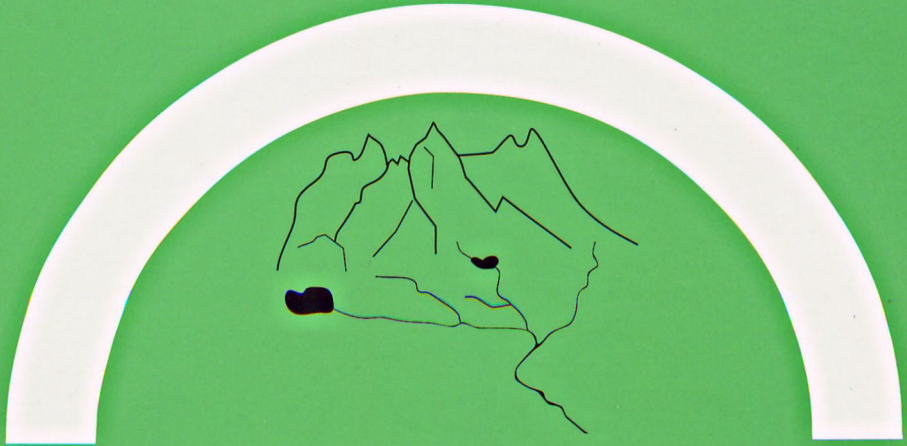


Polska Akademia Nauk
Instytut Ochrony Przyrody

STUDIA NATURAE 53



DETRYTUS W POTOKACH WYSOKOGÓRSKICH I GÓRSKICH, ZE SZCZEGÓLNYM UWZGLĘDNIENIEM POTOKÓW TATRZAŃSKICH

**DETRITUS IN HIGH MOUNTAIN AND MOUNTAIN STREAMS,
WITH SPECIAL ATTENTION TO TATRA MTS. STREAMS**

JOANNA GALAS



Kraków 2007

<http://rcin.org.pl>

STUDIA NATURAE 53

STUDIA NATURAE jest seryjnym wydawnictwem Instytutu Ochrony Przyrody Polskiej Akademii Nauk w Krakowie, ukazującym się od 1967 roku. Jego celem jest publikowanie oryginalnych prac, których problematyka wiąże się z ekologicznymi podstawami ochrony przyrody, stanem zagrożenia świata roślin, zwierząt i przyrody nieożywionej oraz możliwością ich aktualnego zabezpieczenia, zwłaszcza w formie ochrony rezerwatowej; zamieszczane są również prace stanowiące dokumentację istniejących i proponowanych przedmiotów ochrony. Każdy zeszyt *Studia Naturae* poświęcony jest jednemu problemowi i zawiera jedną lub kilka prac; często są to wyniki badań zespołowych. Dawniej pismo składało się z dwóch serii: seria A zawierała prace naukowe, seria B – prace popularnonaukowe. W 1993 roku zrezygnowano wydawania serii B. Pismo kontynuuje linię programową serii A, zachowując jej numerację. Prace wydawane są w języku polskim ze streszczeniem w języku angielskim lub w języku angielskim ze streszczeniem polskim.

STUDIA NATURAE is the serial publication of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences in Kraków, coming out since 1967. Its main purpose is the dissemination of original papers dealing mainly with ecological foundations of nature conservation, analysis of threats to flora, fauna and inanimate nature, and of the state of their conservation. There are also published documentation works on the existing and proposed objects of protection in Poland. Each fascicle of *Studia Naturae* deals with one problem and it includes one, or several papers, which often describes results of team-research. Formerly the publication had two series: series A handled scientific papers, while series B, popular–scientific ones. In 1993 editing of series B was stopped. The publication has kept the character of series A and its numeration. Papers are published in Polish with English summary, or in English with Polish summary.

Polska Akademia Nauk
Instytut Ochrony Przyrody

STUDIA NATURAE 53

DETRYTUS W POTOKACH WYSOKOGÓRSKICH I GÓRSKICH, ZE SZCZEGÓLNYM UWZGLĘDNIENIEM POTOKÓW TATRZAŃSKICH

**DETRITUS IN HIGH MOUNTAIN AND MOUNTAIN STREAMS,
WITH SPECIAL ATTENTION TO TATRA MTS STREAMS**

JOANNA GALAS



Kraków 2007

<http://rcin.org.pl>

Redaktor naczelny – Editor in Chief
Henryk OKARMA

Zespół redakcyjny – Associate editors
Małgorzata GONERA, Agata SKOCZYLAS (sekretarz – secretary)

Rada Redakcyjna – Editorial Board

Zygmunt DENISIUK – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków
Barbara KAWECKA – Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków
Adam ŁOMNICKI – Instytut Nauk o Środowisku UJ, Kraków
Tadeusz NIEDŹWIEDŹ – Wydział Nauk o Ziemi UŚ, Sosnowiec
Elżbieta PANCER-KOTEJOWA – Wydział Leśny AR, Kraków
Stefan SKIBA – Instytut Geografii UJ, Kraków

Opracowanie recenzował
Prof. dr hab. Andrzej GÓRNIAK

Adres Redakcji:
al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków
tel. 012 632 22 21 w. 49
e-mail: redakcja@iop.krakow.pl

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2007

ISSN 0081-6760

nakład 200 egz.

Druk: Poligrafia Inspektoratu Towarzystwa Salezjańskiego
30-306 Kraków, ul. Konfederacka 6

SPIS TREŚCI

Abstract	5
1. Wstęp	9
1.1. Czym jest detrytus	10
1.2. Rola detrytus w łańcuchach troficznych	11
1.3. Klasy wielkości cząsteczkowej materii alochtonicznej	13
1.4. Metody stosowane w badaniach ilościowych detrytus w potokach	14
1.4.1. Detrytus osadzony na dnie (BOM)	14
1.4.2. Chlorofil <i>a</i> i biomasa peryfitonu	16
1.4.3. Detrytus unoszony z wodą potoku (TOM)	16
1.4.4. Rozkład detrytus	17
1.4.5. Metody statystyczne	18
2. Charakterystyka potoków wysokogórskich i górskich	19
2.1. Potoki alpejskie	20
2.2. Potoki w Alpach badane przez autorkę	22
2.3. Potoki tatrzańskie	23
2.4. Potoki w Tatrach badane przez autorkę	30
2.5. Roślinność wzdłuż brzegów potoków	33
3. Materia autochtoniczna w potokach wysokogórskich i górskich	37
4. Materia alochtoniczna osadzona na dnie potoku (BOM)	43
4.1. Mechanizmy osadzania się detrytus na dnie potoku	48
4.2. Wielkość frakcji CPOM i FPOM osadzonej na dnie potoku	52
4.3. Zawartość BOM w różnych siedliskach potoku	55
4.4. Zmiany sezonowe zawartości BOM w potokach górskich	57
5. Materia organiczna unoszona w wodzie potoków (TOM)	65
5.1. Dynamika VFPOM unoszonej w wodzie potoków alpejskich i tatrzańskich	65
5.2. Dynamika FPOM i CPOM unoszonej w wodzie potoków alpejskich tatrzańskich i innych gór	69
6. Rozkład detrytus w potokach wysokogórskich i górskich	75
7. Wykorzystanie materii organicznej przez faunę bentosową w potokach wysokogórskich i górskich	81
8. Materia organiczna w wypływach z jezior wysokogórskich	87
9. Wpływ zmienionych warunków hydrodynamicznych na dynamikę materii organicznej w potokach tatrzańskich	95
9.1. Potoki okresowe	95
9.2. Jaskinia i ujęcie wody	98
Podsumowanie	103
Wnioski	107
Summary	109
Piśmiennictwo	115

CONTENTS

Abstract	5
1. Introduction	9
1.1. Detritus definition.....	10
1.2. The role of detritus in food webs	11
1.3. Size range of particulate allochthonous organic matter	13
1.4. Quantitative methods of studies on detritus in the streams	14
1.4.1. Benthic organic matter (BOM).....	14
1.4.2. Chlorophyll <i>a</i> and periphyton biomass	16
1.4.3. Transported organic matter (TOM)	16
1.4.4. Detritus decomposition	17
1.4.5. Statistics	18
2. Characteristics of alpine and mountain streams	19
2.1. Alpine streams	20
2.2. Streams in the Alps studied by the author	22
2.3. The Tatra streams	23
2.4. Streams in the Tatra Mts studied by the author	30
2.5. Vegetation belts along the streams	33
3. Autochthonous organic matter in alpine and mountain streams	37
4. Allochthonous benthic organic matter (BOM)	43
1.1. Mechanisms of detritus accumulation on the stream bottom.....	48
4.2. The content of CPOM and FPOM fractions accumulated on the stream bottom	52
4.3. The content of BOM in various stream habitats	55
4.4. Seasonal changes in BOM content in mountain streams	57
5. Transported organic matter (TOM)	65
5.1. Dynamics of VFPOM fraction in alpine and mountain streams	65
5.2. Dynamics of FPOM and CPOM fractions in alpine, tatra and other mountain streams	69
6. Detritus decomposition in alpine and mountain streams	75
7. Detritus utilization by benthic fauna in alpine and mountain streams	81
8. Organic matter content in high mountain lake outlets	87
9. The influence of changes in stream hydrodynamics on organic matter dynamics in the Tatra streams	95
9.1. Temporary streams	95
9.2. The cave and water intake.....	98
Conclusions	107
Summary	109
References	115

Abstrakt: Niniejsze opracowanie stanowi naukową syntezę zagadnień dotyczących pochodzenia, przemian postaci i zawartości materii organicznej autochtonicznej i alochtonicznej w potokach płynących w rejonach wysokogórskich i górskich. Na tle literatury światowej zaprezentowano wyniki badań własnych przeprowadzonych w kilku potokach płynących w Alpach i Tatrach. Omówiono różne definicje pojęcia detrytus i jego roli w łańcuchach troficznych. Dokonano przeglądu klas wielkości cząsteczkowej materii alochtonicznej badanych przez różnych autorów oraz metod stosowanych w badaniach ilościowych zawartości detrytus i peryfitonu w potokach górskich. Przedstawiono powszechnie stosowany podział na detrytus osadzony na dnie (BOM) i unoszony z wodą potoku (TOM) oraz metody badań nad jego rozkładem.

Scharakteryzowano geomorfologię i hydrologię potoków wysokogórskich i górskich oraz strefy wegetacyjne wzdłuż ich biegu ze szczególnym uwzględnieniem tych, w których prowadzono badania. Wyróżniono zagadnienia dotyczące biomasy peryfitonu oraz zawartości chlorofilu *a* i alochtonicznej materii organicznej w potokach wysokogórskich i górskich. Zanalizowano mechanizmy osadzania się detrytus na dnie potoku, wielkość frakcji grubocząsteczkowej (CPOM) i drobnocząsteczkowej (FPOM) BOM wzdłuż potoku w zależności od rodzaju siedlisk i pory roku. Wykazano zależności pomiędzy zawartością BOM a parametrami abiotycznymi jak wysokość bezwzględna, spadek koryta i szerokość potoku. Scharakteryzowano zmiany ilościowe zawartości TOM, zarówno frakcji najdrobniejszej (VFPOM), jak i frakcji CPOM i FPOM w potokach górskich. Wykazano zależności pomiędzy spadkiem, szerokością i rzędem cieku a ilością VFPOM, CPOM i FPOM w potokach alpejskich i reglowych. Przedstawiono dynamikę zmian sezonowych poszczególnych frakcji TOM. Zanalizowano zagadnienie tempa rozkładu detrytus oraz jego wykorzystania przez faunę bentosową w potokach wysokogórskich i górskich. Ponadto omówiono dynamikę zawartości BOM i TOM w wypływach z jezior wysokogórskich Alp i Tatr. Zanalizowano również zmiany zawartości BOM i TOM w okresowo wysychających odcinkach potoku w Tatrach. Na przykładzie dwóch innych potoków tatrzańskich zanalizowano wpływ zmienionych warunków hydrodynamicznych na dynamikę zawartości BOM w cyklu rocznym.

Słowa kluczowe: materia alochtoniczna, materia autochtoniczna, materia organiczna osadzona, materia organiczna unoszona, potoki stałe, potoki okresowe, rozkład detrytus, potoki alpejskie, Alpy, Tatry

Abstract: This study is a review of organic matter (autochthonous and allochthonous) origin, transformations and content in high mountain (alpine) and mountain streams located in various geographical regions. In the light of currently available data the results of author's own studies on organic matter dynamics in several streams in the Alps and Polish Tatra Mts are presented. Various definitions of detritus and its role in stream food webs are discussed. Systems for classifying allochthonous organic matter into fractions according to the particle size and methods of their quantitative measurements as applied by different authors are presented. The generally accepted division of detritus into benthic organic matter (BOM) and transported organic matter (TOM) together with methods of studies on their decomposition are presented.

The geomorphic and hydrological variables of alpine and mountain streams and the vegetation belts running along them with special attention paid to those studied are described. The issues of periphyton biomass concentration, chlorophyll *a* content and allochthonous organic matter inputs and standing crops in alpine and mountain streams are also considered. The mechanisms of detritus retention, amounts of coarse (CPOM) and fine particulate organic matter (FPOM) in the whole BOM along the stream, and in relation to stream habitats and seasons of the year are analyzed. Relationships between BOM and such abiotic parameters as: altitude, stream gradient and width are revealed. TOM dynamics in alpine and mountain streams are characterized. Relationships between VFPOM, FPOM, and CPOM values of transported organic matter and stream channel characteristics (width and order) within alpine and mountain streams are presented. The seasonal changes occurring in particular TOM fractions are indicated. The decomposition rate of detritus and its utilization by benthic fauna is also presented. In addition the dynamics of BOM and TOM standing crops in high mountain outlets from lakes in the Alps and Tatra Mts is shown. Changes in benthic and transported organic matter content in temporary streams in Tatra Mts are discussed. The influence of changed hydrodynamical conditions on seasonal variations in BOM content in two Tatra streams is shown.

