w stanie Wisconsin (USA), gdzie bogactwo gatunkowe makrobezkręgowców zmniejszało się w latach, w których odchylenie od średniej wieloletniej amplitudy zmian poziomu wody przekraczało 0,75 m. Wahania poziomu wód mogą również skutkować pojawieniem się gatunków obcych i inwazyjnych. W jeziorze Kinneret występowanie rodzimych gatunków ślimaków *Melanopsis costata*, *Melanoides tuberculata* oraz *Theodoxus jordani* zostało ograniczone na skutek niespotykanego podniesienia się poziomu wody w sezonie zimowym 2002–2003. W ten sposób utworzyła się nisza dla rozwoju gatunków obcych [Zohary, Ostrovsky 2011]. W 2005 roku w jeziorze Kinneret po raz pierwszy zaobserwowano gatunek ozdobnego ślimaka akwariowego *Thiara sabra* [Meinis, Meinis 2008]. Do lata 2010 r. ten obcy gatunek stał się dominującym w obrębie całego jeziora, wypierając niemal całkowicie gatunki rodzime.

Przebudowa struktury linii brzegowej jeziora jest rozważana w kontekście utraty bądź przekształcenia siedlisk, w tym przebudowy makrofitów [Radomski, Goeman 2001; Elias, Meyer 2003] czy struktury podłoża [Jennings i in. 2003], a także zmiany charakteru i ilości materii allochtonicznej dostającej się do jeziora, prowadzących do zwiększenia dostępności związków biogenych w wodach [Christensen i in. 1996; Jennings i in. 1999; Marburg i in. 2006]. Zbiorowiska makrofitów w jeziorach pozostają w ścisłym związku z bezkręgowcami bentosowymi, stanowiąc dla nich przede wszystkim bazę pokarmową i siedlisko. W związku z tym wiele czynników hydromorfologicznych, mających ekologiczne znaczenie dla makrofitów, znajdzie odzwierciedlenie również w zespole makrobezkręgowców [McParland, Barrett 2009].

Istnieje stosunkowo niewielka liczba opracowań na temat bezpośredniego wpływu zmian struktury linii brzegowej na zespoły bezkręgowców, z czego najwięcej dotyczy zna-

czenia detrytus, dostającego się do jeziora ze zlewni, w tym przede wszystkim grubych szczątków pochodzenia roślinnego, określanych w literaturze anglojęzycznej skrótem CWD (Coarse Woody Derbis) lub LWD (Large Woody Derbis). CWD są kluczowym elementem składowym ekosystemów wodnych, pochodzącym ze zlewni typu leśnego. Jest to struktura fizyczna, tworząca siedlisko życia organizmów wodnych, a także mająca wpływ na procesy hydrologiczne, przez tworzenie obszarów zastoinowych, w których mogą się akumulować osady nieorganiczne [Harmon i in. 2004]. Proces ten jest jednak wciąż słabo poznany [Marburg i in. 2006]. CWD są jednymi z głównych czynników odpowiadających za heterogeniczność siedliska w ciekach [Gurnell i in. 2002 za Marburg i in. 2006; Webb, Erskine 2003]. CWD mogą służyć jako schronienie dla małych ryb [Osenberg i in. 1988 za Christensen i in. 1996], a także jako podłoże do rozwoju glonów i larw owadów, przyczyniając się do zwiększenia produkcji, zwłaszcza w ekosystemach oligotroficznym [Christensen i in. 1996].

Przekształcenia użytkowania terenów sąsiadujących z wodami wpłynęły w znacznym stopniu na zmianę ilości CWD dostających się do ekosystemów wodnych [Sedell, Froggatt 1984; Harmon i in. 1986; Maser, Sedell 1994, wszystkie za Christensen i in. 1996]. Autorzy ci opisali dodatnią zależność między liczbą drzew rosnących na brzegu zbiornika a ilością CWD oraz ujemną między gęstością zabudowy brzegów a ilością CWD. Wyniki badań przeprowadzonych przez Marburga i in. [2006] na 45 jeziorach w stanie Wisconsin (USA) również potwierdziły te relacje. Ze względu na ogromne znaczenie strefy litoralnej dla funkcjonowania całego ekosystemu jeziora, przedmiotem szczególnego zainteresowania badaczy są modyfikacje linii brzegowej, takie jak usuwanie roślinności czy zatopionych pni lub konstrukcja doków, mimo ograniczenia ich oddziaływania do niewielkiej przestrzeni [Schindler, Scheurell 2002; Vander Zanden, Vadeboncourer 2002]. CWD są zatem rozpatrywane w kategorii kluczowego elementu, łączącego ekosystem lądowy z ekosystemem wodnym [Naiman i in. 2000 za Marburg i in. 2006]. Oszacowano, że efekt utraty CWD w ekosystemach wodnych może utrzymywać się przez ok. 200 lat [Christensen i in. 1996], trudno jednak ocenić skalę zjawiska, ponieważ dużą rolę odgrywają tu zakłócenia z przeszłości, zarówno pochodzenia antropogenicznego, jak i naturalnego [Marburg i in. 2006].

