

Studia Limnologica et Telmatologica (STUD LIM TEL)	9	1	25-34	2015
---	---	---	-------	------

Rola roślinności wodnej i szuwarowej w funkcjonowaniu jezior i ocenie stanu ich wód

The role of aquatic and rush vegetation in the functioning of lakes and assessment of the state of their waters

Mariusz Pelechaty, Eugeniusz Pronin

Zakład Hydrobiologii, Wydział Biologii, Uniwersytet im. A. Mickiewicza, ul. Umultowska 89, 61-614 Poznań
marpel@amu.edu.pl, eugeniusz.pronin@amu.edu.pl

Abstrakt: W pracy przedstawiono znaczenie roślinności wodnej i szuwarowej jako wskaźnika stanu ekosystemu jeziornego i jego zmian w czasie. Zwrócono, jednakże, uwagę na wielokierunkowe zależności ekologiczne z udziałem roślinności, mające znaczenie dla funkcjonowania ekosystemu i odzwierciedlające się w przezroczystości wody. Zwarte i rozległe zbiorowiska roślinności zanurzonej spełniają rolę pułapki dla biogenów, zwiększają sedymentację cząstek z toni wodnej do osadów, stabilizują osady i przeciwdziałają ich resuspcji, ograniczają nadmierny rozwój fitoplanktonu, są kryjówką dla zooplanktonu przed rybami planktonożernymi, przez co zooplankton wywiera dodatkową presję na fitoplankton, są miejscem tarła dla ryb, siedliskiem dla peryfitonu i pokarmem dla wielu organizmów. W rezultacie makrofity zanurzone przyczyniają się do wywołania i utrzymania w czasie stanu czystowodnego w jeziorach płytkich oraz głębokich zbiornikach o rozległej strefie fitolitoral. Zbiorowiska szuwarowe, natomiast, odgrywają rolę swoistej bariery chroniącej ekosystem przed nadmiernym dopływem biogenów spoza ekosystemu. Odgrywające niejednokrotnie kluczową rolę w funkcjonowaniu biocenoz wodnych, hydromakrofity uznaje się współcześnie za czułe wskaźniki stanu ekologicznego, zwłaszcza gdy tworzą wielkopowierzchniowe zbiorowiska.

Słowa kluczowe: makrofity wodne, bioindykacja, stan ekologiczny, zależności wewnątrzbiocenotyczne, ramienice, fitolitoral,

Abstract: The paper gives an outline of the importance of aquatic macrophytes and rushes as an indicator of the lake ecosystem status and its changes over time. Multidimensional interrelationships involving vegetation are highlighted as key aspects of the functioning of the ecosystem, reflected in water transparency. Compact and extensive communities of submerged vegetation act as traps for nutrients, increase sedimentation of particles from the water column to sediments, stabilize sediment deposits and prevent their re-suspension, limit excessive growth of phytoplankton, are a refuge for zooplankton against predators, thus zooplankton exerts additional pressure on phytoplankton, are a spawning ground for fish, create habitats for periphyton and provide food for many organisms. As a result, submersed macrophytes contribute to the induction and maintenance of a clear-water state in shallow lakes and in deep lakes with extensive phytolittoral zone. Rushes play the role of a kind of barrier to protect the ecosystem from excessive inflow of nutrients from surrounding areas. Often playing a key role in the functioning of aquatic biocoenoses, hydromacrophytes are applied today as sensitive indicators of the lake ecological status, especially when they create extensive communities.

Keywords: aquatic macrophytes, bioindication, ecological status, inrabiocoenotic relationships, charophytes, phytolittoral

Wstęp

Roślinność zarówno ekosystemów lądowych, jak i wodnych rozumiana jest jako ogół zbiorowisk roślinnych występujących na danym obszarze, w danym ekosystemie lub w danym okresie geologicznym. Poszczególne zbiorowiska, natomiast, składają się ze specyficznej kompozycji różnych, współwystępujących ze sobą gatunków, które w znacznym stopniu wpływają na środowisko swojego występowania (Falińska 1997). Zbiorowiska roślinne ekosystemów lądowych kształtują wierzchnią warstwę podłoża, na którym występują oraz mogą przyczyniać się do zmiany stosunków mikroklimatycznych (Wysocki i Sikorski 2002), a w przypadku środowiska wodnego mają również znaczny wpływ na skład chemiczny wody oraz jej szeroko rozumianą jakość (Kłosowski 2006).

Współwystępujące na jednej powierzchni populacje gatunków roślinnych wspólnie tworzą charakterystyczną strukturę, fitocenozę, w której poszczególne gatunki są powiązane między sobą oddziaływaniami wewnątrzbiocenotycznymi. Biotop, w którym występują, również wpływa na skład i strukturę danej fitocenozy, pozostając równocześnie pod jej modyfikującym wpływem (Wysocki i Sikorski 2002).

Fitocenoza (konkretne zbiorowisko roślinne) zbudowana jest z populacji zazwyczaj wielu gatunków roślin tworzących niepowtarzalną w innych zbiorowiskach kompozycję zwaną charakterystyczną kombinacją gatunków (Falińska 1997; Matuszkiewicz 2001). Dzięki niej można przyporządkować fitocenozy do określonych zespołów roślinnych i sklasyfikować w ramach systematyki zbiorowisk roślinnych (systemu syntaksonomicznego, Matuszkiewicz 2001). Nauka zajmująca się współegzystowaniem gatunków w zbiorowiskach oraz klasyfikacją zbiorowisk roślinnych to fitosocjologia. Podkreślić jednak należy, iż istnieje zasadnicza różnica pomiędzy zbiorowiskami roślinności lądowej i wodnej. W ekosystemach wodnych spotykamy zazwyczaj zbiorowiska o bardzo uproszczonej strukturze, z wyraźną dominacją pojedynczych gatunków lub wręcz jednego gatunku z nieznacznym udziałem innych taksonów. Nierzadko duże powierzchnie dna zajęte są przez jeden tylko gatunek. Stąd też podejście fitosocjologiczne do badań roślinności wodnej w wielu krajach nie jest stosowane.

Niezależnie od różnic strukturalnych i podejścia badawczego, roślinność jest bardzo ważnym składnikiem układów ekologicznych, lądowych i wodnych, powiązanych z innymi składnikami tych układów wzajemnym oddziaływaniem. Posiadając informacje o typie i kierunku tych zależności, jesteśmy w stanie – znając strukturę przestrzenną i skład gatunkowy roślinności – wysnuwać wnioski dotyczące innych składników badanego ekosystemu oraz identyfikować aktualne i przewidywać zachodzące w nim zmiany (Matuszkiewicz 2001).

Ocena stanu środowiska z wykorzystaniem zbiorowisk roślinnych, czy pojedynczych gatunków, jako wskaźni-

ków oparta jest na ww. założeniach i jest odmianą bioindykacji nazywaną fitoindykacją. Może się ona odnosić zarówno do obecnego stanu rozpatrywanego układu, jak również prawdopodobnych przemian w przyszłości. W Polsce stosuje się zarówno zbiorowiska, jak i gatunki jako bioindykatory, przyjmując, iż amplituda ekologiczna zbiorowisk jest węższa niż budujących je gatunków. W tej pracy roślinność wód traktowana jest jako kluczowy składnik biocenozy wodnej, przypisując większą wagę obfitości makrofitów (w rozumieniu powierzchni zajętego przezeń dna i tworzonej biomasy) niż liczbie gatunków czy stworzonych przez nie zbiorowisk. Praca odnosi się zarówno do mszaków i roślin naczyniowych, jak i do makroglonów z grupy ramienic (*Characeae*). Celem, zaś, pracy jest przedstawienie znaczenia roślinności wodnej i szuwarowej jako wskaźnika jakości wód, a równocześnie jako istotnego, czy wręcz kluczowego czynnika ekologicznego wpływającego na stan ekosystemu wodnego.