Key words: allochthonous matter, autochthonous matter, bottom organic matter, transported organic matter, detritus decomposition, alpine streams, temporary streams, Alps, Tatra Mts

Skróty i nazwy używane w tekście pochodzące z języka angielskiego

- AFDM – (Ash Free Dry Mass) sucha masa bezpopielna
- BOM – (Benthic Organic Matter) materia organiczna osadzona na dnie ciekłu
- Blow in – detrytus, który został nawiany przez wiatr z brzegów ciekłu
- CHL – (Cooweta Hydrologic Laboratory) rejon górski w Karolinie Północnej, USA
- CPOM – (Coarse Particulate Organic Matter) grubocząsteczkowa materia organiczna
- Debri dams – bezprądowe części potoku ze zgromadzonym detrytusem
- Detritus collectors – urządzenia do określenia ilości gromadzącego się detrytusu
- DOM – (Dissolved Organic Matter) rozpuszczona materia organiczna
- DM – (Dry Mass) sucha masa
- FPOM – (Fine Particulate Organic Matter) drobnocząsteczkowa materia organiczna
- Litter traps – urządzenia – „pułapki” do zbierania opadłych liści
- LWD – (Large Wood Debris) duże kawałki drewna
- LVOM – (Whole Leaf Organic Matter) materia organiczna pochodząca z całych liści
- POM – (Particulate Organic Matter) cząsteczkowa materia organiczna
- RCC – (River Continuum Concept) teoria ciągłości rzeki
- SPOM – (Small Particulate Organic Matter) materia organiczna małych rozmiarów
- TOC – (Total Organic Carbon) całkowita ilość węgla
- TON – (Total Organic Nitrogen) całkowita ilość azotu
- TOP – (Total Organic Phosphorus) całkowita ilość fosforu
- TOM – (Transported Organic Matter) materia organiczna unoszona w wodzie
- VFPOM – (Very Fine Particulate Organic Matter) bardzo drobna materia organiczna

1. Wstęp

Obumarła materia organiczna (cząsteczkowa i rozpuszczona) stanowi istotne źródło energii w większości sieci troficznych, szczególnie w ekosystemach wód płynących. W potokach górskich udział materii autochtonicznej wytwarzanej przez autotrofy, w stosunku do materii alochtonicznej dostającej się ze zlewni, zmienia się w zależności zarówno od wysokości bezwzględnej, jak też od ilości i rodzaju roślinności występującej wzdłuż brzegów potoków. Detrytus (liście drzew, traw i ziół, gałązki, szyszki itp.), po dostaniu się do wody potoku, jest unoszony w wodzie (TOM) lub opada na dno, gdzie jest zatrzymywany, tworząc pulę materii organicznej osadzonej na dnie (BOM). Z obu tych form (BOM i TOM) korzystają bezkręgowce bentosowe, ryby (w wodach podgórskich i nizinnych) oraz mikroorganizmy (bakterie i grzyby). Pod wpływem tych ostatnich w procesie rozkładu materii grubocząsteczkowej (CPOM) powstają cząsteczki drobnej i bardzo drobnej materii organicznej (FPOM i VFPOM) wykorzystywane przez niektóre organizmy bentosowe.

Potoki górskie i nizinne różnią się spadkiem, rodzajem podłoża, sezonową zmiennością przepływu wody oraz składem roślinności brzegowej. W związku z tym, procesy unoszenia w wodzie i osadzania się materii organicznej na dnie, jej rozkładu jak i wykorzystywania przez organizmy bezkręgowce przebiegają w potokach górskich odmiennie niż w potokach nizinnych. Woda w potoku może pochodzić z topniejącego lodowca, śniegu i deszczu czy też ze źródeł. Dlatego w potokach wysokogórskich jej pochodzenie wpływa istotnie na stopień gromadzenia i eksportu materii alochtonicznej. Odrebnym typem potoków są wypływy z jezior, często występujące na terenach wysokogórskich. Są one jednak bardzo słabo poznane. Można oczekiwać, że jezioro będzie różnorodnie „kontrolować” wypływający z niego potok, oddziałując zarówno na jego bazę pokarmową (materię autochtoniczną produkowaną przez glony peryfitonowe i materię alochtoniczną), jak i strukturę gatunkową zasiedlających go organizmów. W potokach reglowych charakter zmian czasowych i przestrzennych wszystkich form materii organicznej podlega reżimowi hydrologicznemu.

W biegu potoków górskich mogą występować różne przeszkody, np. ujęcia wody zmieniające warunki hydrodynamiczne, jak również odcinki wysychające, dlatego przedstawiony zostanie również wpływ takich zmienionych warunków na ilość i jakość materii organicznej w takich potokach.

Literatura opisująca wyżej wymienione zagadnienia jest bardzo różnorodna i bogata. Szczegółowe problemy dotyczące procesów osadzania się na dnie, unoszenia z wodą, rozkładu, czy też wykorzystania przez faunę bentosową cząsteczkowej materii organicznej (POM) są nadal przedmiotem licznych badań prowadzonych zarówno na półkuli północnej jak i południowej. W ostatnich latach opublikowano wiele prac dotyczących ekologii potoków wysokogórskich, głównie tych płynących w Alpach. Dostarczyły one nowych danych o występujących w nich organizmach żywych i ich bazie pokarmowej – materii organicznej.

Celem niniejszej rozprawy, opartej na danych uzyskanych z literatury światowej oraz opublikowanych pracach i niepublikowanych materiałach autorki, było:

1. Dokonanie twórczej syntezy danych dotyczących ilości materii organicznej, zarówno osadzonej na dnie jak i unoszonej w wodzie potoków wysokogórskich i górskich półkuli północnej i południowej.
2. Porównanie dynamiki materii organicznej osadzonej na dnie (BOM) i unoszonej w wodzie (TOM) w potokach tatrzańskich z danymi uzyskanymi przez innych autorów, którzy badali potoki wysokogórskie i górskie położone w różnych rejonach świata.
3. Przeprowadzenie analizy danych dotyczących materii autochtonicznej (wyrażonej jako biomasa i zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie) w potokach wysokogórskich i górskich płynących przez różne piętra roślinne, w tym potoków Tatr Polskich.
4. Podsumowanie nielicznych, dotychczas istniejących danych ilościowych dotyczących zarówno materii autochtonicznej jak i alochtonicznej potoków wypływających z jezior wysokogórskich, a następnie wzbogacenie ich o dane z dwóch potoków (okresowego i stałego), wypływających z jezior tatrzańskich.
5. Dokonanie porównania ilości bardzo drobnej frakcji materii (VFPOM) unoszonej w wodzie potoków-wypływów tatrzańskich z danymi z podobnych potoków-wypływów w Alpach.
6. Dokonanie analizy sezonowej dynamiki BOM i TOM w okresowo wysychających i stale płynących odcinkach tatrzańskiego potoku Sucha Woda.
7. Określenie wpływu zmienionych warunków hydrodynamicznych na dynamikę ilości BOM w potokach tatrzańskich.
8. Zanalizowanie roli fauny bentosowej w procesie rozkładu detrytus w potokach wysokogórskich i górskich na podstawie danych własnych i innych autorów dotyczących różnych grup troficznych bezkręgowców.
9. Porównanie tempa rozkładu detrytus w potoku tatrzańskim płynącym przez różne piętra roślinne i w płytkim, jaskiniowym zbiorniku wodnym.

1.1. Czym jest detrytus

Detrytus jest określeniem pierwotnie używanym w geologii, a oznaczającym „luźny materiał otrzymywany z rozpadu lub abrazji skał” (Odum i de la Cruz 1963) i zapożyczonym przez ekologów. Termin ten występował już we wczesnych, angielskojęzycznych pracach ekologicznych jako „dead plants”, „decaying matter” lub „dung litter”, a przypisywane mu wtedy znaczenie daleko odbiegało od obecnego stanu wiedzy na temat roli detrytus w funkcjonowaniu środowiska. Przez ostatnie 40 lat termin ten był szeroko rozpowszechniony w naukach biologicznych, w dużej mierze odnosząc się do obumarłych cząstek materii organicznej, które to również określane były jako „debri” (Velimirov 1991).

Oto przykłady niektórych definicji detrytus, używanych w publikacjach z lat 1963-1981:

- pula cząsteczkowej materii organicznej, związanej z rozkładem obumarłych organizmów (Odum i de la Cruz 1963),
- wszystkie rodzaje materiału biologicznego na kolejnych etapach ich mikrobiologicznego rozkładu (Darnell 1967),
- widzialne fragmenty zwierząt i roślin tak zmienione, że trudno jest określić ich pochodzenie (Rodina 1967),
- obumarłe liście razem z towarzyszącymi im mikroorganizmami (Harrison i Mann 1976),
- martwa cząsteczkowa materia organiczna, której pochodzenie jest nieznane (Velimirov i in. 1981).

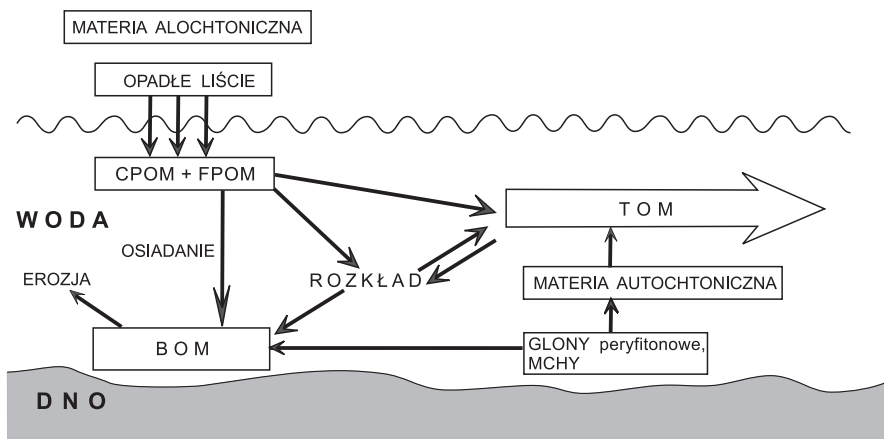
Odum (1969) jako pierwszy podkreślił znaczenie detrytusy, przede wszystkim jako ważnego elementu funkcjonowania łańcuchów troficznych. Stworzył on obowiązującą do dzisiaj teorię, zarówno o różnych powiązaniach troficznych i przepływie energii od jej producentów do konsumentów, jak i o detrytusie, jego rozkładzie oraz energii powstającej z obumarłej materii organicznej. W 1983 r. Wetzel, a Odum i Biever w 1984 r. podkreślili, że w wielu łańcuchach troficznych większość energii przepływa przez ścieżkę detrytusową.

Detrytus jest wszechobecnym i integralnym elementem łańcuchów troficznych, odgrywa istotną rolę w organizacji i funkcjonowaniu ekosystemów wodnych (Wetzel 1995). Jest to „brązowa” część łańcucha troficznego, podczas gdy jego „zielona” część to produkcja pierwotna. Detrytus może pochodzić z roślinności występującej w zlewni potoku (materia alochtoniczna) lub bezpośrednio z potoku, gdzie powstaje w wyniku produkcji pierwotnej glonów (materia autochtoniczna) (Corkum 1992). Tworzą go również obumarłe organizmy zwierzęce, zarówno wodne jak i lądowe, które dostały się do potoku (Wetzel 1995). Detrytus występujący w środowisku wodnym można zatem w szerokim ujęciu określić jako różnorodne formy martwej materii organicznej, włączając w to różne części roślin lądowych, jak opadłe liście, kawałki drewna, roślin wodnych i glonów, martwe tkanki organizmów zwierzęcych, odchody zwierzęce, jak również różne produkty wydalania organizmów i obumarłe bakterie. Znaczenie wyżej wymienionych form detrytusy jest różne w poszczególnych ekosystemach wodnych, w zależności od ich pochodzenia, rozmiarów i składu chemicznego.

Różne formy materii organicznej w potoku oraz procesy w których biorą one udział zostały w sposób uproszczony przedstawione na rycinie 1.

1.2. Rola detrytusy w łańcuchach troficznych

Detrytus jest dla żywych organizmów głównie źródłem energii i biogenów (Odum 1983). Wetzel (2001) określił rolę detrytusy w ekosystemie jako „przenoszenie węgla organicznego z każdego poziomu troficznego bez udziału drapieżców (wliczając w to wydalanie i wydzielanie) lub dopływ węgla do ekosystemu z zewnętrznych źródeł (alochtoniczny węgiel organiczny)”. Większość biomasy powstającej w wyniku produkcji pierwotnej nie jest zjadana przez roślinożerców, lecz jako detrytus powraca do



Ryc. 1. Uproszczony schemat przepływu materii organicznej w ekosystemie potoku.

Fig. 1. A simplified model of organic matter flow in a stream ecosystem.

środowiska, gdzie odgrywa istotną rolę w jego funkcjonowaniu (Wetzel 1983, Moore i in. 2004). Martwa materia organiczna, będąca podstawowym składnikiem większości ekosystemów, odgrywa rolę jako dynamiczne, różnorodne źródło pokarmu i siedlisko dla niektórych gatunków. W wielu łańcuchach troficznych dopływ detrytus ma bardzo istotny wpływ na skład gatunkowy i liczebność detrytusożerców poprzez dostarczanie energii, która może podtrzymywać większe zagęszczenie konsumentów. Szczególnie widoczne jest to w środowiskach, gdzie rolę bazy pokarmowej odgrywa wyłącznie alochtoniczna materia organiczna. Niektóre łańcuchy troficzne, np. występujące w wodach jaskiniowych (Galas i in. 1996), czy w małych, leśnych potokach bazują niemal całkowicie na detrytusie (Wallace i in. 1997a). Detrytus przyczynia się w sposób istotny do występowania dużej różnorodności gatunkowej, jak również do utrzymywania dłuższych łańcuchów troficznych. Ponadto, odgrywa ważną rolę jako siedlisko życia wielu gatunków pierwotniaków, wrotków, nicieni, skąposzczetów oraz młodocianych form larwalnych owadów, dla których stanowi podłoże (detrytus o cząstkach większych niż 1 mm) (Allan 1995). Liczne gatunki chrzączek z rodzin Limnephilidae i Lepidostomatidae, odżywiające się opadłymi liśćmi budują swoje przenośne domki z grubocząsteczkowego detrytus, a larwy Chironomidae czy chrząszczy z rodziny Elmidae żyją w naturalnych pęknięciach drewna lub w wydrążonych w nim kanałach (Ward 1992).