Pomimo nielicznych badań, wykazano pewne bezpośrednie zależności między przekształceniami brzegów jezior a zespołami makrobezkręgowców. Z badań przeprowadzonych na Jeziorze Genewskim wynika, że różnorodność oraz liczebność zoobentosu była najmniejsza na stanowiskach z wyraźnymi umocnieniami brzegowymi (zabezpieczenia przed erozją), w porównaniu ze stanowiskami o brzegach nieprzekształconych. Sztuczne konstrukcje są bowiem w niewielkim stopniu chronione przed falowaniem, a ponadto prezentują niski stopień zróżnicowania siedliska [Bänzinger 1995]. Potwierdziły to również wyniki badań prowadzonych na jeziorach irlandzkich, gdzie modyfikacje linii brzegowej miały negatywny wpływ na różnorodność gatunkową bezkręgowców [Watson 2005 za Solimini i in. 2006].

Udowodniono ponadto wyraźnie negatywny wpływ występowania plaż na bogactwo gatunkowe, całkowitą liczebność i liczebność poszczególnych grup zoobentosu [Brauns i in. 2007]. Z badań przeprowadzonych na siedmiu niemieckich jeziorach wynika ogólne zwiększenie liczebności makrobezkręgowców w litoralu wraz ze wzrostem liczby plaż i ścian oporowych, przy czym było to efektem zwiększenia liczebności Chironomidae, związanego ze zwiększeniem powierzchni preferowanego przez nie piaszczystego podłoża. W przypadku pozostałych grup następowało zmniejszenie liczebności, świadczące o homogenizacji zbiornika. Tak wyraźna redukcja różnorodności w skali litoralu całego jeziora występuje w jeziorach, których linię brzegową zmodyfikowano w znacznym stopniu. Z drugiej strony jednak kamienne umocnienia brzegów jezior, jak wykazał Jennings i in. [1999], mogą tworzyć dodatkowe siedlisko, jako podłoże, na którym mogą się osiedlać glony. Siedliska wytworzone w obrębie przekształconej linii brzegowej na ogół odznaczają się zwiększoną produkcją tak pierwotną, jak i wtórną [Francis i in. 2007; Rosenburger i in. 2008]. Oznacza to, że przekształcenia linii brzegowej nie muszą destrukcyjnie oddziaływać na bezkręgowce litoralne, o ile struktura przekształconego siedliska pozostanie urozmaicona [Søndergaard, Jeppesen 2007].

## 6. RYBY

Wiele gatunków ryb w okresie tarła korzysta z zasobów strefy litoralnej. Niektóre są z nią związane w stadium młodocianym, formy dojrzałe natomiast częściej są związane ze strefą pelagiczną jeziora [Winfield 2004]. Wynika z tego, że cykl życiowy ryb i ich rozmnażanie w dużym stopniu zależy od kondycji litoralu. Ryby stanowią niejako ogniwo, łączące litoral z pelagiałem, a utrata siedlisk związanych z tym pierwszym, może skutkować zaburzeniami całego ekosystemu, na zasadzie efektu domina [Gasith, Gafny 1990; Gasith i in. 1996, wszystkie za Zohary, Ostrovsky 2011].

Stwierdzono, na przykładzie jeziora Biwa (Japonia), że utrata stanowisk trzcinowisk na skutek obniżenia poziomu wody, przyczyniła się do zmniejszenia przeżywalności larw ryb karpiovatych *Cyprinus carpio* i *Carassius* spp. [Yamamoto i in. 2006]. W Jeziorze Bodeńskim, w okresach dużego jesienno-obniżenia poziomu wód, młode osobniki miętusa (*Lota lota*) migrowały do strefy pelagialu wcześniej niż w warunkach niezaburzonych. Było to najprawdopodobniej powiązane z utratą siedlisk, które formom młodocianym dostarczają kryjówek przed drapieżnikami [Fischer, Ohl 2004]. Dla niektórych gatunków ryb, obok makrofitów, również podłoże kamieniste może stanowić siedlisko tarliskowe. *Acanthobrama terraesanctae*, najbardziej rozpowszechniona zooplanktonożerna ryba w jeziorze Kinneret (ok. 80% wszystkich ryb bytujących w pelagialu jeziora), odbywa tarło zimą. Składa wtedy ikrę na świeżo zalanych i pozbawionych epifitonu kamieniach, w płytkiej wodzie o głębokości mniejszej niż 50 cm [Gafny i in. 1992 za Zohary, Ostrovsky 2011]. Ostrovsky i Walline [2000 za Zohary i Ostrovsky 2011] powiązali sukces reprodukcyjny tego gatunku z amplitudą wa-

hań poziomu wody. W latach, w których notowano wyjątkowo wysoki poziom wody następowała wręcz eksplozja populacji, co potwierdzono badaniami hydroakustycznymi. Przyczyną tego zjawiska, według autorów, było zwiększenie ilości dostępnego substratu (kamieni) do złożenia ikry. Dodatkowo zalana roślinność lądowa służyła jako schronienie dla narybku, zwiększając szanse na jego przeżycie [Zohary, Ostrovsky 2011]. Składanie ikry na podłożu wolnym od epifitonu preferowały również inne gatunki, jak na przykład leszcz w Jeziorze Bodeńskim [Probst i in. 2009], okoń żółtopłetwy w Pickerel Lake w Południowej Dakocie, USA [Fischer i in. 1996] czy amerykańska stynka w Branch Lake w stanie Maine, USA [Rupp 1965 za Zohary, Ostrovsky 2011]. Wynika z tego jasno, że cykle życiowe tych gatunków ryb w dużej mierze są uzależnione od wahań poziomu wód.