W jeziorach roślinność stanowi istotny, a w jeziorach płytkich wręcz kluczowy, składnik biocenozy wodnej i czynnik kształtujący warunki środowiskowe (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Szejma 2006). Roślinność to początkowe ogniwo w łańcuchu troficznym. Będąc producentem dostarcza niezbędnych składników pokarmowych faunie występującej w zbiorniku wodnym (owadom, skorupiakom, ślimakom, rybam i ptakom). Wytwarzając dużą ilość biomasy, jest zdolna do wiązania pokaźnego ładunku biogenów (w szczególności azotu i fosforu) (van Donk i van de Bund 2002; Kufel i Kufel 2002). Przekłada się to na poziom intensyfikacji produkcji pierwotnej w zbiorniku i ma to duże znaczenie dla funkcjonowania całego ekosystemu jeziornego. Roślinność stanowi również schronienie oraz miejsce rozrodu fauny wodnej (Szejma 2006). Ponadto, roślinność wodna pełni szereg innych funkcji, które zostaną szerzej omówione w dalszej części.

Wieloletnie badania związane z uwarunkowaniami siedliskowymi zespołów roślinności wodnej oraz szuwarowej wykazały, że poszczególne fitocenozy występują na siedliskach o określonych właściwościach fizyko-chemicznych wody i podłoża (Kłosowski 1992; 2006; Szejma 2006). Rozpatrując różnego typu wody śródlądowe, łatwo zauważyć, iż charakteryzują się one zmiennym chemizmem, który warunkowany jest m.in. typem podłoża, charakterem zlewni oraz wpływem działalności człowieka. Zmienność ww. czynników w znacznym stopniu przyczynia się do różnicowania siedlisk w obrębie zbiorników wodnych, co ma wpływ na skład i strukturę roślinności w obrębie badanego akwenu wodnego (Kłosowski i Kłosowski 2006). Innym ważnym elementem różnicującym roślinność wodną jest podłoże. Analizując poszczególne zbiorowiska roślinności wodnej lub nawet ich grupy możemy stwierdzić, że różnią się one między sobą zakresami, jak również optimami warunków występowania w środowisku. Dzięki tym zależnościom mogą być wykorzystywane w fitoindykacji (Kłosowski 1992; 2006; Szejma 2006).

Makrofity jako bioindykatory

Pod pojęciem bioindykatora rozumiemy organizmy roślinne i zwierzęce cechujące się zróżnicowaną wrażliwością i charakterystyczną reakcją na działanie czynników środowiska. Zazwyczaj są nimi gatunki o wąskim zakresie tolerancji na działanie określonych substancji lub zmian zachodzących w środowisku ich bytowania (Falińska 1997).

W ekologii wyróżnia się trzy podstawowe typy bioindykatorów: jakościowe, ilościowe i mieszane. Bioindykatory jakościowe przez samo występowanie informują o jakości środowiska: ogólnie, np. o stanie trofii lub w odniesieniu do określonego czynnika, np. stężenie ołowiu w wodzie. W przypadku bioindykatorów ilościowych o stanie środowiska informuje ilość osobników, biomasa lub zajmowana powierzchnia, nie zaś samo wystąpienie gatunku. Bioindykatory mieszane łączą cechy obu poprzednich i są przydatne do określania zarówno występowania danego czynnika jak i, w dalszej kolejności, jego natężenia. Wśród makrofitów wodnych możemy wyróżnić przedstawicieli wszystkich trzech typów bioindykatorów. Ich wartość, jednakże, zależy od tego w jakim charakterze i do jakiego celu chcemy ich zdolność biowskaznikową wykorzystać. Możemy na podstawie zestawu charakterystycznych gatunków np. określić stan troficzny jeziora (żywność zbiornika) (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996). W zależności od typu żywności zbiornika wyróżniamy: jeziora oligotroficzne – niskie stężenie pierwiastków biogenych (zwłaszcza limitującego produkcję pierwotną fosforu) oraz jeziora eutroficzne – duża zawartość biogenów a jeziora są bardzo produktywnie biologicznie. Wyróżnia się również typ pośredni pomiędzy jeziorami oligotroficznymi i eutroficznymi, a mianowicie jeziora mezotroficzne, cechujące się pośrednimi stężeniami substancji biogenych, które przyczyniają się do umiarkowanej produkcji pierwotnej (Kajak 1998; Kłosowski i Kłosowski 2006). Tworzą one ciąg składający się na tzw. harmonijną ewolucję jezior od oligo- do eutroficznymi, której tępo nasilane jest działalnością człowieka. W konsekwencji identyfikujemy również jeziora hipertroficzne, w których substancji biogenych jest bardzo dużo (niejednokrotnie aż za dużo), co przekłada się na nadmierną produktywność biologiczną. Jest to najczęściej obserwowany, choć nie jedyny możliwy kierunek ewolucji jezior (wyróżnia się także jeziora dystroficzne oraz jeziora humusowe o zróżnicowanej dostawie substancji humusowych z ich zlewni i odmiennym typie przemian w czasie; dla uproszczenia w tej pracy nie rozpatrywane). Każdy z typów jezior może być zdiagnozowany innym zestawem wskaźników roślinnych, przy czym największe zastosowanie zdają się mieć bioindykatory ilościowe i mieszane. Należy też dodać, iż ta sama grupa organizmów może wskazywać na odmienne procesy zachodzące w jeziorach o odmiennym stanie trofii. Przykładowo, ramienice, uznawane za wskaźniki bardzo dobrego stanu wód, w naszych jeziorach oligotroficznymi nie są ilościowe

istotnym elementem roślinności z uwagi na niską zawartość związków wapnia (ramienice preferują wody zasobne w wapń, np. Dąmbska 1964).

Grupą bioindykatorów typową dla jezior oligotroficznymi jest roślinność charakterystyczna dla tzw. jezior lobeliowych. Do wspomnianej grupy roślin należą m.in. lobelia jeziorna (*Lobelia dortmana* L.), poryblin jeziorny (*Isoetes lacustris* L.) oraz brzeżyca jednokwiatowa (*Littorella uniflora* L.). Gatunki te należy rozpatrywać jako bioindykatory jakościowe, gdyż już sama ich obecność świadczy o oligotroficznym charakterze jeziora (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Kłosowski i Kłosowski 2006). Jeziora tego typu nie występują zbyt często na terenie naszego kraju, jak również w obrębie krajów Unii Europejskiej. Z tego powodu znalazły się one na liście siedlisk ujętych w sieci Natura 2000 i opatrzone są kodem 3110 (Wilk-Woźniak i in. 2012a).

Grupą bioindykatorów świadczących zazwyczaj o eutroficznym charakterze zbiornika są np.: zbiorowiska tworzone przez roślinność o liściach pływających, z zaznaczeniem, iż występują one na znacznych powierzchniach. Dość istotnym bioindykatorem ilościowym wskazującym na eutroficzny typ zbiornika jest zbiorowisko rogatka sztywnego (*Ceratophyllum demersum* L.). W naszym kraju jeziora eutroficzne występują częściej niż jeziora lobeliowe, jednakże również zostały ujęte w sieci Natura 2000 i są w niej opatrzone kodem 3150. Do tego typu siedlisk zlicza się również starorzecza z dobrze rozwiniętą roślinnością wodną. Szczególnie istotne jako wskaźniki tego typu ekosystemów są zbiorowiska roślin o liściach pływających oraz roślin zanurzonych w toni wodnej, z fitosocjologicznie ujętej klasy *Potametea* Klika in Klika et Novák 1941 (m.in. zbiorowiska rdestnic, wywłóczników czy też grzybieni białych i grążela żółtego) oraz z klasy *Lemnetea minoris* (R. Tx. 1955) de Bolós et Masclans 1955 (m.in. zbiorowiska różnych gatunków rzęsy oraz innych pleustofitów swobodnie pływających po powierzchni lustra wody) (Wilk-Woźniak i in. 2012b). Jeziora hipertroficzne, natomiast, cechują się bardzo skąpo rozwiniętą roślinnością zanurzoną, a często wręcz jej całkowitym brakiem. Dominującym elementem roślinności są szybko rozrastające się zbiorowiska szuwarowe.