Rola materii alochtonicznej w ekosystemie potokowym zależy od jego położenia nad poziomem morza i może się zmieniać w zależności od pokrywy roślinnej w sąsiedztwie potoku. Badania przeprowadzone przy użyciu stałych izotopów węgla, azotu i fosforu wykazały, że detrytus jest głównym źródłem pokarmu w potokach biorących swe początki z wywierzysk i źródeł innego typu wypływających w pobliżu lasu (Zah i in. 2001). W wysokogórskich 1. i 2. rzędowych potokach położonych powyżej górnej granicy lasu ilości detrytus są najmniejsze, a mimo to i tak są podstawą łańcuchów pokarmowych. Zwiększają się one, gdy potok zaczyna płynąć przez tereny zalesione,

a wtedy najważniejszym źródłem detrytus jest materia alochtoniczna, głównie w postaci liści oraz szyszek i gałązek opadających z drzew (Cummins 1974). Fisher i Likens (1973) stwierdzili, że 99% energii przepływającej przez 2. rzędowy potok Bear Brook (USA) jest pochodzenia alochtonicznego.

1.3. Klasy wielkości cząsteczkowej materii alochtonicznej

Skład materii organicznej występującej w potokach jest różnorodny i jeszcze słabo poznany, mimo że znana jest struktura chemiczna poszczególnych jej składników (celulozy, hemicelulozy, ligniny, chityny, taniny, melaniny, tłuszczy, kwasów nukleinowych, białek, kwasów tłuszczowych, cukrów, aminokwasów i nukleotydów) (Wetzel 2001). Rozmiary cząsteczek materii alochtonicznej wahają się od prostych i kompleksowych molekuł organicznych pozostających w wodzie po przesączeniu przez sącdek o porach $0,45 \mu\text{m}$, które tworzą rozpuszczoną materię organiczną (DOM), do cząsteczkowej materii organicznej (POM) o rozmiarach większych niż $0,45 \mu\text{m}$, jak np. liście i większe kawałki drewna. W obrębie wszystkich klas wielkości występują ciągle przemiany, np. grubocząsteczkowa materia organiczna jest przetwarzana w materię drobnocząsteczkową, podczas gdy rozpuszczalne jej formy są stale wypłukiwane z cząstek wszystkich rozmiarów. Nazewnictwo klas wielkości jest dalekie od standaryzacji, jakkolwiek większość ekologów dzieli detrytus na grubocząsteczkową materię organiczną (CPOM), której cząstki są większe od 1 mm i drobnocząsteczkową materię organiczną (FPOM), o cząstkach większych od

Tabela 1. Frakcje alochtonicznej materii organicznej w potokach, zmodyfikowane wg Cummins (1974) i Leichtfried (1995).

Table 1. Fractions of stream allochthonous organic matter, modified from Cummins (1974) and Leichtfried (1995).

Ogólna kategoria General categories	Akronim Acronym	Rozmiar cząsteczek Size of particles (mm)	Przykład Example
	RPOM	>64	Kłody, gałęzie o różnej średnicy
CPOM	LVOM	>16<64	Całe liście
>1 mm	LFOM	>4<16	Kawałki liści, małych gałązek, owoce, nasiona
	LPOM	>1<4	Małe fragmenty roślin
	MPOM	>0,25<1	Cząstki roślin i zwierząt, odchody dużych bezkręgowców
FPOM	SPOM	>0,1<0,25	Cząsteczki roślin, zwierząt i odchodów
<1 mm>0,45 μm	VFPOM	>0,0045<0,1	Bardzo małe cząsteczki detrytus
DOM	DOM	<0,0045	Rozpuszczona materia organiczna
<0,45 μm			

CPOM (coarse particulate organic matter) – grubocząstkowa materia organiczna, FPOM (fine POM) – drobnocząstkowa materia organiczna, RPOM (large resistant POM) – bardzo duże i twarde cząsteczki materii organicznej, LVOM (whole leaf OM) – materia organiczna pochodząca z całych liści, LFOM (leaf fragments OM) – materia organiczna pochodząca z fragmentów liści, LPOM (large POM) – cząsteczki materii organicznej dużych rozmiarów, MPOM (medium POM) – cząsteczki materii organicznej średnich rozmiarów, SPOM (small POM) – cząsteczki materii organicznej małych rozmiarów, VFPOM (very fine POM) – bardzo drobne cząsteczki materii organicznej

0,45 μm , a mniejszych od 1 mm (Tab. 1). Ten umowny podział został też zastosowany w niniejszej pracy.

1.4. Metody stosowane w badaniach ilościowych detrytus w potokach

1.4.1. Detrytus osadzony na dnie (BOM)

Ilościowe metody poboru zarówno alochtonicznej materii osadzonej na dnie potoku (BOM), jak i dostającej się bezpośrednio do niego z otaczającej potok zlewni są różnorodne. Najczęściej stosuje się urządzenia posiadające określoną powierzchnię poboru (Tab. 2). Do oceny ilości opadających liści, które dostają się do potoku używane są różnego kształtu pułapki. Zazwyczaj stosowane są płaskie tace o powierzchni od 0,5 do 1 m^2 , które umieszcza się na określony czas na dnie potoku w płytszych lub głębszych miejscach o bardzo słabym prądzie lub bez prądu (zastoiska), a następnie wyjmuje się je razem z nagromadzonym detrytusem (Angradi 1996, Maamri i in. 1994). Badania ilościowe najgrubszej frakcji CPOM materii alochtonicznej BOM prowadzi się także przy użyciu metalowej obręczy o średnicy 36 cm, z której (po pozostawieniu jej na dnie potoku) ręcznie wybierane są liście i ich duże kawałki powyżej 20 mm (Bretschko 1990). Wszystkie tego rodzaju urządzenia o wspólnej angielskiej nazwie „litter traps” mają za zadanie wyłapywanie liści zarówno tych spadających z drzew i krzewów do potoku, jak i tych, które są nawiewane z jego brzegów.

Metodą oceny tempa akumulacji detrytus na dnie potoku, stosowaną w badaniach własnych autorki, były pułapki – plastikowe pojemniki (Cushing 1988, zmodyfikowana) o wysokości 13 cm i powierzchni wlotu 0,006 m^2 , wstawiane w dno potoku, w nurcie oraz w zastoiskach, na okres jednego tygodnia (Galas 1993, 1996, 2003, Kownacki i in. 1993, 1997). W przypadku odcinka potoku płynącego na wysokości ok. 1700 m n.p.m., w rejonie skalnego rumoszu i skąpej łąki alpejskiej pojemniki pozostawiano w dnie potoku na dwa tygodnie. Materia alochtoniczna jak i fauna bentosowa po wpadnięciu do pojemników nie były w stanie wydostać się na zewnątrz ze

Tabela 2. Parametry próbników używanych do poboru BOM w potokach górskich.

Table 2. Parameters of different samplers used for BOM collection in mountain streams.

Rodzaj próbnika Sampler type	Wielkość oczek siatki Mesh size (μm)	Powierzchnia próbnika Sampler area (m^2)	Źródło Source
Próbnik Surbera	250	0,1	Angradi (1996)
	230	0,093	Huryn i Wallace (1987)
	100	0,09	Füreder i in. (2001)
	52	0,0293	Minshall i in. (1982)
Próbnik Hessa	100	0,1	Robinson i in. (2001), Hieber i in. (2005), Corkum (1992)
Kwadratowy próbnik	80	0,042	King i in. (1987)
	80	0,1	Britton (1990)
Plastikowy lub metalowy rurowy pobieracz osadów		0,04	Huryn i Wallace (1987)
		0,07	Angradi (1996)
		0,071	D'Angelo i Webster (1991)
		0,0314	Shord i Ward (1981)
		0,00126	Galas i Dumnicka (2003)

względu na kołnierz, zabezpieczający wlot do pojemnika. Do badania ilości detrytusu osadzonego na dnie potoku używano 4 do 8 pułapek, ustawianych zarówno w miejscach o szybkim prądzie, jak i w zastoiskach. Inni autorzy stosowali również pułapki – „detritus collectors”: plastikowe pojemniki lub wiaderka umieszczane w różnych siedliskach potoku, najczęściej w nurcie i zastoiskach i zostawiane na określony czas, np. 1 lub 2 tygodnie. Tego typu pułapki, których powierzchnia wlotu wynosiła $0,06 \text{ m}^2$, były również stosowane w badaniach potoków wysokogórskich (Zah i Uehlinger 2001). Po wyjęciu pułapek z dna potoku były one przewożone na łodzie do laboratorium, gdzie pod mikroskopem stereoskopowym wybierano bezkręgowce. Pozostały materiał, podobnie jak w przypadku innych wymienionych powyżej próbników, rozdzielany był na sitach o znanej wielkości oczek, najczęściej 1 mm. W wielu pracach stosowano rozdział na frakcję grubocząsteczkową $>1 \text{ mm}$ i frakcję drobnocząsteczkową o wielkości $0,45 \text{ }\mu\text{m}$ - $1000 \text{ }\mu\text{m}$, w obrębie której jeszcze wydzielono drobniejsze frakcje, np. frakcję bardzo drobnoziarnistą (SPOM), zawierającą cząstki o wielkości od 75 do $250 \text{ }\mu\text{m}$ (Cowan i Oswald 1983).

Do pomiarów ilościowych alochtonicznej materii organicznej osadzonej na dnie potoku stosowanych przez różnych badaczy (Corkum 1992, Angradi 1996, Minshall i in. 1982, Hieber i in. 2005), w tym również autorkę (Galas i Dumnicka 2003, Dumnicka i Galas 1997, 1998), wykorzystywane były także tzw. próby bentosowe, pobierane głównie w celu określenia składu taksonomicznego i zagęszczenia bezkręgowców żyjących na dnie. Można je pobierać używając próbnika Surbera (w nurcie potoku) lub próbnika Hessa (Tab. 2). Z płytkich zastoisk ze zgromadzonym detrytusem próby ilościowe materii organicznej mogą być też pobierane przy pomocy rurowego chwytacza osadów o znanej powierzchni, który zanurzany jest do ok. 5 cm głębokości osadu. Materiał organiczny pozostały po wybraniu pod mikroskopem stereoskopowym zwierząt z prób pobranych wyżej wymienionymi metodami traktowano jako detrytus i jego ilość była podawana najczęściej jako sucha masa bezpopielna (AFDM) lub inaczej strata po prażeniu (loss of ignition). Oblicza się ją z różnicy suchej masy (waga detrytusu po wysuszeniu przez 12 godzin w temperaturze 105°C) i pozostałości po prażeniu (waga popiołu po spalaniu detrytusu przez 3 godziny w temperaturze 550°C). W badaniach własnych otrzymane wyniki podawano w gramach AFDM na 1 m^2 powierzchni dna.

Spośród prac uwzględnionych w obecnej syntezie jedynie Bretschko i Leichtfried (1987), Moser (1991) i Leichtfried (1995) badając osady potoku Oberer Seebach (Austria) zawartość materii organicznej została wyrażali jako TOC (całkowita ilość organicznego węgla), TON (całkowita ilość organicznego azotu) oraz TOP (całkowita ilość organicznego fosforu). Parametry te przedstawiano na dwa sposoby: jako koncentracje węgla, azotu i fosforu w miligramach na gram suchej masy ziaren osadu badanych klas wielkości oraz jako zawartość węgla, azotu, fosforu w badanych klasach wielkości ziaren w 1 kg osadu. Osad ten był pobierany metodą zamrożonych rdzeni (freeze core technique) (Pugsley i Hynes 1983), używaną głównie do badań fauny (Bretschko i Leichtfried 1988) oraz przy pomocy rury, którą pobierano mieszaninę osadu i wody. W tym przy-

padku ilość TOC, TON i TOP podawano w g na dm³ powyższej mieszaniny (Leichtfried 1995). W niektórych pracach ilość materii organicznej bywa również podawana jako sucha masa (DM) na m².

1.4.2. Chlorofil *a* i biomasa peryfitonu

Biomasę peryfitonu w potokach wysokogórskich i górskich, także tatrzańskich, określano na podstawie pomiaru zawartości chlorofilu *a* oraz ilości materii organicznej. Metody stosowane w badaniach zawartości chlorofilu i oznaczaniu biomasy peryfitonu są ujednolicone (APHA 1992). Analizę zawartości chlorofilu *a* przeprowadzano zdrapując szczoteczką warstwę peryfitonu/biofilmu z 3 do 5 kamieni o znanej powierzchni i przemywając je małą ilością wody destylowanej. Otrzymaną zawiesinę filtrowano przez sączek Whatmana GF/C, którego połowę spopieleno w 550°C, ważono i przedstawiano jako mg AFDM na m². Zawartość chlorofilu *a* w glonach peryfitonowych określano w pozostałej połowie sączka poprzez ekstrakcję barwników rozpuszczalnikiem (90% roztwór acetonu) i pomiar absorbancji na spektrofotometrze (Bombówna 1977, Robinson i Burgherr 1999, Hieber i in. 2001, Füreder 2003a, 2003b). Innym rozpuszczalnikiem używanym w ilościowych badaniach chlorofilu *a* w potokach górskich był 90% etanol (Szarek 1994, Gustina i Hoffman 2000, Galas, mat. niepubl.).