Wpływ antropogenicznych zmian struktury brzegów na ryby analizowano w kontekście ich behawioru. Scheurell i Schindler [2004] stwierdzili, że znaczące zmniejszenie zdolności ryb do agregacji przestrzennej jest związane z przekształceniem i zagospodarowaniem brzegów, które przyczynia się do utraty heterogenicznego siedliska, służącego rybom jako schronienie. Występowanie betonowych ścian oporowych, umacniających brzegi także redukuje różnorodność siedliska i może prowadzić do zmniejszenia bogactwa gatunkowego ryb [Jennings i in. 1999]. Ograniczenie występowania roślinności wynurzonej i o liściach pływających doprowadziło do zmniejszenia biomasy i średniej wielkości kilku kluczowych gatunków, m.in. szczupaka pospolitego (*Esox lucius*), bassa zwyczajnego (*Lepomis gibbosus*) oraz bassa niebieskiego (*Lepomis macrochirus*) w jeziorach północnej Minnesoty, USA [Schindler i in. 2000, Radomski, Goeman 2001].

Umocnienia brzegów zmieniają nie tylko strukturę siedlisk, lecz mają też duży wpływ na zależności troficzne. Z badań przeprowadzonych przez Doi i in. [2010] wynika, że zasoby bentosu dostępne dla bassa wielkogębowego były ściśle związane ze stopniem przekształcenia brzegów. Umocnione brzegi stawów charakteryzowała większa liczebność makrobezkręgowców niż naturalne. Wynika z tego, że rozwój makrobezkręgowców na konstrukcjach umocnień brzegu, jak już wcześniej sygnalizowano, może zwiększać zasoby pokarmowe dostępne dla ryb drapieżnych, mimo że naturalne siedliska bentosu uległy zaburzeniu.

Z jeziora Kinneret pochodzą bezpośrednie dowody, świadczące o tym, że zmiany zachodzące w strefie litoralnej mogą się rozszerzyć w kierunku pelagialu, wpływając negatywnie na cały ekosystem jeziorny, w tym na jakość wody [Zohary, Ostrovsky 2011]. Opisany wcześniej ogromny sukces reprodukcyjny ryby zooplanktonożernej *Acanthobrama terraesanctae*, w okresach wyjątkowo wysokiego poziomu wody, doprowadził do zwiększenia liczebności tej ryby około 8–10 krotnie. Tego rodzaju eksplozja populacji zdarzyła się dwukrotnie, w sezonie 1991–1992 oraz 2002–2003. Skutkiem było załamanie populacji zooplanktonu, a następnie niespotykany wcześniej zakwit sinic *Aphanizomenon ovalisporum* latem 1994 r. [Pollinger i in. 1998 za Zohary, Ostrovsky 2011; Hadas i in. 1999] i *Cylindrospermopsis raciborskii* latem 2005 [Zohary, Schlichter 2009 za Zohary, Ostrovsky 2011; Alster i in. 2010]. Obydwa te gatunki sinic były gatunkami inwazyjnymi i obcymi, nigdy wcze-

śniej przed 1994 r. niespotkanymi w jeziorze. Dwukrotne powtórzenie się tej samej serii wydarzeń, zapoczątkowanej przez nadmierne podniesienie poziomu wody, sugeruje bezpośredni związek między eksplozją populacji ryb, zmniejszeniem liczebności zooplanktonu i masowymi zakwitami sinic. Świadczy to również o znaczącej skali efektów, jakie mogą wywołać zakłócenia w obrębie litoral. Przedstawione wyniki badań wykorzystano w nowej strategii ochrony wód jeziora Kinneret i gospodarowania nimi, realizowanej od 2008 r., w ramach której wprowadzono ograniczenie wahań poziomu wody, przez zmniejszenie ich poziomu i powszechniejsze zastosowanie metody odsalania, w celu uzyskania wody pitnej [Zohary, Ostrovsky 2011].