Ważnym siedliskiem w ramach programu Natura 2000 są jeziora z łąkami ramienicowymi z klasy *Charetea fragilis* Fukarek 1961 ex Krausch 1964, o znacznych powierzchniach na dnie zbiornika (siedlisko 3140). Tego typu zbiorniki skupiają twardowodne jeziora oligo- i mezotroficzne, w których występują łąki ramienicowe. Niemniej, w bardzo dobrze zachowanych umiarkowanie eutroficznymi jeziorach cechujących się dużą przezroczystością wody łąki ramienicowe również mogą występować (Piotrowicz 2004, Pełechaty i Pukacz 2008). Rozpatrując bioindykacyjną rolę ramienic, uważa się je za bardzo dobre bioindykatory mieszane. W obrębie tej grupy makroglonów występują również gatunki, których sama obecność nawet pojedynczych, czy też występujących kępowo osobników świadczy o do-

brym stanie wód, w których się rozwijają. Przykładem takiego gatunku ramienicy jest *Chara polyacantha* A. Braun., która uważana jest za wyznacznik mezotroficznego stanu trofii jezior, zwłaszcza gdy tworzy rozległe płaty (Dąbska 1964; Krause 1981; 1997; Pełechaty i Pukacz 2008). W przypadku jezior umiarkowanie eutroficznych oraz eutroficznych najczęściej notowanymi gatunkami tworzącymi zwarte zbiorowiska są: *Nitellopsis obtusa* (Desvaux) Groves, *Chara tomentosa* L. oraz *Chara globularis* Thuill (Dąbska 1964; Krause 1981; 1997; Pełechaty i Pukacz 2008). Pierwsze dwa gatunki należą do grupy tzw. dużych ramienic, gdzie niektóre osobniki potrafią dorastać nawet do 1-1,5 m długości plech. Niejednokrotnie tworzą w jeziorach, w których występują zwarte zbiorowiska pokrywające znaczne powierzchnie dna, dzięki czemu kształtują w nim odpowiednie, sprzyjające dla ich dobrego rozwoju warunki (Dąbska 1964; Krause 1981; 1997; Pełechaty i Pukacz 2008; Kraska 2009). Natomiast, *Chara globularis* zaliczana jest to do tzw. małych gatunków ramienic, jednakże również potrafi tworzyć zwarte wielkopowierzchniowe zbiorowiska, świadczące o dość dobrej kondycji zbiornika (Dąbska 1964; Krause 1981; 1997; Pełechaty i Pukacz 2008).

Kolejną grupą gatunków uważanych za dobre bioindykatory stanu trofii jezior są gatunki z rodzaju wywłócznik (*Myriophyllum*). Podobnie jak ramienice, bywają zaliczane do grupy mieszanych bioindykatorów. Gatunkiem występującym w jeziorach oligotroficznym jest wywłócznik skrętoległy (*Myriophyllum alterniflorum* L.) (Kłosowski i Kłosowski 2006), jednakże tylko w przypadku występowania pojedynczych osobników wraz z roślinnością charakterystyczną dla oligotroficznym jezior lobeliowych. Natomiast, tworząc wielkopowierzchniowe zbiorowiska wyznacza bardziej warunki mezotroficzne niż oligotroficzne (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996). W warunkach mezotrofii do umiarkowanej eutrofii częściej odnotujemy obecność wywłócznika okółkowego (*Myriophyllum verticillatum* L.). Występując pojedynczo lub w postaci małych grup osobników wskazuje na warunki mezotroficzne, natomiast w przypadku wielkopowierzchniowych zbiorowisk wyznacza warunki zbliżone do eutrofii, przygotowując siedlisko dla roślinności o liściach pływających po jego ustąpieniu (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996). Ostatnim, jednakże notowanym najczęściej, jest wywłócznik kłosowy (*Myriophyllum spicatum* L.). Tworzy zwarte jednogatunkowe zbiorowiska w zbiornikach eutroficznych. Dość często występuje również jako gatunek towarzyszący w innych zbiorowiskach roślinności zanurzonej – taką rolę częściej pełni w mezotroficznym ekosystemach jeziornych (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996).

Struktura przestrzenna fitolitoralu jako wskaźnik stanu ekosystemu jeziornego

W zakresie pasa litoralu zbiorników jeziornych, obserwuje się zmiany czynników siedliskowych wzdłuż postę-

pującego gradientu głębokościowego. Sytuacja ta przyczynia się do różnicowania się warunków siedliskowych zależnych od intensywności działania danych czynników ekologicznych. W konsekwencji pociąga, to za sobą występowanie pasowego (strefowego) układu roślinności (Moor 1969; Kłosowski 1999).

Jednym z głównych czynników wpływających na strukturę roślinności w jeziorze jest dostępność światła, która zmniejsza się wraz ze wzrostem głębokości i stanu trofii jeziora. Wzrost żyzności zbiornika pociąga za sobą wzrost ilości substancji biogennej dostępnych dla fitoplanktonu (glonów oraz sinic planktonowych), których intensywny rozwój przyczynia się do spadku przezroczystości wody (Ozimek i Kowalczewski 1984; Blindow 1992; Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Kajak 1998; van den Berg 1999). Stwierdzono, że w przypadku spadku przezroczystości wody ze zbiornika jako pierwsze ustępują podwodne łąki ramienicowe, które zazwyczaj zajmują najgłębsze stanowiska. W dalszej kolejności, ustępują zbiorowiska roślinności zanurzonej tzw. elodeidy. W tej sytuacji w obrębie zbiornika odnotowuje się tylko zbiorowiska o liściach pływających z wcześniej wspomnianej klasy *Potametea*, roślinność szuwarową z klasy *Phragmitetea australis* (Klika in Klika et Novák 1941) R.Tx. et Preising 1942 oraz zbiorowiska pleustofitów z klasy *Lemnetea minoris* (Ozimek i Kowalczewski 1984; Blindow 1992; Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Kajak 1998; van den Berg 1999). Skład chemiczny wody oraz charakter podłoża, może również w znacznej mierze wpływać na występowanie poszczególnych grup roślinności wodnej i szuwarowej (Tomaszewicz 1979; Kłosowski 1992; 2006). W zależności od żyzności i składu chemicznego podłoża, mamy często do czynienia z różnego typu roślinnością, tylko niektóre gatunki cechują się bardzo szeroką amplitudą ekologiczną dla wspomnianych czynników siedliskowych (Tomaszewicz 1979; Kłosowski 1992; 2006; Podbielkowski i Tomaszewicz 1996). W celu rozpoznania wymagań poszczególnych gatunków, jak i całych zbiorowisk roślinnych w odniesieniu do typu osadów oraz jego chemizmu powstało szereg prac podejmujących tą tematykę (np.: Tomaszewicz 1979; Kłosowski 1992; 2006; Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Wesołowski i in. 2011).