1.4.3. Detrytus unoszony z wodą potoku (TOM)

Materia organiczna cząsteczkowa unoszona z wodą potoku jest terminem odpowiadającym zawiesinie w rzekach nizinnych. W potokach wysokogórskich i górskich, o turbulentnym przepływie wody, materiał organiczny unoszony z wodą przemieszcza się w całym przekroju cieku (Klimaszewski 1978). Unoszenie, czyli transport materii organicznej z wodą (TOM) w potokach wysokogórskich i górskich badano dla kilku zakresów wielkości cząsteczek. Pierwszy obejmował frakcję VFPOM złożoną z najmniejszych cząsteczek o rozmiarach od 0,45 do 100 µm, której ilość autorka mierzyła w wodzie potoków tatrzańskich oraz potoków alpejskich Madriccio i Plima (Alpy Włoskie) przesączając 10 l wody przez siatkę o wielkości oczek 100 µm, w celu wyeliminowania większych cząsteczek. Następnie przelewano ją przez siatkę o oczkach 10 µm (w 2-3 powtórzeniach) i sączek Whatmana GF/C o wielkości porów 0,45 µm. Sączek po wysuszeniu w temperaturze 105°C i spalaniu przez 3 godziny w temperaturze 550°C był ważony, a otrzymane wyniki ilości VFPOM podawano jako mg AFDM na litr wody. Inni autorzy badający potoki w Alpach otrzymywali frakcję VFPOM w ten sam, wyżej wymieniony sposób, poprzez filtrowanie minimum 1 l wody (w kilku powtórzeniach) przez sączek Whatmana GF/C (Tockner i in. 1997, Robinson i in. 2001, 2002, Hieber i in. 2003, 2005, Füreder i in. 2003b). Ta najdrobniejsza część materii unoszonej w wodzie określana była przez tych autorów terminem seston – „organic particles suspended in the water column”. W polskiej terminologii określenie seston oznacza całość zawiesiny cząstek stałych, na którą składa się trypton – cząstki nieożywione i syrtton lub biosyrtton – żywe organizmy unoszące się w toni wodnej (Żmudziński i in.

2002). W obecnej pracy termin „unoszona czy transportowana z wodą potoków materia organiczna” odpowiada określeniu allotrypton, czyli alochtonicznej części tryptonu.

Zawartość cząsteczek materii unoszonej w wodzie należących do drugiego zakresu rozmiarów (FPOM + CPOM) oznacza się zazwyczaj w czasie pomiaru dryfu bezkręgowców (Grzybkowska i in. 1990, Waringer 1992). Badanie to wykonuje się przy pomocy 4 do 6 siatek dryfowych o długości ok. 1 m i znanej powierzchni kwadratowego wlotu ustawianych w nurcie potoku. Do badań materii organicznej unoszonej w wodzie potoków tatrzańskich autorka stosowała siatki dryfowe o powierzchni wlotu 0,04 m² i wielkości oczek siatki 0,3 mm (Galas 1993, 1996, Galas, Dumnicka 2003, Kownacki i in. 1993, 1997). Badania przeprowadzano o podobnej porze dnia w celu uniknięcia wpływu zmieniającej się ilości dryfującej fauny bezkręgowców. Czas ekspozycji siatek wynosił 30 min., co w przypadku potoków tatrzańskich, niosących w swoich wodach duże ilości materii alochtonicznej, pozwalało na zebranie w nich unoszonego detrytus w ilości wystarczającej do analiz. Na każdym stanowisku i terminie stosowano 4 siatki dryfowe. W pracach autorki wielkość mierzonej frakcji drobnoziarnistej FPOM wynosiła od 0,3 mm do 1 mm, podczas gdy frakcja gruboziarnista CPOM zawierała cząsteczki większe od 1 mm. Z nagromadzonego w siatkach materiału (detrytus oraz bezkręgowce) wybierano pod mikroskopem stereoskopowym bezkręgowce, a dalsza procedura była taka, jak w przypadku materii alochtonicznej osadzonej na dnie potoku, tj. opisanej powyżej dla prób bentosowych. W czasie pobierania materii transportowanej mierzono każdorazowo prędkość wody przy wlocie do siatki, w celu obliczenia ilości przepływającej przez nią wody. Ilość materii organicznej unoszonej w wodzie wyrażona została w mg AFDM l⁻¹. W pracach innych autorów do określenia rozmiarów cząsteczek frakcji FPOM + CPOM unoszonej w wodzie stosowano siatki dryfowe o oczkach od 0,1 do 0,3 mm, a tym samym wielkość cząsteczek mierzonej frakcji FPOM wynosiła od 0,1 lub od 0,3 mm do 1 mm, podczas gdy frakcja CPOM zawierała, podobnie jak u autorki, cząsteczki powyżej 1 mm.

1.4.4. Rozkład detrytus

Boulton i Boon (1991) dokonali przeglądu metod stosowanych w badaniach procesu rozkładu (dekompozycji) detrytus. W potokach wysokogórskich i górskich najczęściej stosowano metodę pozostawiania torebek/woreczków wykonanych z plastikowych siatek o różnej wielkości oczek, zawierających określoną masę liści (ok. 1 g), których rozkład był badany. Woreczki te umieszczano na dnie potoku w okresie największego opadu liści, a następnie wyjmowano w określonych odstępach czasu (np. 1 miesiąca). Ich zawartość po wybraniu bezkręgowców suszono i ważono. Wiadomo, że utrata masy liści w czasie ich rozkładu przebiega według krzywej logarytmicznej obliczanej wg wzoru: $W_t = W_i e^{-kt}$ gdzie W_t jest masą liści w czasie t mierzonym w dniach, W_i – masą początkową liści, a współczynnik k (na dzień) jest miarą tempa rozkładu i opisuje nachylenie krzywej obrazującej zmiany logarytmu naturalnego masy liści w czasie (Webster i Benfield 1986). W siatkach z najmniejszymi oczkami (0,3 mm) mogą zachodzić głównie procesy mikrobiologiczne, podczas gdy najwięk-

sze wielkości oczek siatki (5 mm) pozwalają na penetrację liści przez detrytusożerne bezkręgowce – rozdrabniacze (Short i in. 1980, Benfield i Webster 1985). Liście w siatkach dekompozycyjnych są głównie źródłem pokarmu, a nie miejscem schronienia czy siedliskiem dla bezkręgowców, co udowodniono w badaniach z użyciem sztucznych liści (Richardson 1992).

Do określenia tempa rozkładu materii alochtonicznej w badaniach własnych stosowano pojemniki plastikowe o pojemności 120 ml i o różnych rozmiarach oczek siatki (założonej zamiast zakrętki): 0,1 mm, 5 mm oraz 1 cm (Galas 1995, 1996, Galas i in. 1996). W pojemnikach umieszczano, odpowiednio dla danego piętra roślinnego, uprzednio wysuszone i zważone liście jarzębiny, olszy, kosodrzewiny oraz świerka. W przypadku zbiornika wodnego w jaskini badano tempo rozkładu liści jarzębiny i olszy. Pojemniki z liśćmi były umieszczane przypadkowo na dnie potoku/jaskini i w określonych odstępach czasu wyjmowane do dalszego opracowania. Do analizy tempa rozkładu liści na każdym stanowisku potoku oraz w płytkiej wodzie stojącej w jaskini raz w miesiącu analizowano 3 pojemniki o różnych rozmiarach oczek siatki z liśćmi wymienionych powyżej gatunków drzew. Dodatkowo, w celu określenia ilości gromadzącego się drobnocząsteczkowego detrytusu w pojemnikach eksperymentalnych, stosowano pojemniki z plastikowymi liśćmi jako ślepe próby. Stwierdzona utrata masy liści pozwalała na obliczenie współczynnika k według wzoru podanego powyżej.

1.4.5. Metody statystyczne

Związki pomiędzy ilościami BOM i TOM w badanych potokach a wybranymi parametrami morfometrycznymi (spadek koryta, wysokość bezwzględna badanego stanowiska, prędkość wody, rząd i szerokość potoku) analizowano przy użyciu regresji liniowej i obliczano współczynnik korelacji r Spearmana. Część danych była przedstawiona w postaci logarytmicznej ($\log(x+1)$), jeżeli taka transformacja pozwalała na lepsze dopasowanie linii regresji. Istotność różnic (sezonowych, wzdłuż potoku i pomiędzy potokami) zawartości materii organicznej osadzonej na dnie, jak i transportowanej z wodą była testowana przy użyciu testu t i analizy wariancji (ANOVA).

2. Charakterystyka potoków wysokogórskich i górskich

Położenie geograficzne obszarów wysokogórskich i górskich, gdzie prowadzone były przez różnych autorów badania dynamiki BOM i TOM w płynących tam potokach zostało pokazane na rycinie 2.

Obszar źródłowy potoków wysokogórskich zazwyczaj znajduje się w strefie dużego spadku terenu, powyżej 20%, co prowadzi do znacznej prędkości przepływu wody, która jest intensywnie natleniona. Podłoże potoków wysokogórskich jest głównie skaliste, z głazami i dużymi kamieniami. Brak w nich większych kawałków drewna (wood debris) i w tych odcinkach potoków ta postać materii organicznej nie ma znaczenia ekologicznego. Linia brzegowa potoków wysokogórskich jest skalista, bez drzew i krzewów, a tym samym bez możliwości dostawiania się opadłych liści, tak charakterystycznej dla potoków płynących w strefie regla górnego i dolnego (Fisher i Likens 1973).



Ryc. 2. Potoki na półkuli północnej i południowej, gdzie prowadzono badania materii alochtonicznej omawiane w pracy: 1 – pot. tatrzańskie, 2 – pot. Oberer Seebach (Austria), 3 – pot. w Alpach, 4 – pot. Touyre (Francja), 5 – pot. Agüera (Hiszpania), 6 – pot. Monument Creek (Alaska), 7 – pot. May Fly Creek (Kanada), 8 – pot. w stanie Oregon, 9 – pot. w stanie Idaho, 10 – pot. w stanie Kolorado, 11 – pot. w stanie Michigan, 12 – pot. w stanie Zach. Wirginia, 13 – pot. w stanie Pn. Karolina, 14 – pot. w stanie New Hampshire, 15 – pot. Maroka, 16 – pot. Płd. Afryki, 17 – pot. Płd. Australii, 18 – pot. Nowej Zelandii, 19 – pot. na Antarktydzie.

Fig. 2. Mountain streams in the Northern and Southern Hemispheres where POM has been investigated: 1 – in Tatra Mts., 2 – Oberer Seebach stream (Austria), 3 in Alps Mts., 4 – Touyre stream (France), 5 – Agüera stream (Spain), 6 – Monument Creek (Alaska), 7 – May Fly Creek (Canada), 8 – Oregon streams, 9 – Idaho streams, 10 – Colorado streams, 11 – Michigan stream, 12 – West Wirginia stream, 13 – South Carolina streams, 14 – New Hampshire stream, 15 – Marocco stream 16 – South Africa streams, 17 – South Australia streams, 18 – New Zealand streams, 19 – Antarctic stream.

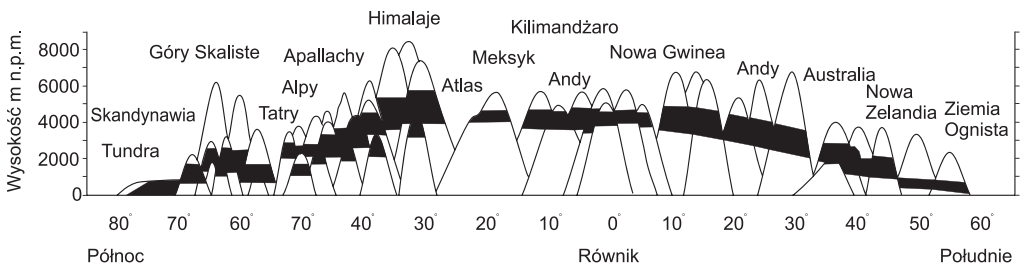
Typy koryt występujące w potokach wysokogórskich ustalone w oparciu o kryteria litologiczno-strukturalne, morfostatyczne i morfodynamiczne to cyrki i progi glacialne, żłoby glacialne umiarkowanie stabilne oraz mobilne (Krzemień 1991a, 1991b).

Warunki panujące w środowisku potoków wysokogórskich i górskich nie sprzyjają rozwojowi ani planktonu ani roślin wyższych. Rodzaj i wielkość cząsteczek detrytusu zmienia się razem z rozmiarami potoku i zależy bezpośrednio od roślinności porastającej jego brzegi. Ilość materii alochtonicznej w wodzie i na dnie potoku górskiego może podlegać dużym zmianom sezonowym, będącym efektem chwilowego, obfitego „zastrzyku” detrytusu w postaci fragmentów roślin lub nie zmieniać się dzięki mniejszemu, ale stabilnemu jego dopływowi. W przypadku potoków wysokogórskich i górskich istnieje istotna zależność w/w dynamiki od wysokości względnej, a tym samym od warunków klimatycznych i piętra roślinnego, przez które przepływa potok.

2.1. Potoki alpejskie

Określenie „potoki alpejskie” może mieć dwa całkiem różne znaczenia. Może oznaczać wszystkie potoki płynące w Alpach. Jednak często używane jest też w odniesieniu do potoków wysokogórskich, płynących powyżej górnej granicy lasu, tzn. w piętrze łąki alpejskiej (alpine meadow) niezależnie od położenia geograficznego na świecie. Strefa ta występuje na wszystkich kontynentach i jej położenie waha się od wysokości blisko poziomu morza w górach położonych na szerokości geograficznej 70-80°S (Antarktyda) do około 4000 m n.p.m. w górach rejonów tropikalnych i subtropikalnych (Ryc. 3) (Körner 1999).