## 7. PODSUMOWANIE

Najistotniejszym zagrożeniem stanu ekologicznego jezior, nie tylko w Polsce, jest proces przyspieszonej eutrofizacji, spowodowany zwiększeniem obciążenia wód związkami biogennymi, pochodzącymi ze zlewni, w wyniku gospodarki ludzkiej. Zmiany warunków hydrologicznych oraz przekształcenia morfologiczne jezior (zwłaszcza ich strefy przybrzeżnej) z jednej strony również przyczyniają się do wzrostu trofii, a z drugiej bezpośrednio oddziałują na organizmy wodne. Fitoplankton, zooplankton, makrofity, bezkręgowce litoralne i ryby reagują w odmienny sposób na presje hydromorfologiczne. Na reakcję organizmów ma również wpływ skala przekształceń hydromorfologicznych. Wydaje się, że ryby i makrobezkręgowce litoralne są najbardziej wrażliwe na strukturalne modyfikacje siedliska. Presja hydrologiczna oddziałuje w sposób znaczący bezpośrednio na fitoplankton, ale również w dużym stopniu na zespoły ryb. Makrofity wydają się reagować najslabiej na tego typu stres, chyba że jest on bardzo silny. Zróznicowanie odpowiedzi różnych zespołów organizmów na przekształcenia hydromorfologiczne wskazuje, że wiarygodna diagnoza stanu środowiska i planowane na jej podstawie działania ochronne muszą uwzględniać reakcję organizmów na degradację siedlisk.

## PIŚMIENNICTWO I AKTY PRAWNE

- ALSTER A., KAPLAN-LEVY R.N., SUKENIK A., ZOHARY T. 2010. Morphology and phylogeny of a non-toxic invasive *Cylindrospermopsis raciborskii* from a Mediterranean Lake. *Hydrobiologia* 639 (1): 115–128.
- ARROVITA J., HÄMÄLÄINEN H. 2008. The impact of water-level regulation on littoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Hydrobiologia* 613: 45–56.
- BÄNZINGER R. 1995. A comparative study of the zoobenthos of 8 land-water interfaces (Lake of Geneva). *Hydrobiologia* 301: 133–140.
- BAUMGARTNER D., MORTL M., ROTHHAUPT K.O. 2008. Effects of water-depth and water-level fluctuations on the macroinvertebrate community structure in the littoral zone of Lake Constance. *Hydrobiologia* 613: 97–107.

- BERGSTRÖM A.-K., BIGLER C., STENSDOTTER U., LINDSTRÖM E. S. 2008. Composition and dispersal of riverine and lake phytoplankton communities in connected systems with different water retention times. *Freshwater Biology* 53: 2520–2529.
- BLINDOW I., ANDERSSON G., HERGEBY A., JOHANSSON S. 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159–167.
- BOGACKA E., PATUREJ E. 2006. Reakcja zespołów zooplanktonu na podwyższoną temperaturę wody w jeziorach będących pod wpływem zrzutu wód z elektrowni. *Acta Scientiarum Polonorum, Formatio Circumiectus* 5: 111–120.
- BRAUNS M., GARCIA X.-F., WALZ N., PUSCH M. 2007. Effects of human shoreline development on littoral macroinvertebrates in lowland lakes. *Journal of Applied Ecology* 44: 1138–1144.
- BUIJSE A.D., COOPS H., STARAS M., JANS H., GEEST G.J., GRIFFS R.E., IBELINGS B.W., OOSTERBERG W., ROOZEN F.C.J.M. 2002. Restoration strategies for river floodplains along large lowland rivers in Europe. *Freshwater Biology* 47: 889–907.
- CHRISTENSEN D.L., HERWIG B.R., SCHINDLER D.E., CARPENTER S.R. 1996. Impacts of lakeshore residential development on coarse woody debris in north temperate lakes. *Ecological Applications* 6: 1143–1149.
- DIRECTIVE 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 Oct. 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy.** OJEC L 327/1.
- DODSON S., LILLIE R., WILL-WOLF S. 2005. Land use, water chemistry, aquatic vegetation, and zooplankton community structure of shallow lakes. *Ecological Applications* 15: 1191–1198.
- DODSON, S., LILLIE R. 2001. Zooplankton communities of restored depressional wetlands in Wisconsin, USA. *Wetlands* 21: 292–300.
- DOI H., CHANG K.-H., ANDO T., IMAI H., NAKANO S. 2010. Shoreline bank construction modifies benthic-pelagic coupling of food webs. *Ecological Engineering* 36: 601–604.
- DUBNYAK S., TIMCHENKO V. 2000. Ecological role of hydrodynamic processes in the Dnieper reservoirs. *Ecological Engineering* 16: 181–188.
- EGEREN S.J., DODSON S.I., TORKE B., MAXTED J.T. 2011. The relative significance of environmental and anthropogenic factors affecting zooplankton community structure in Southeast Wisconsin Till Plain lakes. *Hydrobiologia* 668: 137–146.
- EJSMONT-KARABIN J. I., KRUK M. 1998. Effects of contrasting land use on free-swimming rotifer communities of streams in Masurian Lake District, Poland. *Hydrobiologia* 387: 241–407.
- ELIAS J.E., MEYER M.W. 2003. Comparisons of undeveloped and developed shorelands, Northern Wisconsin, and recommendation for restoration. *Wetlands* 23: 800–816.
- FERNÁNDEZ-ALÁEZ C., FERNÁNDEZ-ALÁEZ M., BÉCARES E. 1999. Influence of water level fluctuation on the structure and composition of the macrophyte vegetation in two small temporary lakes in the northwest of Spain. *Hydrobiologia* 415: 155–162.