Stan troficzny jezior a zróżnicowanie zbiorowisk ramienic

Przeprowadzone w okresie od 2000 do 2005 roku badania jezior Ziemi Lubuskiej (Pełechaty i in. 2007) wykazały interesujące zależności pomiędzy wskaźnikiem stanu trofii (TSI – Trophy State Index, Carlson 1977), obliczanym na podstawie stężenia fosforu i chlorofilu *a* w wodzie oraz przezroczystości wody oznaczanej jako widzialność krążka Secchiego, a ilością stwierdzonych zbiorowisk ramienic, co w dużym stopniu wiązało się też z ich udziałem ilościowym w jeziorze. W przypadku jezior, w których występo-

wała mniejsza liczba zbiorowisk ramienic (1-3 zbiorowiska), wartości TSI były wyższe, wskazując w większości jezior na ich słabo eutroficzny charakter. Natomiast w przypadku jezior, w których stwierdzono większą ilość zbiorowisk ramienic (4-6 zbiorowisk), odnotowana wartość TSI wskazywała na niższą żyzność zbiorników, oscylującą w granicach mezotrofii (Pełechaty i in. 2007). Pomiedzy tymi grupami jezior odnotowano również różnice, związane ze wskaźnikiem trofii obliczanym na podstawie widzialności krążka Secchiego (TSI SD) oraz wskaźnikiem trofii obliczanym na podstawie stężenia całkowitego fosforu (TSI TP). W przypadku jezior o wyższym TSI TP lecz z odnotowaną większą liczbą zbiorowisk ramienic zaobserwowano niższe wartości wskaźnika TSI SD, wskazujące na lepsze warunki świetlne niż można by oczekiwać na podstawie wartości TSI TP. Potwierdza to tezę, że występowanie zwartych łąk ramienicowych w znacznym stopniu przyczynia się do poprawy przezroczystości wody (przegląd literatury w: van den Berg i in. 1998; van Donk i van de Bund 2002; Blindow i in. 2014). Rozpatrując te dwie grupy jezior zauważono również różnice w biomase fitoplanktonu, wyrażonej wskaźnikiem TSI Chl-*a*. W przypadku jezior z mniejszą liczbą odnotowanych ramienic, biomasa fitoplanktonu była wyższa i zawierała się w przedziałach charakterystycznych dla jezior eutroficznych i umiarkowanie eutroficznych. Natomiast, w grupie jezior z większą ilością stwierdzonych zbiorowisk ramienic, obliczony wskaźnik TSI Chl-*a* był zdecydowanie niższy. Zakres wartości tego wskaźnika był charakterystyczny dla zbiorników od mezotroficznych do umiarkowanie eutroficznych (Pełechaty i in. 2007).

Znaczenie roślinności wodnej w ekosystemach jeziornych

Pobór substancji potrzebnych do życia: makrofity jako pułapka dla biogenów

Makrofity bardzo efektywnie pobierają substancje biogenne i wbudowują je w swoje struktury (m.in. van den Berg i in. 1998; van den Berg 1999; Kufel i Kufel 2002; van Donk i van de Bund 2002), co jest bardzo istotne w odniesieniu do fosforu rozpuszczonego w wodzie. Z uwagi na fakt, iż to głównie związkom fosforu przypisuje się funkcję limitującą produkcję pierwotną w ekosystemach jeziornych, zdolność do wbudowywania i zatrzymywania na dłuższy czas tego pierwiastka przez roślinność wodną w jeziorach, w szczególności płytkich, odgrywa bardzo ważną rolę (Scheffer i in. 1993; Jeppesen, 1998). W przypadku, gdy zbiorowiska hydromakrofitów rozwiną się jako pierwsze przed zbiorowiskami fitoplanktonu, rozpuszczone w wodzie substancje biogenne zostaną w większym stopniu zużyte i wbudowane na dłuższy czas w ich struktury. Z tego względu, zbiorowiska fitoplanktonu nie będą miały szansy

optymalnie się rozwinąć. Tego typu sytuację najczęściej obserwowano w jeziorach płytkich i taki stan nazwano stanem czystowodnym, zgodnie z teorią alternatywnych stanów stabilnych w jeziorach płytkich (Scheffer i in. 1993; Jeppesen 1998). W jeziorach głębokich taką sytuację możemy jedynie obserwować w płytkim fitolitoralu, gdzie roślinność wodna ma szansę bardzo dobrze się rozwinąć i zajmować znaczne powierzchnie. W pelagialu, natomiast, biogeny przyczyniają się do rozwoju zbiorowisk fitoplanktonowych (Mjelde i Faafeng 1997). Rośliny wodne pobierają substancje pokarmowe bezpośrednio z wody oraz korzystając z zasobów podłoża. Ramienice uważane są za jedne z najbardziej efektywnie pobierających i akumulujących biogeny makrofitów, bowiem pobierają je głównie z wody (w związku ze słabo rozwiniętymi chwytnikami). Znaczna część gatunków ramienic utrzymuje się w zbiorniku przez cały sezon wegetacyjny i ulega znacznie wolniejszemu rozkładowi niż roślinny naczyniowie, co pozwala na zatrzymanie biogenów przez długi czas (m.in. Królikowska 1997; Kufel i Kufel 2002; Kufel i in. 2013). Ponadto, niektóre gatunki w sprzyjających warunkach potrafią zimować, co jeszcze bardziej wydłuża czas wyłączenia przez nie biogenów z obiegu (Pełechaty i Pukacz 2008).

Z drugiej strony, rozpatrując jeden z najczęściej występujących w jeziorach o wyższej trofii gatunek *Ceratophyllum demersum*, mamy do czynienia z mniej korzystnym mechanizmem akumulacji biogenów. Ta całkowicie zanurzona i najczęściej swobodnie pływająca w toni wodnej roślina również efektywnie pobiera substancje biogenne z wody, jednakże bardzo szybko obumiera i jeszcze podczas trwania okresu wegetacyjnego może stać się potencjalnym źródłem biogenów dla innych organizmów, w tym też dla fitoplanktonu. Przy zaistnieniu takich warunków możliwy jest dwojakiemu rodzaju scenariusz, gdzie w początkowym okresie sezonu wegetacyjnego mamy dominację hydromakrofitów, w tym *Ceratophyllum demersum*, i w konsekwencji tego stan czystowodny. Następnie, po obumarciu i szybkim rozkładzie rogatka może nastąpić rozwój fitoplanktonu, powodujący pogorszenie się przezroczystości wody i zmianę na stan mętnowodny (Podbielkowski i Tomaszewicz 1996; Scheffer i in. 1993; Pieczyńska 1988; 2008).

Wpływ procesu fotosyntezy roślin wodnych na właściwości fizyko-chemiczne wody

Rośliny w środowisku wodnym, zależnie od pH wód, mają przeważnie utrudnioną dostępność do dwutlenku węgla, który jest niezbędny do procesu fotosyntezy. Wynika to z właściwości wody, w której stężenie CO₂ jest znacznie niższe niż w powietrzu atmosferycznym. Z tego względu rośliny wodne wykorzystują rozpuszczone w wodzie wodorowęglany jako źródło dwutlenku węgla (McConnaughey i Whelan 1997). Prowadzi to do strącania CaCO₃ w postaci inkrustacji węglanowych na powierzchni plech makrofitów, a w szczególności ramienic (McConnaughey i Whe-

lan 1997; Browlee i Taylor 2002). Intensyfikacja wyżej wspomnianych procesów może w znaczny sposób przyczynić się do zmian chemizmu wody. W przypadku bardzo wzmożonej aktywności fotosyntetycznej roślinności wodnej obserwuje się znaczny wzrost pH wód w obrębie zbiorników, co również może przełożyć się na wzrost pH wody w całym rozpatrywanym zbiorniku wodnym. Wzmógł proces fotosyntezy przyczynia się także do wzrostu stężenia tlenu w wodzie (Królikowska 1997; Pełechaty i in. 2007).