Piętro alpejskie jest jednym z najbardziej skrajnych środowisk na Ziemi z powodu panujących tam surowych warunków klimatycznych, charakterystycznych dla dużych wysokości. Nieprzychylny klimat wpływa bezpośrednio na potoki alpejskie poprzez niską temperaturę, silny wiatr, obecność lodu i śniegu lub pośrednio poprzez hamowanie rozwoju roślinności nadbrzeżnej w czasie 4-5 miesięcy płynięcia wody, co powoduje, że potoki te różnią się znacznie od potoków położonych na niższych wysokościach (Ward 1994, Milner i Petts 1994). W piętrze alpejskim pokrywa glebowa w zlewni tych potoków jest uboga i podatna na erozję, co dodatkowo nie sprzyja rozwojowi roślinności.



Ryc. 3. Położenie strefy alpejskiej (zaznaczonej na czarno) na różnych szerokościach geograficznych (wg Körner 1999, zmodyfikowane).

Fig. 3. Position of the alpine zone (marked in black) across latitude (according to Körner 1999, modified).

Funkcjonowanie ekosystemów potoków wysokogórskich położonych powyżej górnej granicy lasu badano głównie w Alpach. Kompleksowe analizy zarówno fauny bentosowej, jak i alochtonicznej oraz autochtonicznej materii organicznej w potokach wysokogórskich innych rejonów świata są nieliczne. Wykonywane były one między innymi w Stanach Zjednoczonych A.P. w górach stanów Kolorado i Idaho (Short i Ward 1981, Short i in. 1980, Minshall i in. 1982) i dotyczyły przede wszystkim rozmieszczenia makrobezkręgowców bentosowych wzdłuż gradientu wysokości (m.in. Ward 1986). Analizy dotyczące zawartości materii organicznej w potokach wysokogórskich USA są fragmentaryczne, w przeciwieństwie do kompleksowych, obszernych badań wykonanych tam w potokach górskich położonych w piętrze regla.

Przepływ wody w potokach alpejskich jest turbulentny, woda dobrze natleniona. W piętrze alpejskim, powyżej górnej granicy lasu, występują trzy typy potoków różniące się źródłami zasilania ich w wodę. Są to potoki typu kryal (proglacjalne), krenal i ritral (proniwalne) (Steffan 1971, Ward 1994, Klimaszewski 1996). Nazwy te wprowadził Steffan (1971) dla określenia potoków, w których występowały charakterystycznie zespoły fauny dennej.

Potoki typu **kryal** (*sensu* proglacjalne) zasilane są wodą z topniejących lodowców i charakteryzują się niską temperaturą wody (max. do 4°C) oraz dużymi dobowymi wahaniami jej poziomu w lecie. W okresie topnienia lodowca woda tych potoków jest bardzo mętna ze względu na zawieszone w niej drobnoziarniste cząsteczki mineralne. Dno takiego potoku i warunki siedliskowe mogą być bardzo różnorodne (Milner i Petts 1994). Okres płynięcia potoków typu kryal wynosi 3-4 miesiące; występują w wysokich górach, np. Alpach, jak i na Antarktydzie.

Potoki typu **krenal** to potoki zasilane głównie przez źródła, dzięki czemu woda płynie w nich stale przez cały rok. Ich woda jest przezroczysta, a dobowe wielkości przepływów są prawie niezmiennie. Potoki takie występują na różnych wysokościach, ich wody charakteryzują się stałymi warunkami chemicznymi, hydrologicznymi i temperaturowymi w ciągu roku. Temperatura wody blisko wypływu ze źródła waha się w ciągu roku jedynie o 1-2°C.

Potoki typu **ritral** (*sensu* proniwalne) są zasilane w ciągu roku wodą opadową lub sezonowo z topniejących śniegów; należą tu także potoki wypływające z jezior wysokogórskich (Ward 1994). Zakres wahań temperatury wody w potokach typu ritral jest

Tabela 3. Cechy potoków wysokogórskich typu kryal, krenal i ritral, wg Ward (1994).

Table 3. Features of high mountain stream types: kryal, krenal and ritral, according to Ward (1994).

	Ilość stopnio-dni Annual degree days	Roczny zakres temperatury Annual range of temperature (°C)	Przezroczystość wody Water transparency	Wahania przepływu wody Flow regime
Kryal	<500	0-4	mętna	wahania dobowe
Krenal	>1000	<0-≤8	przezroczysta	stałe
Ritral	50-1000	0-10	przezroczysta, oprócz okresu topnienia śniegów ok. 1,5 miesiąca	wahania sezonowe

szerszy niż w potokach typu kryal czy krenal – w lecie wynosi on od 5 do 10°C. Poziom wody i jej przepływ w korytach tych potoków jest uzależniony od długości okresu i stopnia nasilenia topnienia śniegów.

Potoki typu ritral i krenal różnią się od tych typu kryal, tym że nie występuje w nich ani wyraźna dobową fluktuacja przepływu ani duże zmętnienie wody. W tabeli 3 podano główne cechy tych trzech typów potoków. W krajobrazie wysokogórskim spotyka się mozaikę wszystkich typów potoków. Zasadlają je odmienne zespoły bezkręgowców (Ward 1994).

Potoki 1. rzędowe, o wielkości przepływu ok. kilku litrów na sekundę, płynące powyżej górnej granicy lasu, mogą zamarzać całkowicie w okresie zimy, podobnie jak potoki wypływające z jezior wysokogórskich. Potoki 2. i 3. rzędowe, o wielkości przepływu ponad 50 litrów na sekundę nie zamarzają w czasie zimy; utrzymuje się w nich niewielki przepływ wody pod śniegiem lub lodem. Niektóre górne odcinki tych potoków wysychają w okresie lata.

2.2. Potoki w Alpach badane przez autorkę

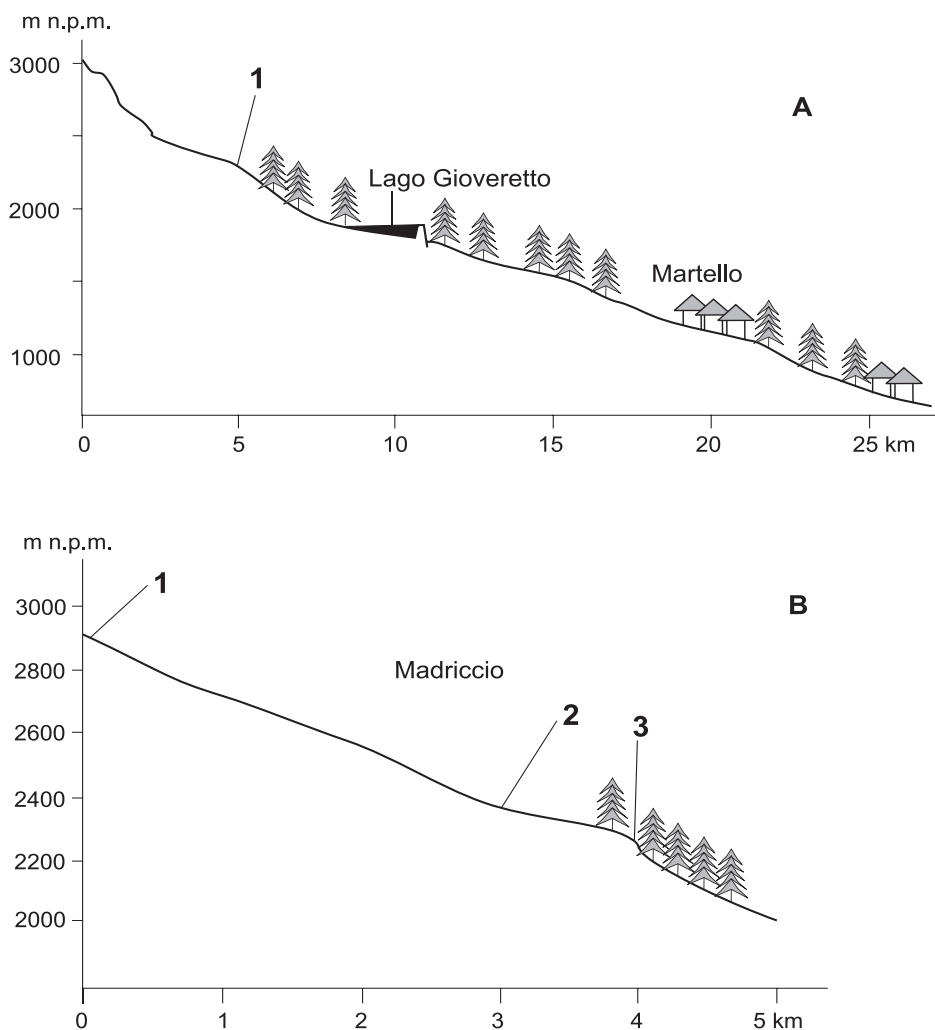
W latach 1985-1995 Krakowski Oddział Polskiego Towarzystwa Nauk o Ziemi organizował w okresie letnim interdyscyplinarne wyprawy naukowe do Parco Nazionale dello Stelvio w Południowym Tyrolu, celem których było opracowanie ekologii płynących tam potoków (m.in. Krzemień 1991a, 1999, Kownacki 1991, 1994). W sierpniu 1992, w ramach tych wypraw, autorka prowadziła ilościowe badania alochtonicznej materii osadzonej na dnie i unoszonej w wodzie dwóch 1. rzędowych potoków wysokogórskich położonych w Masywie Ortles-Cevedale w Centralnych Alpach Włoskich. Były to: proglacjalny potok Plima (Ryc. 4 A) oraz jego dopływ proniwalny Madriccio (Ryc. 4 B),

Tabela 4. Parametry morfometryczne dwóch potoków alpejskich badanych w sierpniu 1992 roku; st. – stanowisko.

Table 4. Morphometry of two alpine streams studied in August 1992, st. – sampling station.

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Typ potoku Stream type	Spadek Slope (%)	Przezro- czystość Transpare- ncy	Typ dna Bottom type	Średni przepływ Mean discharge (m ³ s ⁻¹)	Prędkość przepływu wody Water velocity (m s ⁻¹)	Piętro roślinne Vegetation belt
Plima	2300	kryal	¹ 7	niska	żwir, kamienie	¹ 3,2	¹ 1,7	regiel górny
Madriccio st. 1	2800	krenal	¹ 17	wysoka	kamienie	² 0,06	² 0,3	łąka alpejska
Madriccio st. 2	2500	krenal	¹ 7	wysoka	kamienie	² 0,17	² 0,9	łąka alpejska
Madriccio st. 3	2200	krenal	¹ 32	wysoka	kamienie, głazy	² 0,18	² 0,5	regiel górny

¹Krzemień (1991a, b, Krzemień 1999), ²Galas (mat. niepubl.)



Ryc. 4. A. Profil podłużny potoku Plima, 1 – stanowisko badawcze, B. Profil podłużny potoku Madriccio, 1, 2, 3 – stanowiska badawcze.

Fig.4. A. Vertical profile of the Plima stream, 1 – sampling station. 4. B. Vertical profile of the Madriccio stream, 1, 2, 3 – sampling stations.

zasilany wodą z topniejących płatów śniegu i źródeł. Oba potoki płyną w dolinie Val Martello, a ich koryta należą do typu koryt wyciętych w dolinie glacialnej – w pokrywach morenowych z dużymi blokami (Krzemień 1991a). Zlewnia potoku Plima zajmuje powierzchnię 162,2 km², a potoku Madriccio 7,6 km². Reżim hydrologiczny potoku Plima jest typowy dla potoków proglacialnych. Średnie miesięczne przepływy wyraźnie wzrastają od maja do lipca-sierpnia, a następnie maleją do października i utrzymują się na bardzo niskim poziomie do maja. W potoku Madriccio reżim hydrologiczny jest typowy dla potoków pronivalnych (Krzemień 1991a, 1999).

Badania zawartości materii organicznej osadzonej na dnie i unoszonej w wodzie potoku Plima prowadzono na jednym stanowisku w górnej części regła górnego, a w potoku Madriccio na 3 stanowiskach: 1 i 2 położonych w piętrze alpejskim oraz stanowisku 3 położonym w strefie regła górnego (Tab. 4).

2.3. Potoki tatrzańskie

Długość potoków Tatr Zachodnich nie przekracza 14 km, a w Tatrach Wysokich 9 km. W tych ostatnich większość bierze początek z jezior glacialnych, położonych powyżej górnej granicy lasu. Są to potoki typu ritral, zbierające szybko spływające wody opadowe i roztopowe, które w swoim biegu są dodatkowo zasilane wodami ze źródeł. Szerokość potoków tatrzańskich nie przekracza 15 m, a głębokość wynosi średnio 50 cm.

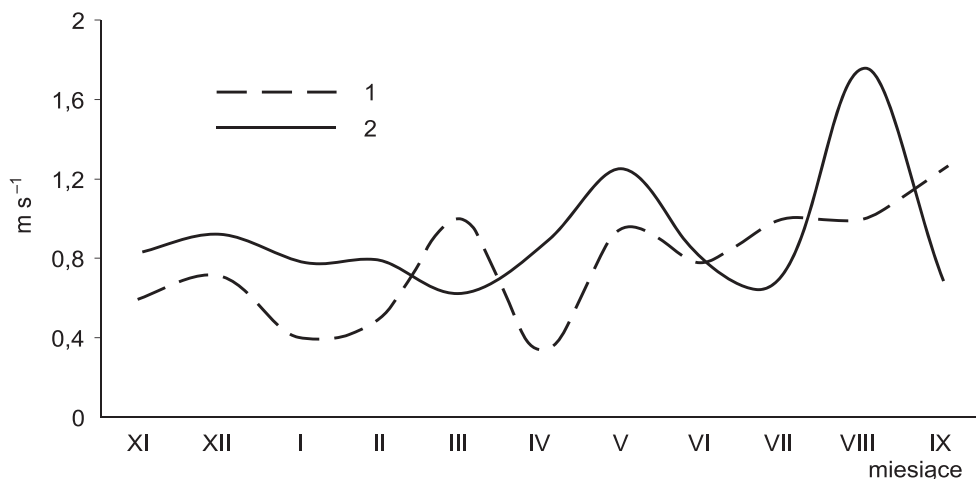
Tabela 5. Parametry morfometryczne badanych potoków tatrzańskich, ŁA – łąki alpejskie, K – piętro kosówki, RG – piętro regła górnego, RD – piętro regła dolnego.