- FISHER P., OHL U. 2004. Effects of seasonal water level fluctuations on the benthic fish community in lakes – a case study of juvenile burbot (*Lota lota*). *Ecohydrology and Hydrobiology* 4(4): 481–486.
- FISHER S.J., POPE K.L., TEMPLETON L.J., WILLIS D.W. 1996. Yellow perch spawning habitats in Pickerel Lake, South Dakota. *Prairie Naturalist* 28: 65–75.
- FRANCIS T.B., SCHINDLER D.E., FOX J.M., SEMINET-RENEAU E. 2007. Effects of urbanization on the dynamics of organic sediments in temperate lakes. *Ecosystems* 10: 1057–1068.
- GARCÍA DE EMILIANI M. O. 1993. Seasonal succession of phytoplankton in a lake of the Paraná River floodplain, Argentina. *Hydrobiologia* 264: 101–114.
- GERALDES A.M., BOAVIDA M.-J. 2005. Seasonal water level fluctuations: implications for reservoir limnology and management. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 10: 59–69.
- GERALDES A.M., BOAVIDA M.-J. 2006. Zooplankton assemblages in two reservoir: one subjected to accentuated water level fluctuation, the other with more stable water levels. *Aquatic Ecology* 41: 273–284.
- GODLEWSKA M., MAZURKIEWICZ-BORO G., POCIECHA A., WILK-WOŹNIAK E., JELONEK M. 2003. Effects of flood on the functioning of the Dobczyce reservoir ecosystem. *Hydrobiologia* 504: 305–313.
- GOŁDYN R. 1990. Wpływ podpiętrzenia wód na procesy ekologiczne w jeziorach służących jako zbiorniki retencyjne. *Funkcjonowanie ekosystemów wodnych, ich ochrona i rekultywacja. Część II. Ekologia jezior, ich ochrona i rekultywacja. Eksperymenty na ekosystemach. (Functioning of aquatic ecosystems, their protection and restoration. 2. Ecology of lakes, their protection and restoration. Experiments on ecosystems)*. Kajak Z. (red.). SGGW-AR, Warszawa: 125–163.
- GOPHEN M. 2004. Ecohydrological management of Lake Kinneret: A case study. *Ecohydrology and Hydrobiology* 4(4): 397–408.
- GRUBERTS D., DRUIVIETIS I., PARELE E., PAIDERE J., POPPELS A., PRIEDITIS J., SKUTE A. 2007. Impact of hydrology on aquatic communities of floodplain lakes along the Daugava River (Latvia). *Hydrobiologia* 584: 223–237.
- HADAS O., PINKAS R., DELPHINE R., VARDI A., KAPLAN A., SUKENIK A. 1999. Limnological and ecophysiological aspects of *Aphanizomenon ovalisporum* bloom in Lake Kinneret, Israel. *J. Plankton Res.* 21: 1439–1453.
- HARMON M.E., FRANKLIN J.F., SWANSON F.J., SOLLINS P., GREGORY S.V., LATTIN J.D., ANDERSON N.H., CLINE S.P., AUMEN N.G., SEDELL J.R., LIENKAEMPER G.W., CROMACK JR K., KUMMINS K.W. 2004. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* 34: 59–234.
- HELLSTEN S. 1997. Environmental factors related to water level regulation – a comparative study in northern Finland. *Boreal Environment Research* 2: 345–367.