Ponadto, wytrącanie węglanu wapnia przyczynia się do odwapniania (dekalcyfikacji) wody. Zostało to między innymi stwierdzone podczas comiesięcznych badań rozwoju zwanego zbiornika ramienic zdominowanego przez gatunek *Chara tomentosa* L. w Jeziorze Jasnym na Ziemi Lubuskiej. W obrębie każdego z trzech badanych stanowisk rozwojowi zbiornika towarzyszył spadek zawartości jonów wapnia (Ca^{2+}) oraz spadek twardości ogólnej (Pełechaty i in. 2015).

Wcześniej wspomniany proces wytrącania się węglanowej inkrustacji, który może być bardzo intensywny w przypadku tworzenia przez ramienice zwartych zbiorników, przyczynia się do depozycji osadów jeziornych z przewagą zawartych w nich węglanów pochodzenia biologicznego. W badaniach prowadzonych w jeziorze Wigry (Pełechaty i in. 2013) stwierdzono, iż zdolność do produkcji węglanu wapnia przez zwarte zbiorniki ramienicowe jest bardzo duża i średnio kształtowała się na poziomie 589 g m^{-2} . Badania te, wykazały również, że węgiel wapnia stanowił od 59% do 76% suchej masy badanych ramienic. Podobne wartości zostały stwierdzone przez Kufła i in. (2013), którzy wykazali, iż węgiel wapnia stanowił od 43,2% do 76,8% suchej masy różnych gatunków ramienic.

Inne mechanizmy oddziaływań na cechy fizyczno-chemiczne wody

Do pozostałych mechanizmów wpływu roślinności wodnej na cechy fizyczno-chemiczne wody zalicza się w szczególności (m.in. Kajak 1998; van den Berg i in. 1998; Kufel i Kufel 2002; van Donk i van de Bund 2002; Szejma 2006; Pełechaty i in. 2007; 2015):

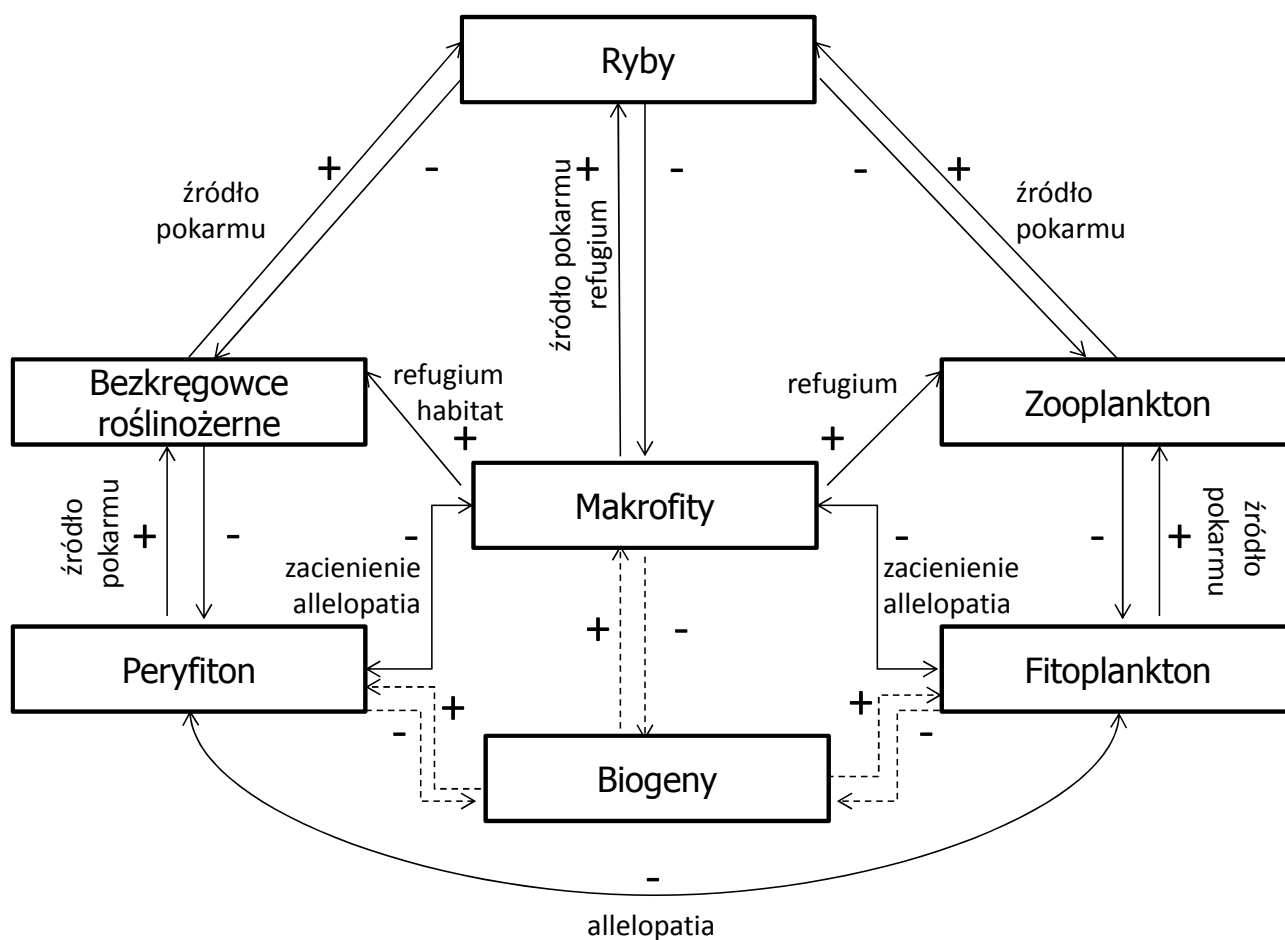
- ⇒ Stabilizację podłoża – hydromakrofity poprzez wytwarzanie różnego typu systemów korzeniowych i chwytaków przyczyniają się do lepszego związania osadów dennych, w szczególności w przypadku, gdy występują masowo, tworząc gęste skupiska na znacznych powierzchniach.
- ⇒ Przeciwdziałanie resuspensji osadów – roślinność porastająca dno zbiornika zapobiega ponownemu unoszeniu się powierzchniowych osadów dennych, które może być wywoływane poprzez ruch wody związany z miksą w zbiorniku jeziornym oraz falowaniem wywołanym silnym wiatrem.
- ⇒ Zwiększenie intensywności sedymentacji cząstek zawieszonych w toni wodnej – roślinność porastająca

dno zbiornika zwiększa powierzchnię, na której mogą zatrzymać się cząstki zawieszane w wodzie oraz, jak już zaznaczono wyżej, utrudnia im powrót do obiegu związany z unoszeniem osadów dennych.

- ⇒ Zmniejszenie intensywności ruchu mas wodnych – poprzez zajmowanie niejednokrotnie znacznych powierzchni w toni wodnej, jak również na powierzchni lustra wody, roślinność hydromakrofitowa „wycisza” falowanie, zapobiegając jak już wcześniej wspomniano np. podnoszeniu osadów lub erozji brzegowej.
- ⇒ Wydzielanie substancji do wody – do tych substancji można, oprócz tlenu wydzielanego w procesie fotosyntezy, zaliczyć wydzielane przyżyciowo związki chemiczne, mające na celu spowodowanie zahamowania lub stymulację procesów życiowych u innych organizmów w obrębie tego samego środowiska, czyli tak zwane związki allelopatyczne. Zagadnienie to zostanie szerzej omówione w dalszej części.