Table 5. Morphometric parameters of the studied Tatra streams; ŁA – alpine meadows, K – dwarf pine belt, RG – upper montane belt, RD – lower montane belt.

Potok Stream	Długość Length (km)	Wysokość (m n.p.m.) Altitude (m)	Średnie nachylenie Mean gradient (%)	Szerokość Width (m)	Średni przepływ Mean discharge (m ³ sec ⁻¹)	Dominujące gatunki roślin w zlewni Dominant plant species in the catchment
Wypływający z Zadniego Stawu (ŁA)	0,1	1852-1784	20-35	1,0-2,0		<i>Juneus trifidus</i> <i>Oreochloa disticha</i>
Sucha Woda ¹ (K)	5,0	1560-1540	8-21	2,0-4,0		<i>Pinus mugo</i> , <i>Sorbus aucuparia</i>
Sucha Woda ¹ (RG)	10,0	1460-1330	6,6-10	4,5-6,5	0,35-0,65	<i>Picea abies</i>
Białe ² (RG/RD)	4,6	1375-915	19	2,5-4,0	³ 1,2	<i>Picea abies</i>
Kościeliski ² (RD)	10,9	1317-878	4	3,0-5,0	1,61	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i>
Bystra Woda ² (RD)	7,3	1220-813	5,6	2,5-5,0	1,15	<i>Picea abies</i>

¹Wit-Józwick (1974), ²Wit i Ziemońska (1960), ³Kaszowski (1973)

Charakterystyczną cechą potoków tatrzańskich są ich bardzo duże spadki, na ogół przekraczające 10%, w strefie regła 15%, a w strefie alpejskiej nawet 35%. Największe spadki mają dopływy głównych potoków tatrzańskich. Spadek potoku Sucha Woda, wypływającego z Czarnego Stawu wynosi powyżej 20%, podczas gdy w piętrze regła tylko ok. 7% (Tab. 5). Potoki tatrzańskie płyną z dużą prędkością zależnie od stopnia nachylenia terenu, wielkości przepływu i średnicy bloków skalnych wyścielających koryto. Na wysokości 1540-1560 m n.p.m., w piętrze kosodrzewiny prędkość przepływu wody w nurcie potoku Sucha Woda waha się od 0,4 do 0,8 m s⁻¹, podczas gdy na wysokości 860-1180 m n.p.m., w piętrze regła dolnego wynosi od 0,8 do 1,6 m s⁻¹ (Ryc. 5, Galas, mat. niepubl.). Prędkość przepływu wód wzrasta z biegiem potoków i na przedpolu Tatr podczas dużych wezbrań może osiągać wartość nawet 5 m s⁻¹ (Łajczak 1996). Charakterystyczną cechą części potoków tatrzańskich jest zjawisko nagłego, zmniejszającego się



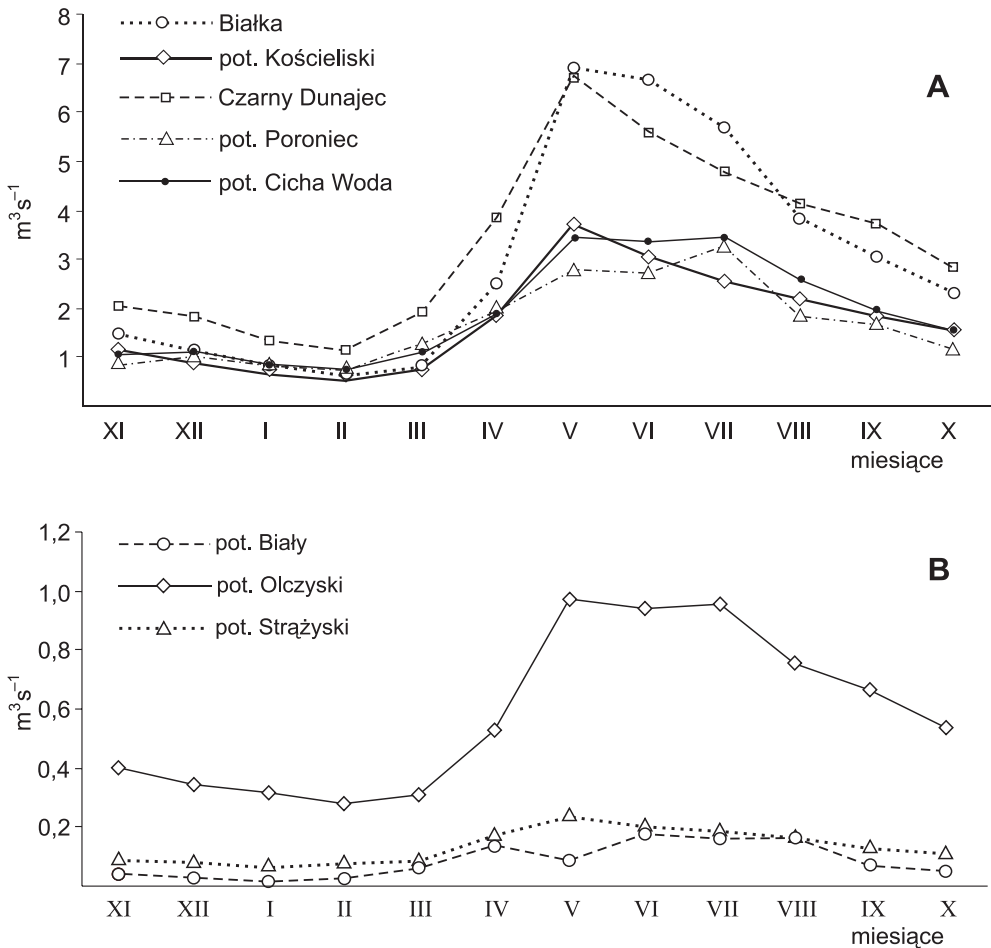
Ryc. 5. Miesięczne zmiany prędkości wody w potoku Sucha Woda w roku 1991/92, 1 – kosówka, 2 – regiel dolny (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 5. Mean monthly values of the flow velocity in the Sucha Woda stream 1991/92, 1 – submontane belt, 2 – lower montane belt (Galas, unpubl.).

przepływu wody aż do jej zaniknięcia pod ziemią, co występuje na pograniczu obszaru krystalicznego i krasu wierzchowego (Kondracki 1978, Pasternak 1971, Klimaszewski 1996). Część wody takiego potoku płynie pod ziemią w tzw. ponorach (np. w dolinie potoku Sucha Woda), by ponownie wypłynąć na powierzchnię w postaci wywierzysk. Zjawisko to nazywane jest w potokach tatrzańskich „gubieniem” wody, a jej ilości są niejednokrotnie bardzo duże, dochodzące do 200 l s^{-1} (Wit-Jóźwikowa i Ziemońska 1962). Takie zmiany wielkości przepływu są najlepiej widoczne w potokach podczas niskich stanów wody, kiedy przez dłuższy czas koryta są zupełnie jej pozbawione. Stan ten ma znaczny wpływ na akumulację alochtonicznej materii organicznej, której „uwolnienie” następuje podczas ponownego zapełnienia się koryta potoku wodą (Rozdział 9).

Dno potoków tatrzańskich jest bardzo różnorodne: w nurcie występują duże głazy i kamienie, zdolne utrzymać się na szybkim prądzie ($150\text{-}190 \text{ cm s}^{-1}$), a występujące obok zastoiska i miejsca o słabym prądzie (kilka cm s^{-1}) (Gieysztor 1961) mają już dno pokryte żwirem i piaskiem, często z cienką warstwą mułu na jego powierzchni. Różnorodność ukształtowania koryta potoku tatrzańskiego odnosi się nie tylko do różnych szybkości prądu, ale także do jego głębokości. Miejsca głębsze, nawet kilkakrotnie głębsze niż liczne kilkucentymetrowe płycizny, nie układają się w żaden przewidywalny sposób, ale mozaikowo (Gieysztor 1961). W potokach górskich o dużym spadku ($>15\%$) obszary gdzie detrytus może gromadzić się na dnie są ograniczone. Składają się na nie jedynie wąskie pasma zastoisk, stanowiące niewielki procent całej powierzchni potoku, powstające przy niskim stanie wody, ale mozaikowy charakter dna z dużymi kamieniami działa również jak pułapka dla większych kawałków detrytus. Cały ten nagromadzony materiał alochtoniczny podlega wymywaniu podczas gwałtownych wezbrań wód w potoku.

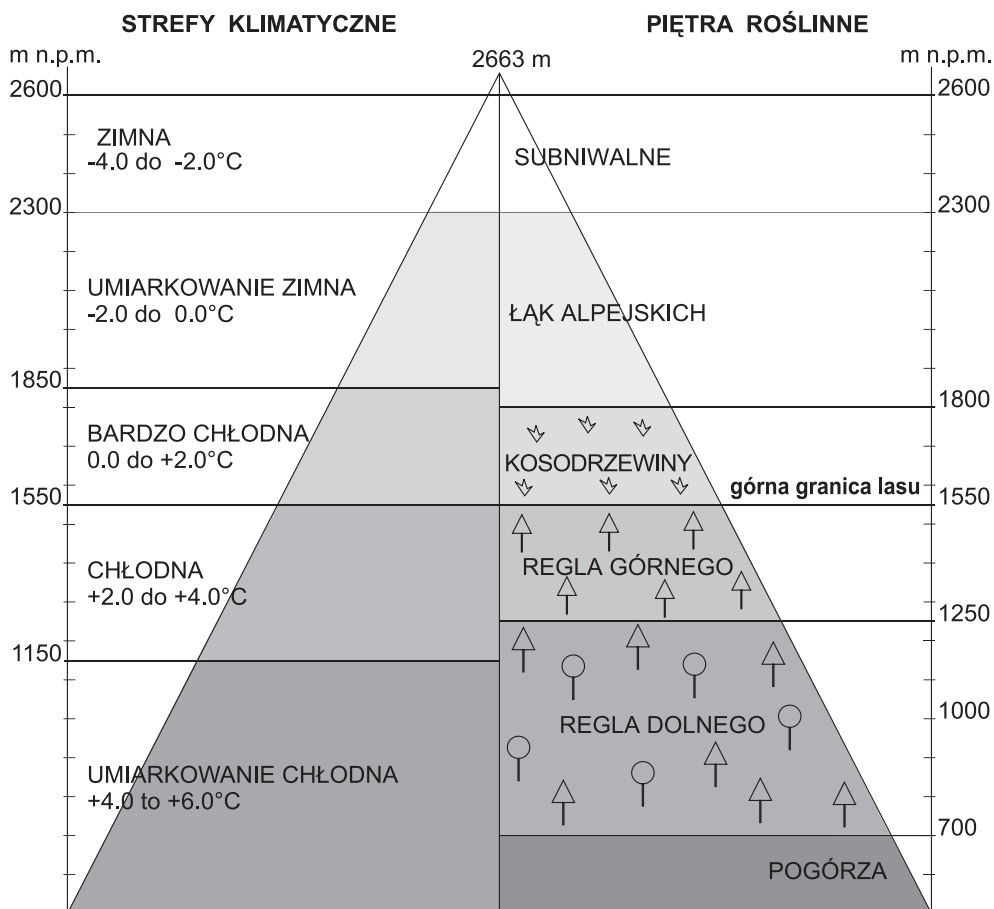
Wody zasilające potoki oraz jeziora tatrzańskie to wody podziemne i wody pochodzące z topnienia wieloletnich płatów śnieżnych, które występują cały rok, wody roztopowe – do okresu wczesnego lata, jak również wody deszczowe mieszające się z wodami roztopowymi (Łajczak 1996). Sezonowy rozkład zasilania tymi wodami jest różny. Najistotniejszy udział w odnawianiu zasobów wodnych Tatr mają wody deszczowe. Największa ilość ulewnych deszczy, powodujących wezbrania i wysokie stany wody przypada na okres od czerwca do sierpnia, rzadziej zdarzają się one w kwietniu i maju. W okresie wczesnej jesieni i w zimie obserwowane są znaczne obniżenia poziomu wód, spowodowane małym zasilaniem deszczowym. Topnienie śniegu powoduje przybór wód utrzymujący się przez maj oraz niekiedy czerwiec



Ryc. 6. Średnie miesięczne wielkości przepływów wody w: A – większych potokach tatrzańskich (Łajczak i Soja 1997), B – w Potoku Białym (Kaszowski 1973) oraz Olczyskim i Strążyskim (Łajczak i Soja 1997).

Fig. 6. Mean monthly values of water discharge in: A – bigger Tatra streams (Łajczak and Soja 1997), B – in the Biały stream (Kaszowski 1973), Strążyski and Olczyski streams (Łajczak and Soja 1997).

(Gieysztor 1961). Podobnie jak stany wód, bardzo zróżnicowane są również przepływy w potokach i wynoszą od kilku litrów w dopływach do kilku m^3 na sekundę w ich ujściowych odcinkach w dolinach głównych. Wielkość przepływu jest zmienna w ciągu roku, jak i wzdłuż biegu cieku. Dla mniejszych potoków wypływających z Tatr wielkość przepływu wynosi do $0,1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Potok Biały) (Ryc. 6 B), a w przypadku większych osiąga przeciętnie około $1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Potok Kościeliski i Bystra Woda) (Wit i Ziemońska 1960). Jedyne pomiary przepływów wody w niektórych potokach tatrzańskich były prowadzone przez IMGW w latach 1971-1990 na wysokości Zakopanego, w miejscu umieszczenia wodowskazów. Średnie roczne wartości przepływów ($\text{m}^3 \text{ s}^{-1}$) w tych potokach wynoszą: Strażyski 0,13, Olczyski 0,58, Kościeliski 1,73, Cicha Woda 1,94, Białka 3,0, Poroniec 1,68, Czarny Dunajec 3,35 (Łajczak i Soja 1997). Średnie miesięczne wartości przepływów w ciągu roku w tych potokach zostały przedstawione na rycinie 6.