- HELLSTEN S. 2000. Environmental factors and aquatic macrophytes in the littoral zone of regulated lakes. *Acta Univ. Oul. A* 348.
- HELLSTEN S. 2001. Effects of lake water level regulation on aquatic macrophyte stands in northern Finland and options to predict these impacts under varying conditions. *Acta Botanica Fennica* 171: 1–47.
- HELLSTEN S., 2002. Aquatic macrophytes as indicators of water level regulation in northern Finland. *Verh. Int. Verein Limnol.* 28: 601–606.
- HELLSTEN S., DUDLEY B. 2006. Hydrological pressures in lakes. W: Indicators and methods for the ecological status assessment under the Water Framework Directive. In: Linkages between chemical and biological quality of surface waters. Solimini A.G., Cardoso A.C., Heiskanen A.-S. (red.). Institute for Environment and Sustainability, JRC-EU: 135–140.
- HELLSTEN S., MARTTUNEN M., PALOMÄKI R., RIIHIMÄKI J., ALASAARELA E. 1996. Towards an ecologically based regulation practice in Finnish hydroelectric lakes. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 535–545.
- HELLSTEN S., MJELDE M. 2009. Macrophyte response to water level fluctuation in Fennoscandinavian lakes – applying a common index. *Verh. Int. Verein Limnol.* 30(5): 765–769.
- HELLSTEN S., RIIHIMÄKI J. 1996. Effects of lake water level regulation on the dynamics of aquatic macrophytes in northern Finland. *Hydrobiologia* 340: 85–92.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA A., EJSMONT-KARABIN J., WĘGLEŃSKA T. 1988. Long-term changes in the composition, productivity and trophic efficiency in the zooplankton community of heated lakes near Konin (Poland). *Ekologia Polska* 36: 115–144.
- HOFFMANN M. D., DODSON S.I. 2005. Land use, primary productivity, and lake area as descriptors of zooplankton diversity. *Ecology* 86: 255–261.
- HUSZAR V.L.M., REYNOLDS C.S. 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Pará, Brasil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia* 346: 169–181.
- HUTOROWICZ A. 1992a. Phytoplankton of Lake Żarnowiec against the background of changes in habitat conditions brought about by the action of the pumped-storage Power station. 1. Habitat condition. *Acta Hydrobiol.* 34: 375–387.
- HUTOROWICZ A. 1992b. Phytoplankton of Lake Żarnowiec against the background of changes in habitat conditions brought about by the action of the pumped-storage Power station. 2. Dynamics of phytoplankton. *Acta Hydrobiol.* 34: 389–400.
- JENNINGS M.J., BOZEK M.A., HATZENBELER G.R., EMMONS E.E., STAGGS M.D. 1999. Cumulative effects of incremental shoreline habitat modification on fish assemblages in north temperate lakes. *North American Journal of Fisheries Management* 19: 18–27.
- JENNINGS M.J., EMMONS E.E., HATZENBELER G.R., EDWARDS C., BOZEK M.A. 2003. Is littoral habitat affected by residential development and land use in watersheds of Wisconsin lakes? *Lake and Reservoir Management* 19: 272–279.



- JENSEN J.P., JEPPESEN E., OLRİK K., KRISTENSEN P. 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51(8): 1692–99.
- JUNK W.J. 1997. *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. Springer-Verlag, New York.
- KAMENIR Y., DUBINSKY Z., ZOHARY T. 2006. The long-term patterns of phytoplankton taxonomic size-structure and their sensitivity to perturbation: A Lake Kinneret case study. *Aquat. Sci.* 68: 490–501.
- KASTEN J. 2003. Inundation and isolation: dynamics of phytoplankton communities in seasonal inundated flood plain waters of the Lower Odra Valley National Park – Northeast Germany. *Limnologica* 33: 99–111.
- KETO A., TARVAINEN A., HELLSTEN S. 2006. The effect of water level regulation on species richness and abundance of aquatic macrophytes in Finnish lakes. *Verh. Int. Verein Limnol.* 29: 2103–2108.
- KNOLL L.B., VANNI M. J., RENWICK W.H. 2003. Phytoplankton primary production and photosynthetic parameters in reservoirs along a gradient of watershed land use. *Limnology and Oceanography* 48: 608–617.
- LACOU L.P., FREEDMAN B. 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environmental Reviews* 14: 89–136.
- ŁAWNICZAK A. E., ZBIERSKA J., CHOIŃSKI A., SZCZEPANIAK W. 2010. Response of emergent macrophytes to hydrological changes in a shallow lake, with special reference to nutrient cycling. *Hydrobiologia* 656: 243–254.
- MARBURG A.E., TURNER M.G., KRATZ T.K. 2006. Natural and anthropogenic variation in coarse wood among and within lakes. *Journal of Ecology* 94: 558–568.
- McPARLAND C., BARRETT O. 2009. *Hydromorphological literature reviews for lakes*. Environment Agency, Bristol: 59.
- MEINIS H.,K., MEINIS D. 2008. More information concerning the invasion of the sea Galilee, Israel, by the tropical freshwater gastropod *Thiara scabra* (Gastropoda, Thiaridae). *Ellipsaria* 10(2): 8.
- MIHALJEVIĆ M., STEVIĆ F. 2011. Cyanobacterial blooms in a temperate river-floodplain ecosystem: the importance of hydrological extremes. *Aquatic Ecology* 45(3): 335–349.
- MIHALJEVIĆ M., ŠPOLJARIĆ D., STEVIĆ F., CVIJANOVIĆ V., HACKENBERGER KUTUZOVIĆ B. 2010. The influence of extreme floods from the River Danube in 2006 on phytoplankton communities in a floodplain lake: Shift to a clear state. *Limnologica* 40(3): 260–268.
- MOSS B., BALLS H. 1989. Phytoplankton distribution in a temperate floodplain lake and river system. II. Seasonal changes in the phytoplankton communities and their control by hydrology and nutrient availability. *Journal of Plankton Research* 11: 939–867.