Zależności pomiędzy makrofitami a innymi elementami biocenozy wodnej

Zależności pomiędzy makrofitami a takimi elementami biocenozy wodnej, jak: fitoplankton, peryfiton, zooplankton, bezkręgowce roślinożerne oraz ryby, były przedmiotem publikacji wielu autorów. Podsumowane one zostały obszernie w pracach przeglądowych van den Berga i in. (1998), van Donk i van de Bunda (2002), a ostatnio także Blindow i in. (2014). Cytowane prace podkreślają rolę roślinności wodnej w sieci zależności wewnątrzbiocenotycznych (ryc. 1), wśród których można wymienić konkurencję pomiędzy makrofitami a fitoplanktonem o biogeny i światło, oddziaływania allelopatyczne pomiędzy tymi grupami organizmów, znaczenie makrofitów jako kryjówek dla zooplanktonu przed rybami planktonożernymi, a także tworzenie nisz ekologicznych dla organizmów osiadłych, miejsc tarła dla ryb i wreszcie znaczenie makrofitów wodnych jako bazy pokarmowej dla wielu hydrobiontów i ptactwa wodnego. Wśród omawianych zależności warto wskazać oddziaływania pośrednie pomiędzy makrofitami, zooplanktonem oraz fitoplanktonem. Zooplankton, liczny i różnorodny w jeziorach z dominacją roślinności zanurzonej, wśród której znajduje schronienie przed rybami planktonożernymi, efektywnie wyjada fitoplankton, wpływając na poprawę przezroczystości wody. Makrofity tworzą podłoże dla intensywnego rozwoju peryfitonu, który odgrywa wiele pozytywnych ról w ekosystemie jeziornym. Organizmy peryfitonowe posiadają zdolności akumulowania w swoich komórkach metali ciężkich. Ponadto, podobnie jak makrofity, przyczyniają się do poprawy warunków tlenowych w zbiorniku oraz podczas rozwoju wbudowują w swoje struktury pierwiastki biogenne. Tego typu producenci pierwotni stanowią również źródło pokarmu dla peryfitonożerców (ryc. 1).



Rycina 1. Schemat zależności wewnątrzbiocenotycznych w ekosystemie jeziornym z dobrze rozwiniętą roślinnością zanurzoną (na podst. van Donk i van de Bund 2002, zmodyfikowane). Zależności pozytywne oznaczono jako „+”, oddziaływania negatywne oznaczono jako „-”. Zaznaczono dodatkowo rolę biogenów w gospodarce mineralnej autotrofów (strzałki kropkowane).

Figure 1. Scheme of intrabiocenotic relationships in the lake ecosystem dominated by submersed macrophyte vegetation (based on van Donk i van de Bund 2002, modified). Positive relationships are marked with “+” and the negative interactions – with “-”. Additionally, the role of nutrients in the mineral budget of autotrophs is indicated by dashed arrows.

Jednym z podawanych w piśmiennictwie znaczeń roślin wodnych jest oddziaływanie za pomocą substancji chemicznych (wcześniej wspomniana allelopatia). Eksperymentalne badania Jasser (1995) wykazały spadek liczebności wybranych gatunków fitoplanktonu w próbach, do których był dodawany ekstrakt z *Ceratophyllum demersum*. Zaobserwowaną sytuację autorka tłumaczyła wydzielaniem przez makrofitów substancji allelopatycznych, które w odpowiednim stężeniu mogą limitować wzrost badanych przez nią trzech gatunków planktonowych. Podobne zależności stwierdzono również przeprowadzając eksperyment z gatunkami ramienic, gdzie w obecności gatunku *Chara globularis* obserwowano spadek biomasy badanych gatunków fitoplanktonu. Rommens i Van Assche (2002) stwierdzili spadek biomasy gatunku *Scenedesmus acuminatus* (Lagerheim) Chodat. pod wpływem ramienic. Przyjmuje się, iż allelopa-

tyczny wpływ na fitoplankton wykazują takie gatunki ramienic, jak: *Chara aspera* Detharding ex Willdenow 1809, *Chara contraria* A. Braun ex Kützing 1845 czy *Nitellopsis obtusa* (Wium-Andersen i in. 1982; Berger i Schagerl 2004).

Znaczenie strefy szuwarowej

Roślinność szuwarowa posiada duże znaczenie w procesie hamowania dopływu biogenów, zależnego od efektywności spływu powierzchniowego ze zlewni. Występujące w pasowym układzie roślinności zwarte płyty szuwaru niskiego budowanego głównie przez gatunki z rodzaju *Carex*, np. fitocenozy *Caricetum acutiformis* Egger 1933, a następnie zbiorowiska szuwaru wysokiego stanowią naturalną barierę będącą częścią strefy ekotonowej jezior (np. Kłosowski 1992; 2006; Pełchaty i Burchardt 1998; Kłosow-

ski i Kłosowski 2006). Jak wynika z literatury, strefa szuwarowa posiada właściwości buforujące w stosunku do substancji biogenych dopływających z zewnątrz, jak również retencyjne wobec metali ciężkich i środków ochrony roślin (pestycydów) (Kłosowski 1992; Pelechaty 1997). Niestety w przypadku wielu zbiorników wodnych gospodarka rybacka oraz wykorzystanie jezior do celów rekreacyjnych przyczynia się do fragmentacji i w konsekwencji braku zachowania ciągłości tej strefy. Skutkuje to łatwiejszym i bardziej wzmożonym dopływem substancji biogenych oraz zanieczyszczeń do wód (Pelechaty 1997; Pieczyńska 2008; Krupska i in. 2011; 2012).

Wartość wskaźnikowa a znaczenie makrofitów w ocenie stanu ekologicznego jezior

Uwzględniając wpływ roślin wodnych i ich zbiorowisk na środowisko wodne oraz różnice funkcjonalne pomiędzy jeziorami głębokimi i płytkimi, wartość wskaźnikowa hydromakrofitów jest odmienna w wymienionych typach jezior. W jeziorach głębokich zaznacza się względna stałość warunków środowiskowych oraz mniejsza podatność na degradację. Z tego względu, w tego typu zbiornikach bardzo rzadko spotykane są sytuacje gwałtownych zmian trofii w krótkim okresie czasu (Pieczyńska 1988; 2008). Przestrzeń zajęta przez roślinność w jeziorach głębokich jest przy tym mniejsza w porównaniu z jeziorami płytkimi. Możemy zatem przyjąć, iż jakość wód determinuje skład i strukturę roślinności. Stąd wartość wskaźnikowa roślin wodnych i ich zbiorowisk jest wysoka. W jeziorach płytkich z dobrze rozwiniętą roślinnością obserwujemy dwustronne zależności: jakość wód wpływa na roślinność, a roślinność bezpośrednio i pośrednio wpływa na jakość wód, zwłaszcza przezroczystość, generując i utrzymując w czasie stan czystowodny. Makrofity, zatem, wskazują raczej na typ zależności a przez to na kondycję ekologiczną ekosystemu niż na stan trofii. Dotyczy to także jezior głębokich z rozległą strefą litoralu porośniętą przez roślinność. Można zatem stwierdzić, iż w tych przypadkach makrofity i ich zbiorowiska mogą być wykorzystywane w ocenie stanu ekologicznego, zgodnie z zaleceniami Ramowej Dyrektywy Wodnej (2000/60/EC), które zmieniły podejście do określania jakości wód powierzchniowych oraz metod ich monitoringu. Szereg zmian został zapoczątkowany wraz z wstąpieniem Polski do Unii Europejskiej i przyjęciem Ramowej Dyrektywy Wodnej (Dyrektywa 2000/60/WE). Następnie wprowadzono zmiany w prawie ustawodawczym oraz wykonawczym, poprzez wejście w życie odpowiednich regulacji prawnych oraz wydanie stosownych rozporządzeń (Ustawa z dnia 18 lipca 2001 r. Prawo wodne, Dz.U. 2001 Nr 115 poz. 1229 oraz szczegółowe akty wykonawcze, np. Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 21 listopada 2013 r. zmieniające rozporządzenie w sprawie form i sposobu pro-

wadzenia monitoringu jednolitych części wód powierzchniowych i podziemnych (Dz. U. 2013 poz. 1558.) i Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 22 października 2014 r. w sprawie sposobu klasyfikacji stanu jednolitych części wód powierzchniowych oraz środowiskowych norm jakości dla substancji priorytetowych (Dz. U. 2014 poz. 1482)). Obecnie stan ekologiczny wód powierzchniowych, jak również potencjał ekologiczny wód uznanych za silnie zmienione, ocenia się przy użyciu elementów biologicznych, które są głównymi składnikami oceny. Parametry fizyczno-chemiczne i hydromorfologiczne posiadają jedynie wspierający charakter. Do głównych grup wskaźników zaliczane są w świetle RDW makrofity wodne i ich zbiorowiska (Ciecierska i in. 2006; Pietruczuk i Szoszkiewicz 2009).