Ryc. 7. Piętra klimatyczne i wegetacyjne w Tatrach, Kawecka (w druku), zmodyfikowane.

Fig. 7. Climatic zones and vegetation belts in Tatra Mts, Kawecka (in press), modified.

Tabela 6. Roczne wahania temperatury wody w potokach tatrzańskich płynących w różnych piętrach wegetacyjnych.

Table 6. Annual variations of water temperature in the Tatra streams flowing through various vegetation belts.

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Piętro roślinne Vegetation belt	Badany okres Studied period	Temperatura Temperature (°C)
Wypływający z Zadniego Stawu	1850-1784	łąka alpejska	¹ V–IX 1994	0,2-4,5
Sucha Woda	1560-1540	kosówka	² IX 1990–VIII 1991	0,4-5,0
Sucha Woda	1460-1330	regiel górny	² IX 1990–VIII 1991 ³ V–XI 1993	0,1-5,5
Bystra Woda	1050	regiel dolny	⁴ IV, VI, VIII, X 2002	4,5-6,5
Kościeliski	1020	regiel dolny	⁵ VI, IX, XII 1995 III 1996	3,4-7,2
Biały	980-930	regiel dolny	⁶ III, V, VIII, X 1998	1,1-10,4

^{1,4}Galas (mat. niepubl.), ²Galas (1993), ³Kownacki i in. (1997), ⁵Galas i Dumnicka (1998), ⁶Galas i Dumnicka (2003)

W Tatrach występuje pięć pięter klimatycznych: zimne, umiarkowanie zimne, bardzo chłodne, chłodne i umiarkowanie chłodne, których średnia temperatura wynosi od -2 do 6°C (Hess 1965, Kawecka w druku) (Ryc. 7). Zmiany temperatury powietrza w latach 2001-2003 w piętrze bardzo chłodnym, na wysokości 1784 m n.p.m., zostały przedstawione na rycinie 8. Średnie miesięczne temperatury wahały się od -12,8 do 11,7°C podczas gdy średnia roczna temperatura wynosiła 2,4°C (Galas, mat. niepubl.). W potokach tatrzańskich wody są zimne (0,5-10°C), wykazując niewielkie różnice temperatur zarówno dobowych, jak i rocznych; wahania dobowe dochodzą do 4°C. W lecie nagrzewają się do 10°C, a w zimie oziębiają do 0,1-2,0°C (Tab. 6). W okresie występowania temperatur poniżej 0°C potoki pokryte są pokrywą śnieżną lub lodową (Wit-Jóźwikowa i Ziemońska 1962). Małe, 1. rzę-

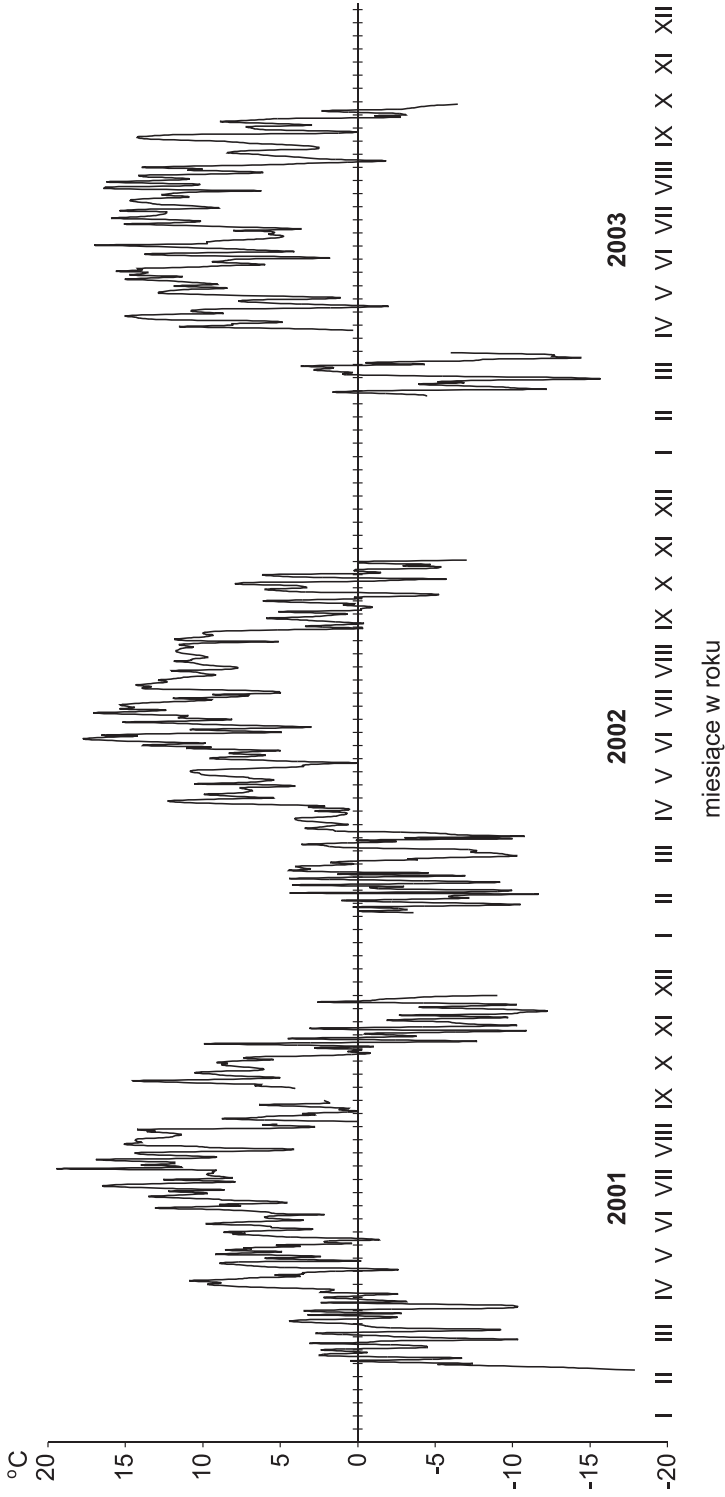
Tabela 7. Charakterystyka chemiczna badanych potoków tatrzańskich; ŁA – łąka alpejska, K – piętro kosówki, RG – piętro regła górnego, RD – piętro regła dolnego.

Table 7. Chemical characteristics of the studied Tatra streams; ŁA – alpine meadow, K – dwarf pine belt, RG – upper montane belt, RD – lower montane belt.

Potok Stream	pH	O ₂ (%)	Ca (mg l ⁻¹)	Przewodność właściwa Conductivity (µS 20°C)	Typ podłoża potoku ⁵ Type of stream substratum
Sucha Woda ¹ (ŁA)	5,3-6,4	79-85	2,4-4,4	16-19	krystaliczny
Sucha Woda ¹ (K)	6,0-6,5	82-89	2,6-4,9	18-96	krystaliczny
Sucha Woda ¹ (RD)	6,3-6,8	84-93	3,3-8,6	21-69	mieszany
Biały ² (R)	8,2-8,5	85-90	28,6-34,7	249-283	osadowy
Bystra Woda ³ (R)	6,7-8,4	89-114	15,0-18,0	98-211	osadowy
Kościeliski ⁴ (SR)	7,6	88-136	11,4-26,6	83-202	osadowy

¹Kownacki i in. (1993), ²Galas i Dumnicka (2003), ³Galas (mat. niepubl.), ⁴Galas i Dumnicka (1998), ⁵Oleksynowa (1970)

Ryc. 8. Dzinne zmiany temperatury powietrza w ciagu 2001, 2002 i 2003 roku, dane z automatycznej stacji meteorologicznej na Hali Gąsienicowej (Galas, mat. niepubl.).
Fig. 8. Mean air temperatures measured at the Hala Gąsienicowa Valley during 2001, 2002 and 2003, data from automatic weather station (Galas unpubl.).



dowe ciekły są zamrożone do dna, w większych potokach pokrywa lodowa tworzy się przy brzegach, a ich środek jest wolny od lodu, gdyż zamarzaniu przeciwdziała silny prąd.

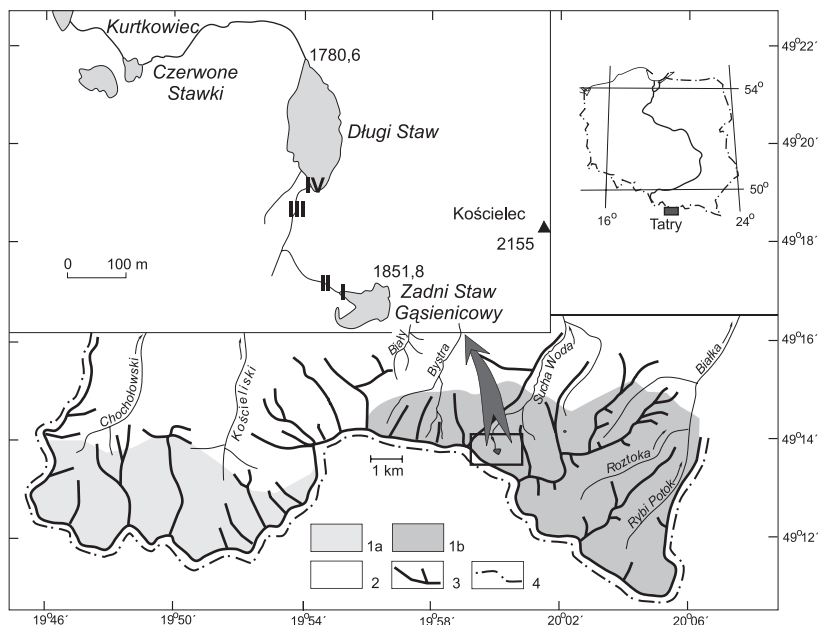
Tatry (Centralne Karpaty Zachodnie) są górami o typowo wykształconej rzeźbie lodowcowej z licznymi jeziorami cyrkowymi i wodospadami (Kondracki 1978). Trzon Tatr Wysokich (max. wysokość 2499 m n.p.m.) zbudowany jest prawie wyłącznie ze skał krystalicznych (granitu). Tatry Zachodnie są niższe (max. wysokość 2175 m n.p.m.), zbudowane w części południowej głównie ze skał metamorficznych: mniej odpornych na wietrzenie gnejsów i łupków krystalicznych, natomiast w części północnej ze skał wapiennych, triasowych i jurajsko-kredowych. W skałach wapiennych i dolomitowych rozwinęły się zjawiska i formy krasowe. Szeroki pas pogórza zwany Tatrami Reglowymi, zbudowany jest z mniej odpornych skał głównie węglanowych (Klimaszewski 1996).

Zróźnicowanie właściwości fizyczno-chemicznych i morfologii podłoża obu części Tatr Polskich znajduje odbicie w składzie chemicznym wód potoków i ich zdolnościach buforowych (Tab. 7) (Bombówna 1968, 1971, Oleksynowa i Komornicki 1996, Paschalski 1963, Galas i Dumnicka 1998, 2003, Kownacki i in. 1993). Wody potoków, których zlewnie są zbudowane ze skał osadowych, mają wyższe przewodnictwo, niż potoków płynących po podłożu granitowym. Wody potoków tatrzańskich przez cały rok są dobrze natlenione, przekraczając nawet 100% nasycenia tlenem (Tab. 7). Stężenie biogenów (mineralnych form azotu i fosforanów) w wyżej położonych potokach tatrzańskich jest bardzo niskie, wzrasta jedynie w odcinkach płynących poniżej schronisk oraz poniżej zamieszkałych osiedli. Zakres stężeń badanych biogenów wynosił: 0,2-1,1 mg NO₃ l⁻¹ oraz 0,01-0,12 mg PO₄ l⁻¹ (Kownacki i in. 1993, Galas i Dumnicka 1998, 2003, Galas, mat. niepubl), przy czym podwyższone wartości azotanów stwierdzano w okresie lata, a fosforanów jesienią.

2.4. Potoki w Tatrach badane przez autorkę

Badane potoki tatrzańskie: bezimienny potok łączący Zadni Staw Gąsienicowy (dalej nazywany Zadni Staw) i Długi Staw Gąsienicowy (dalej nazywany Długi Staw) oraz potok Sucha Woda są położone w Tatrach Wysokich, a potoki Kościeliski, Biały i Bystra Woda znajdują się w Tatrach Zachodnich (Ryc. 9).

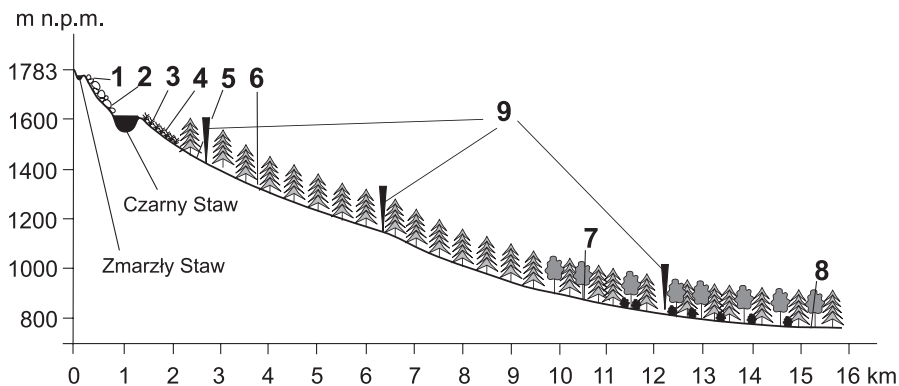
Bezimienny potok wypływa z Zadniego Stawu (1852 m n.p.m.) i wpływa do Długiego Stawu na wysokości 1784 m n.p.m. (Ryc. 9). Badania przeprowadzono na czterech stanowiskach, z których dwa położone były w korycie potoku, a dwa w strefie litoralowej jezior: stanowisko I – w kamienistej strefie litoralowej Zadniego Stawu w pobliżu wypływu, stanowisko II – w potoku 5-15 m poniżej wypływu z Zadniego Stawu, stanowisko III – w potoku 15-30 m powyżej wpływu do Długiego Stawu i stanowisko IV – w kamienistej strefie litoralowej Długiego Stawu w pobliżu wpływu. Badania prowadzono od czerwca do września 1994 (Galas, mat. niepubl.)