- MURPHY K.J. 2002. Plant communities and plant diversity in soft-water lakes of Northern Europe. *Aquatic Botany* 73: 287–324.
- NASELLI-FLORES L. 2000. Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia* 424: 1–11.
- O'FARRELL I., IZAGUIRRE I., CHAPARRO G., UNREIN F., SINISTROV R., PIZARRO H., RODRÍGUEZ P., TEZANOS PINTO P., LOMBARDO R., TELL G. 2011. Water level as the main driver of the alternation between a free-floating plant and a phytoplankton dominated state: a long-term study in a floodplain lake. *Aquatic Sciences* 73(2): 275–287.
- OGILVIE B. G., MITCHELL S. F. 1998. Does sediments resuspension have persistent effects on phytoplankton? Experimental studies in three shallow lakes. *Freshwater Biology* 40: 51–63.
- OLDING D. D., HELLEBUST J. A., DOUGLAS M. S. V. 2000. Phytoplankton community composition in relation to water quality and water-body morphometry in urban lakes, reservoirs, and ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 57: 2163–2174.
- OSTENDORP W., SCHMIEDER K., JÖHNK K. 2004. Assessment of human pressures and their hydromorphological impacts on lakeshores in Europe. *Ecology and Hydrobiology* 4: 229–245.
- PAIDERE J., GRUBERTS D., SKUTE A., DRUVIETIS I. 2007. Impact of two different flood pulses on planktonic communities of the largest floodplain lakes of the Daugava River (Latvia). *Hydrobiologia* 592: 303–314.
- PANUSKA J.C., LILLIE R.A. 1995. Phosphorus loadings from Wisconsin watersheds: recommended phosphorus export coefficients for agricultural and forested watersheds. *Research Management Findings* 38: 8
- PARTANEN S., HELLSTEN S. 2005. Changes of emergent aquatic macrophyte cover in seven large boreal lakes in Finland with special reference to water level regulation. *Fennia* 183: 57–79.
- PECORARI S., JOSE DE PAGGI S., PAGGI J.C. 2006. Assessment of the urbanization effect on a lake zooplankton. *Water Resources* 33: 677–685
- PIECZYŃSKA E. 1977. Water bodies in urban areas. *Wiad. Ekol.* 23: 379–387.
- PITHART D. 1999. Phytoplankton and water chemistry of several alluvial pools and oxbows after the flood event – a process of diversification. *Algological Studies* 95: 93–113.
- POCIECHA A., WILK-WOŹNIAK E. 2006. The life strategy and Dynamics of selected species of phyto- and zooplankton Ina dam reservoir Turing „wet” and „dry” years. *Polish Journal of Ecology* 54: 29–38.
- PROBST W.N., STOLL S., PETERS L., FISCHER P., ECKMANN R. 2009. Lake water level increase during spring affects the breeding success of Bream *Abramis brama* (L.). *Hydrobiologia* 632(1): 211–224.

- RADOMSKI P., GOEMAN T.J. 2001. Consequences of human lakeshore development on emergent and floating leaf vegetation abundance. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 46–61.
- REYNOLDS C.S. 1984. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, New York: 384.
- REYNOLDS C.S. 1994. The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia* 289: 9–21.
- REYNOLDS C.S., HUSZAR V., KRUK C., NASELLI-FLORES L., MELO S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.
- ROOZEN F.C.J., VAN GEEST G.J., IBELINGS B.W, ROIJACKERS R., SCHEFFER M., BUIJSE A.D. 2003. Lake age and water level affect the turbidity of floodplain lakes along the lower Rhine. *Freshwater Biology* 48: 519–531.
- RØRSLETT B. 1989. An integrated approach to hydropower impact assessment. II. Submerged macrophytes in some Norwegian hydro-electric lakes. *Hydrobiologia* 175: 65–82.
- RØRSLETT B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness in northern European lakes. *Aquatic Botany* 39: 173–193.
- ROSENBURGER E.E., HAMPTON S.E., FDADKIN S.C., KENNEDY B.P. 2008. Effects of shoreline development on the nearshore environment in large deep oligotrophic lakes. *Freshwater Biology* 53: 1673–1691.
- SCHAGERL M., DROZDOWSKI I., ANGELER D.G., HEIN T., PREINER S. 2009. Water age a major factor controlling phytoplankton community structure in a reconnected dynamic floodplain (Danube, Regelsbrunn, Austria). *Journal of Limnology* 68(2): 274–287.
- SCHEFFER M., JEPPESEN E. 1998. Alternative stable states. W: *The structuring role of submerged macrophytes in lakes*. Jeppesen E., Søndergaard M., Christoffersen K. (red.) *Ecological Studies* 131: 397–406.
- SCHEFFER M., VAN NES E. H. 2007. Shallow lakes theory revised: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and size. *Hydrobiologia* 584: 455–466.
- SCHEUERELL M.D., SCHINDLER D.E. 2004. Changes in the spatial distribution of fishes in lakes along a residential development gradient. *Ecosystems* 7: 98–106.
- SCHINDLER D.E., GEIB S.I., WILLIAMS M.R. 2000. Patterns of fish growth along a residential development gradient in north temperate lakes. *Ecosystems* 3: 229–237.
- SCHINDLER D.E., SCHEUERELL M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177–189.
- SCHANIBERG J., RIERA J., TURNER M.G., VOSS P.R. 2002. Explaining human settlement patterns in a recreational lake district: Vilas County, WI, USA. *Environmental Management* 30: 24–34.