Polska metoda oceny stanu ekologicznego jezior z wykorzystaniem makrofitów została opracowana na podstawie badań 156 jezior większych od 1 ha, w tym 78 większych od 50 ha. Odkonano to, przy współpracy Instytutu Ochrony Środowiska w Warszawie i Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego w Olsztynie. Za najbardziej wiarygodną, dostarczającą wszystkich niezbędnych danych, a jednocześnie najbardziej ekonomiczną pod względem czasu- i pracochłonności, uznana została metoda transektów (Ciecierska i in. 2006; 2013; Ciecierska 2008; Ciecierska i Kolada 2014).

Podsumowanie

Podsumowując powyższe rozważania można uznać, iż roślinność wodna i szuwarowa występująca w danym jeziorze jest wykorzystywana do oceny żyzności (trofii) wód zbiornika oraz oceny stanu ekologicznego całego ekosystemu jeziornego, jak również do diagnozowania wpływu fitocenoz na kierunek zachodzących w nim procesów. Jednakże, by tego typu wnioskowanie było bardziej trafne i rzetelne, należałoby dobrze rozpoznać znaczną część mechanizmów zachodzących w danym jeziorze, a nie tylko i wyłącznie bazować na strukturze gatunkowej rozpatrywanych zbiorowisk roślinnych. Związane jest to z licznymi zależnościami funkcjonalnymi, scharakteryzowanymi w tej pracy, w których roślinność wodna nie tylko jest uczestnikiem, ale w wielu przypadkach odgrywa kluczową rolę. Zbiorowiska roślinne wywierają wpływ zarówno na inne grupy organizmów biocenozy wodnej, której są istotną składową, jak również przyczyniają się do kształtowania chemizmu wód. Niejednokrotnie przekształcają tak środowisko życia, by było ono bardziej optymalne dla ich rozwoju, co dotyczy zarówno wody, jak i osadów dennych, z którymi przeważająca część makrofitów ma stały kontakt. Z praktycznego punktu widzenia, należy podkreślić, iż dobrze rozwinięta, różnorodna gatunkowo i fitocenotycznie, roślinność w sposób naturalny przyczyni się do utrzymania dobrej jakości wód.

Podziękowania

Autorzy pragną podziękować anonimowym Recenzentom za cenne uwagi i sugestie dotyczące manuskryptu, które wpłynęły na jego ostateczną formę.

Literatura:

- Berger J., Schagerl M. 2004. Allelopathic activity of Characeae. *Biologia*, Bratislava 59(1): 9-15.
- Blindow I. 1992. Decline of charophytes during eutrophication; a comparison to angiosperms. *Freshwater Biology* 28: 15-27.
- Blindow I., Hargeby A., Hilt S. 2014. Facilitation of clear-water conditions in shallow lakes by macrophytes: differences between charophyte and angiosperm dominance. *Hydrobiologia* 737: 99-110.
- Brownlee C., Taylor A. R. 2002. Algal Calcification and Silification. *Encyclopedia of Life Sciences*: 1-6.
- Carlson R.E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography* 22: 361-369.
- Ciecierska H. 2008. Makrofity jako wskaźniki stanu ekologicznego jezior. Rozprawy i monografie, Wydawnictwo UWM, Olsztyn: 1-201.
- Ciecierska H., Kolada A. 2014. ESMI: a macrophyte index for assessing the ecological status of lakes. *Environmental Monitoring and Assessment* 186(9): 5501-5517
- Ciecierska H., Kolada A., Rusczyńska J. 2013. Ocena stanu ekologicznego jezior z wykorzystaniem makrofitów. W: Ciecierska H., Dynowska M. (red.) *Biologiczne metody oceny stanu środowiska. T. II. Ekosystemy wodne*. Wydaw. Mantis, Olsztyn: 106-128.
- Ciecierska H., Kolada A., Soszka H., Gołub M. 2006. Opracowanie metodyki badań terenowych makrofitów na potrzeby rutynowego monitoringu wód oraz metoda oceny i klasyfikacji stanu ekologicznego wód na podstawie makrofitów. T. II – Jeziora. Ministerstwo Środowiska, Warszawa.
- Dąbmska I. 1964. *Charophyta* – ramienice. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa: 1-126.
- Dyrektywa 2000/60/WE Parlamentu Europejskiego i Rady z 23 października 2000 r. ustanawiająca ramy wspólnotowego działania w dziedzinie polityki wodnej (O.J.L 327, 22.12.2000). <http://eur-lex.europa.eu/LexUriServ/LexUriServ.do?uri=LD:15:05:32000L0060:PL:PDF>
- Falińska K. 1997. *Ekologia roślin*, Wydawnictwo Naukowe PWN, Poznań: 1-456.
- Jasser I. 1995. The influence of macrophytes on a phytoplankton community in experimental conditions. *Hydrobiologia* 306: 21-32.
- Jeppesen E. 1998. The ecology of shallow lakes – trophic interactions in the pelagial. Praca doktorska, National Environmental Research Institute, Silkeborg, Danmark, NERI Technical Report 247: 1-420.
- Kajak Z. 1998. *Hydrobiologia – Limnologia, Ekosystemy wód śródlądowych*. Wydawnictwo naukowe PWN: 1-355.
- Kłosowski S. 1992. Ekologia i wartości wskaźnikowe zbiorowisk roślinności szuwarowej naturalnych zbiorników stojących. *Fragm. Flor. Geobot.* 37(2): 563-595.
- Kłosowski S. 1999. Układy przestrzenne roślinności litoralowej a procesy sukcesyjne na przykładzie jezior eutroficznych. W: S. Radwan, R. Kornijów (red.) *Problemy aktywnej ochrony ekosystemów wodnych i torfowisk w polskich parkach narodowych*. Wydawnictwa Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin: 197-202.
- Kłosowski S. 2006. Metody identyfikacji zbiorowisk i analizy ich amplitudy ekologicznej. W: J. Szmeja (red.) *Przewodnik do badań roślinności wodnej*. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk: 367-391.
- Kłosowski S., Kłosowski G. 2006. *Rośliny wodne i bagienne*. Flora Polski. Multico Oficyna wydawnicza, Warszawa: 1-333.
- Kraska M. 2009. *Roślinność wybranych jezior Pojezierza Lubuskiego i Pojezierza Sławskiego (stan z lat 1977-1981)*. Wydawnictwo Naukowe UAM, Poznań: 164-172.
- Krause W. 1981. Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. *Limnologica* 13(2): 399-418.
- Krause W. 1997. *Charales (Charophyceae)*. Süßwasserflora von Mitteleuropa, Band 18, Jena, Gustav Fischer: 1-202.
- Królikowska J. 1997. Eutrophication processes in shallow, macrophyte-dominated lake – species differentiation, biomass and contribution of submerged macrophytes in Lake Łuknajno (Poland). *Hydrobiologia* 342/343: 411-416.
- Krupska J., Ossowski P., Pełechaty M., Gąbka M., Burchardt L. 2011. Zróżnicowanie fitocenotyczne roślinności wodnej i szuwarowej Wielkopolskiego Parku Narodowego i jego otuliny oraz jej zmiany w czasie. *Prace Wielkopolskiego Parku Narodowego. Morena* 15: 13-23.
- Krupska J., Pełechaty M., Pukacz A., Ossowski P. 2012. Effects of grass carp introduction on macrophyte communities in a shallow lake. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 41(1): 35-40.
- Kufel L., Biardzka E., Strzałek M. 2013. Calcium carbonate incrustation and phosphorus fractions in five charophyte species. *Aquatic Botany* 109: 54-57.
- Kufel L., Kufel I. 2002. *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes – a review. *Aquatic Botany* 72: 249-260.
- Matuszkiewicz W. 2001. *Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa: 1-537.
- McConnaughey T.A., Whelan J.F. 1997. Calcification generates protons for nutrient and bicarbonate uptake. *Earth-Science Review* 42: 95-117.
- Mjelde M., Faafeng B. 1997. *Ceratophyllum demersum* hampers phytoplankton development in some small Norwegian lakes over a wide range of phosphorus concentrations and geographical latitude. *Freshwater Biology* 37(2): 355-365.
- Moor M. 1969. Zonation und Sukzession am Ufer und fließender Gewässer. *Vegetatio* 17: 26-32.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984. Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland). *Aquatic Botany* 19: 1-11.