- SOLIMINI A.G., FREE G., DONOHUE I., IRVINE K., PUSCH M., ROSSARO B., SANDIN L., CARDOSO S.C. 2006. Using macroinvertebrates to assess ecological status of lakes. Current knowledge and way forward to support WFD implementation. Institute for Environment and Sustainability.
- SOMMER U., PADISÁK J., REYNOLDS C.S., JUHÁSZ-NAGY P. 1993. Hutchinson's heritage: the diversity-disturbance relationship in phytoplankton. In: Intermediate Disturbance Hypothesis in phytoplankton ecology. Padisák J., Reynolds C.S., Sommer U. (red.). *Developments in Hydrobiology* 81: 1–7.
- SØNDERGAARD M., JEPPESEN E. 2007. Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology* 44: 1089–1094.
- STEMBERGER R.S., LARSEN D.P., KINCAID T.M. 2001. Sensitivity of zooplankton for regional lake monitoring. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 2222–2232.
- THOMAZ S. M., BINI L. M., BOZELLI R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579: 1–13.
- TUNOWSKI J. 1994. The effect of heating and water exchange on the zooplankton composition in heated Konin lakes. *Archives of Polish Fisheries* 2: 235–255.
- TUNOWSKI J. 2009a. Zooplankton structure in heated lakes with differing thermal regimes and water retention. *Archives of Polish Fisheries* 17: 291–303.
- TUNOWSKI J. 2009b. Changes in zooplankton abundance and community structure in the cooling channel system of the Konin and Pątnów power plants. *Archives of Polish Fisheries* 17: 279–289.
- VAN DEN BRINK F.W.B., DE LEEUW J. P. H. M., VAN DEN VELDE G., VERHEGGEN G.M. 1993. Impact of hydrology on the chemistry and phytoplankton development in floodplain lakes along the Lower Rhine and Meuse. *Biogeochemistry* 19: 103–128.
- VAN GEEST G. J., COOPS H., SCHEFFER M., VAN NES E. H. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10: 36–46.
- VAN GEEST G.J., WOLTERS H., ROOZEN F.C.J.M., COOPS H., ROIJACKERS R.M.M., BUIJSE A.D., SCHEFFER M. 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 539: 239–248.
- VANDER ZANDEN M.J., VADENBONCOUER Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152–2161.
- WALSH S.E., SORANNO P.A., RUTLEDGE D.T. 2003. Lakes, wetlands and streams as predictors of land use/cover distribution. *Environmental Management* 31: 198–214.
- WALZ N., WELKER M. 1998. Plankton development in a rapidly flushed lake in the River Spree system (Neuendorfer See, Northeast Germany). *Journal of Plankton Research* 20(11): 2071–2087.

- WEBB A.A., ERSKINE W.D. 2003. A practical scientific approach to riparian vegetation rehabilitation in Australia. *Journal of Environmental Management* 68(2): 329–341.
- WHITE M.S., XENOPOULOS M.A., HOGSDEN K., METCALFE R.A., DILLON P.J. 2008. Natural lake level fluctuation and associated concordance with water quality and aquatic communities within small lakes of the Laurentian Great Lakes region. *Hydrobiologia* 613: 21–31.
- WINFIELD I. 2004. Fish in littoral zone: ecology, threats and management. *Limnologia* 34: 124–131.
- WOJCIECHOWSKA W., PASZTALENIEC A., SOLIS M., TURCZYŃSKI M., DAWIDEK J. 2005. Phytoplankton of two river lakes in relation to flooding period (River Bug, eastern Poland). *Polish Journal of Ecology* 53: 419–425.
- WRÓBEL S., WÓJCIK D. 1990. Wezbrania rzek a eutrofizacja zbiorników zaporowych (Spates and eutrophication of dam reservoirs). W: *Funkcjonowanie ekosystemów wodnych, ich ochrona rekultywacja*. 2. Ekologia jezior, ich ochrona i rekultywacja. Eksperymenty na ekosystemach (Functioning of aquatic ecosystems, their protection and restoration. 2. Ecology of lakes, their protection and restoration. Experiments on ecosystems). Kajak Z. (red.). SGGW-AR, Warszawa: 207–213.
- YAMAMOTO T., KOHMATSU Y., YUMA M. 2006. Effects of summer drawdown on cyprinid fish larvae in Lake Biwa, Japan. *Limnology* 7: 75–82.
- ZALOCAR DE DOMITROVIC Y. 2003. Effect of fluctuations in water level on phytoplankton development in three lakes of Paraná river floodplain (Argentina). *Hydrobiologia* 510: 175–193.
- ZOHARY T., OSTROVSKY I. 2011. Ecological impacts of excessive water level fluctuations in stratified freshwater lakes. *Inland Waters* 1: 47–59.
- ŻUREK R. 1982. Effect of suspended materials on zooplankton. 2. Laboratory investigations of *Daphnia hyalina* Leydig. *Acta Hydrobiologica* 24: 187–288.