- Pelechaty M. 1997. Znaczenie ekotonów w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych. W: L. Burchardt (red.) Teoretyczne i praktyczne aspekty badań ekologicznych. Idee ekologiczne Tom 10, Ser. Szkice 6: 151- 55.
- Pelechaty M., Burchardt L. 1998. Problemy bioindykacji w strefie ekotonowej jezior. W: S. Radwan (red.), Ekotony słodkowodne, struktura – rodzaje – funkcjonowanie. Wydawnictwo UMCS, Lublin: 99-106.
- Pelechaty M., Ossowska J., Pukacz A., Apolinarski K., Siepak M. 2015. **Site-dependent species composition, structure and environmental conditions of *Chara tomentosa* L. meadows, western Poland.** Aquatic Botany 120: 92–100.
- Pelechaty M., Pelechata A., Pukacz A. 2007. Flora i roślinność ramieniowa na tle stanu trofii jezior Pojezierza Lubuskiego (środkowo-zachodnia Polska), Uniwersytet im. Adama Mickiewicza w Poznaniu Bogucki Wydawnictwo Naukowe Poznań: 1-137.
- Pelechaty M., Pukacz A. 2008. Klucz do oznaczania gatunków ramienic (*Characeae*) w rzekach i jeziorach. Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa: 1-80.
- Pelechaty M., Pukacz A., Apolinarska K., Pelechata A., Siepak M. 2013. The significance of *Chara* vegetation in the precipitation of lacustrine calcium carbonate. Sedimentology 60(4): 1017-1035.
- Pieczynska E. 1988. Rola makrofitów w kształtowaniu trofii jezior. Wiadomości ekologiczne 34(4): 375-397.
- Pieczynska E. 2008. Eutrofizacja płytkich jezior – znaczenie makrofitów. Wiadomości ekologiczne 54(1): 3-28.
- Pietruczuk K., Szoszkiewicz K. 2009. Ocena stanu ekologicznego rzek i jezior w Wielkopolsce na podstawie makrofitów zgodnie z wymaganiami Ramowej Dyrektywy Wodnej. Nauka Przyroda Technologie 3(3): 1-8.
- Piotrowicz R. 2004. Twardowodne oligo- i mezotroficzne zbiorniki z podwodnymi łąkami ramienic *Chara*. W: J. Herbich (red.) Wody słodkie i torfowiska. Poradnik ochrony siedlisk i gatunków Natura 2000 – podręcznik metodyczny. Ministerstwo środowiska, Tom 2: 48-58.
- Podbielkowski Z., Tomaszewicz H. 1996. Zarys hydrobotaniki. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa: 1-516.
- Rommens W., Van Assche J. 2002. Competition between *Chara* and phytoplankton species: is allelopathy involved? Proceedings of the 11th EWRS International Symposium on Aquatic Weeds, Moliets et Maâ (France), September 2-6 2002: 47-50.
- Rozporządzenie Ministra Środowiska z dnia 21 listopada 2013 r. zmieniające rozporządzenie w sprawie form i sposobu prowadzenia monitoringu jednolitych części wód powierzchniowych i podziemnych. Dz. U. 2013 poz. 1558.
- Rozporządzeniu Ministra Środowiska z dnia 22 października 2014 r. w sprawie sposobu klasyfikacji stanu jednolitych części wód powierzchniowych oraz środowiskowych norm jakości dla substancji priorytetowych. Dz.U. 2014 poz. 1482.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B., Jeppesen E. 1993. Alternative equilibrium in shallow lakes. Trends Ecol. Evol. 8: 275-279.
- Szmeja J. 2006. Przewodnika do badań roślinności wodnej. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk: 1-467.
- Tomaszewicz H. 1979. Roślinność wodna i szuwarowa Polski. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa: 1-324.
- Ustawa z dnia 18 lipca 2001 r. Prawo wodne, Dz.U. 2001 Nr 115 poz. 1229.
- van den Berg M. S., Scheffer M., Coops H., Simons J. 1998. The role of *Characean* algae in the management of eutrophic shallow lakes. Journal of Phycology 34: 750-756.
- van den Berg M. S., Scheffer M., Van Nes E., Coops H. 1999. Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus*. Hydrobiologia 408/409: 335-342.
- van Donk E., van de Bund W.J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. Aquatic Botany 72: 261-274.
- Wesołowski P., Trzaskoś M., Brysiewicz A. 2011. Skład botaniczny i zawartość wybranych pierwiastków chemicznych w roślinności szuwarowej strefy przybrzeżnej jeziora Starzyc. Woda-Środowisko-Obszary Wiejskie 11(33): 331-345.
- Wilk-Woźniak E., Gąbka M., Pęczuła W., Burchardt L., Cerbin C., Glińska-Lewczuk K., Gołdyn G., Grabowska M., Karpowicz M., Klimaszuk P., Kołodziejczyk A., Kokociński M., Kraska K., Kuczyńska-Kippen N., Ligęza S., Messyasz B., Nagengast B., Ozimek T., Paczuska B., Pelechaty M., Pietryka M., Piotrowicz R., Pocięcha A., Pukacz A., Richter D., Walusiak E., Żbikowski J. 2012a. 3150 Starorzeczka i naturalne eutroficzne zbiorniki wodne ze zbiorowiskami z *Nympheion*, *Potamion*. W: W. Mróz (red.) Monitoring siedlisk przyrodniczych. Poradnik metodyczny część druga. Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa:130-151.
- Wilk-Woźniak E., Kraska M., Piotrowicz R., Klimaszuk P. 2012b. 3110 Jeziora lobeliowe. W: W. Mróz (red.) Monitoring siedlisk przyrodniczych. Poradnik metodyczny część druga. Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa: 114-129.
- Wium-Andersen S., Anthoni U., Christophersen C., Houen G. 1982. Allelopathic effects on phytoplankton by substances isolated from aquatic macrophytes (*Charales*). Oikos 39: 187-190.
- Wysocki C., Sikorski P. 2002. Fitosocjologia stosowana. Wydawnictwo SGGW, Warszawa: 1-480.