Ryc. 9. Rozmieszczenie badanych potoków na obszarze Tatr Polskich 1a – skały metamorficzne, 1b – granitoidy, 2 – wapień, dolomity, piaskowce, 3 – grzbiety górskie, 4 – granica państwa, I-IV – stanowiska badawcze.

Fig. 9. Localization of the studied streams in Polish Tatra 1a – metamorphic rocks, 1b – granitoids, 2 – limestone, dolomites, sandstones, 3 – mountain ranges, 4 – state border, I-IV – sampling stations.

Do badań w potoku Sucha Woda wybrano 8 stanowisk położonych: w strefie alpejskiej (1780-1700 m n.p.m.), kosodrzewiny (1560-1540 m n.p.m.) oraz górnego (1460-1330 m n.p.m.) i dolnego regła (860-775 m n.p.m.). W każdej z wymienionych stref były po dwa stanowiska (Ryc. 10), zaczynając od wypływu ze Zmarzłego Stawu Gąsienicowego (zwanego dalej Zmarzłym Stawem). Badania prowadzono od września 1991 r. do sierpnia 1992 r., co miesiąc (Galas 1993, 1995, 1996, Kownacki i in. 1993). Inne

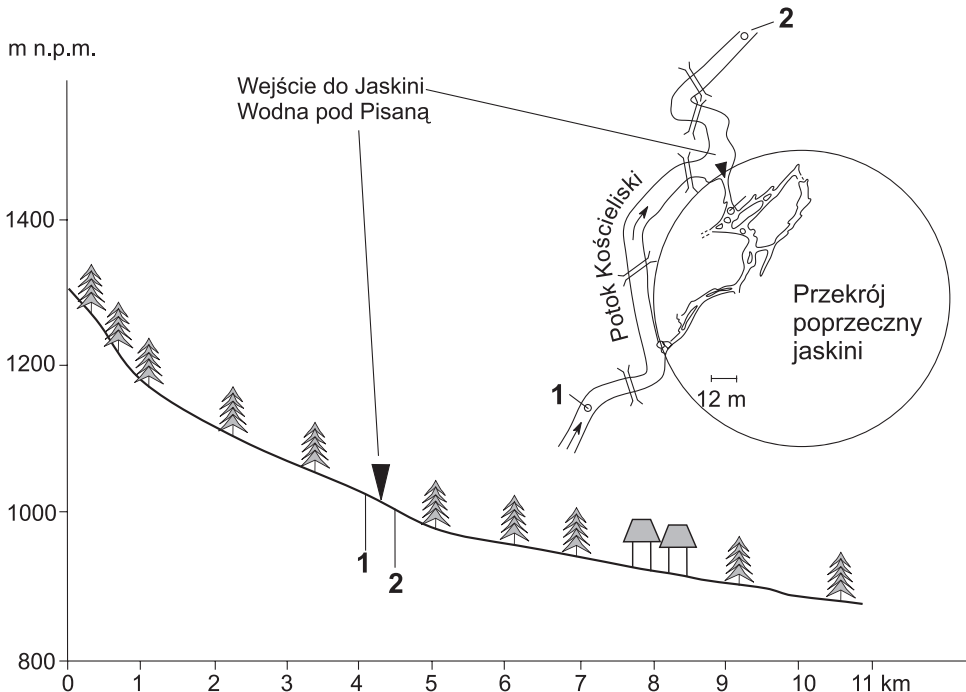


Ryc. 10. Profil podłużny Potoku Sucha Woda 1-8 stanowiska badawcze, 9 – dopływy.

Fig. 10. Longitudinal profile of the Sucha Woda stream 1-8 sampling stations, 9 – tributaries.

badania potoku Sucha Woda poniżej wypływu z Czarnego Stawu Gąsienicowego (zwanego dalej Czarnym Stawem) prowadzono co miesiąc na trzech stanowiskach od maja do listopada 1993 r. (Kownacki i in. 1997).

W Potoku Kościeliskim badania sezonowe przeprowadzono na dwóch stanowiskach na wysokości 1020 i 970 m n.p.m. w 1996 r. (Ryc. 11), a w Potoku Białym na wysokości 1000 i 950 m n.p.m. w 1998 r. (Ryc. 12) (Galas i Dumnicka 1998, 2003, Dumnicka

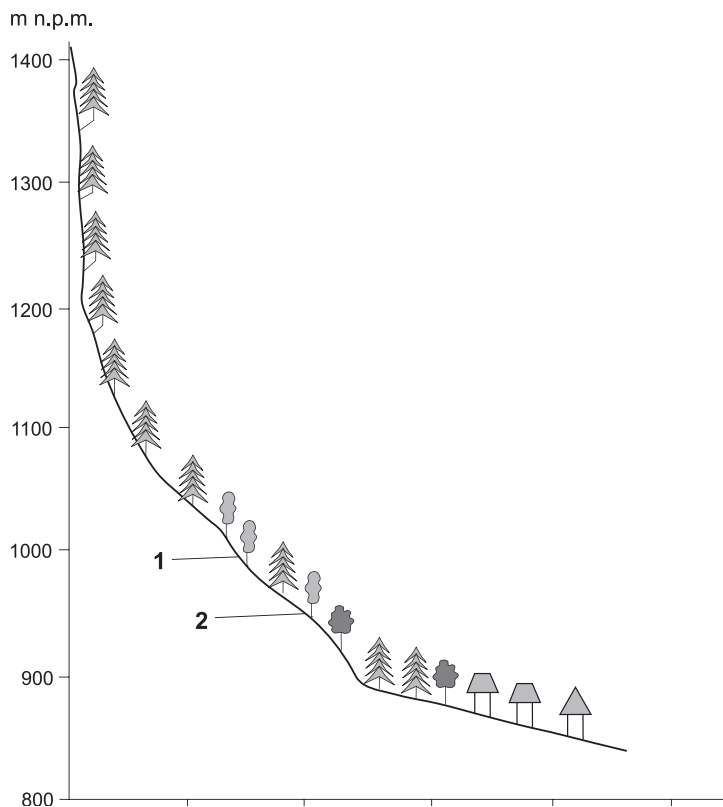


Ryc. 11. Profil podłużny Potoku Kościeliskiego, plan Jaskini Wodnej pod Pisaną oraz przyległego odcinka potoku, 1, 2 – stanowiska badawcze.

Fig. 11. Longitudinal profile of the Kościeliski stream, horizontal plan of Wodna pod Pisaną Cave and adhering part of the stream, 1, 2 – sampling stations.

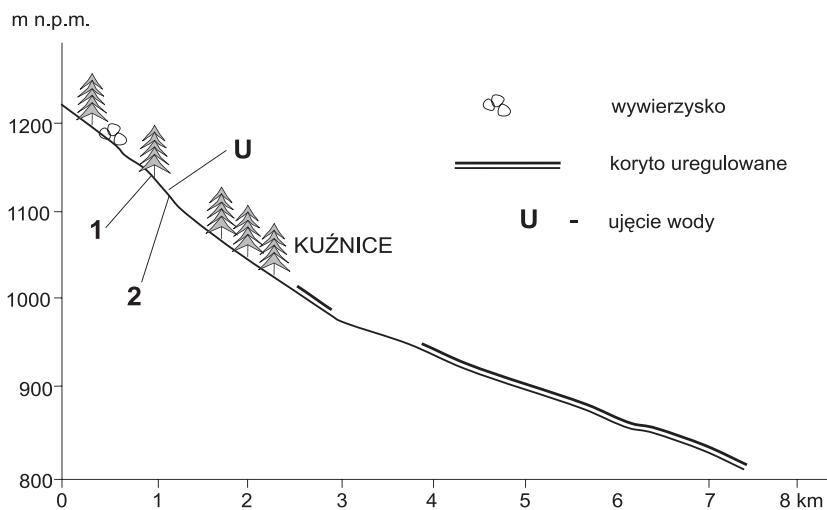
i Galas 1997). Potok Bystra Woda badany był sezonowo na 2 stanowiskach położonych na wysokości pomiędzy 1150 m n.p.m. a 1000 m n.p.m. w 2001 r. (Ryc. 13) (Galas, mat. niepubl.).

Górny bieg potoku Sucha Woda, Potok Kościeliski i Bystra Woda mają stabilne koryta wycięte w dnio żłobu glacialnego (Krzemień 1991b, Mróz 2006). Koryto Potoku Białego jest typu średnio-górskiego, wycięte w litym podłożu skalnym (Kaszowski 1973).



Ryc. 12. Profil podłużny Potoku Białego; 1, 2 – stanowiska badawcze.

Fig. 12. Longitudinal profile of the Biały stream; 1, 2 – sampling stations.



Ryc. 13. Profil podłużny Potoku Bystrego 1, 2 – stanowiska badawcze.

Fig. 13. Longitudinal profile of the Bystry stream 1, 2 – sampling stations.

2.5. Roślinność wzdłuż brzegów potoków

W Alpach strefa łąki alpejskiej położona jest na wysokości powyżej 2300 m n.p.m., gdzie występuje roślinność trawiasta, z pojedynczymi, niskimi, krzewiastymi formami olszy *Alnus* sp. i wierzby *Salix* sp. (Hieber i in. 2002), a także drzew iglastych: modrzewia europejskiego *Larix decidua*, limby *Pinus cembra* i kosówki *P. mugo* (Zah i Uehlinger 2001). W dolinie Val Martello (Alpy Centralne), gdzie płyną badane potoki Plima i Madriccio, szata roślinna ma charakter piętrowy. Piętro reglowe sięga do wysokości 2300 m n.p.m., w dolnej części regła rosną bory świerkowe, a w górnej, subalpejskiej, różaneczniki. W piętrze alpejskim występują głównie niskie murawy (hale), mchy i porosty.

Tatry, jako część Karpat Zachodnich, są głównym obszarem występowania roślinności wysokogórskiej, a różnorodność podłoża skalnego i gleb oraz piętrowość klimatyczna wpływa na zróżnicowanie gatunkowe roślin (Kondracki 1978). Potoki tatrzańskie przepływają przez następujące piętra klimatyczno-roślinne (Mirek 1996):

- piętro subniwalne (turniowe) na wysokości powyżej 2250 m n.p.m., o klimacie zimnym
- alpejskie (halne) na wysokości (1800-2250 m n.p.m.), o klimacie umiarkowanie zimnym
- subalpejskie kosodrzewiny (1550-1800 m n.p.m.), o klimacie bardzo chłodnym
- regła górnego (1200-1550 m n.p.m.), o klimacie chłodnym
- regła dolnego (do 1250 m n.p.m.) o klimacie umiarkowanie chłodnym (Ryc. 7).

Piętro turni, z rozproszonymi niskimi murawami i ziołami wysokogórkimi występuje jedynie w centralnej części Tatr Wysokich (Wit-Józwick 1974). W zlewniach potoków granitowych Tatr Wysokich położonych w piętrze alpejskim występują nagie skały porośnięte skorupiastymi porostami, a niewielkie płyty roślinności występują na piargach granitowych, np. zespół kosmatki brunatnej *Luzuletum spadiceae*, w wywierzykach, np. zespół płonnika północnego *Polytrichetum sexangularis*. W piętrze halnym występują również murawy wysokogórskie, np. zespół situ skuciny i boimki dwurzędowej (*Oreochloa distichae-Juncetum trifidi*), traworośle (*Bupleuro-Calamagrostietum arundinaceae*), ziołorośle *Adenostylion alliariae* oraz borówczyska (*Empetro-Vaccinietum*) (Piękoś-Mirkowa i Mirek 1996). W piętrze kosodrzewiny (subalpejskim), leżącym powyżej górnej granicy lasu, dominują zarośla płożącej się kosodrzewiny tworzące zespół *Pinetum mughi carpaticum*. W Tatrach w piętrze regła górnego rośnie głównie świerk pospolity *Picea abies* (L.) Karst. W domieszce występuje modrzew europejski i limba (Wit-Józwick 1974), a w dolnej części drzewa liściaste, np. jarzębina *Sorbus aucuparia* var. *glabrata* i brzoza karpacka *Betula pubescens* subsp. *carpatica*. W reglu dolnym występuje wapieniolubna jodła pospolita *Abies alba*, buk zwyczajny *Fagus sylvatica* oraz inne drzewa liściaste np. jawor *Acer pseudoplatanus*, a wzdłuż potoków olsza szara *Alnus incana*.

W piętrze reglowym innych gór Europy (Alpy, Apeniny) występują takie same jak w Tatrach gatunki drzew iglastych, tj. świerk *Picea abies* i sosna *Pinus sylvestris*. Na

niższych wysokościach pojawia się brzoza omszona *Betula pubescens* (Skandynawia), buk zwyczajny i dąb *Quercus pubescens* (Alpy, Apeniny), a także wierzba *Salix caprea* i jesion *Fraxinus excelsior* (Alpy Wschodnie). W zlewni 2. rzędowego potoku Oberer Seebach (Austria), badanego na wysokości ok. 600 m n.p.m., występuje las mieszany z przewagą drzew liściastych: jesionów i buków zwyczajnych.

Lasy reglowe Ameryki Północnej to głównie lasy mieszane z przewagą drzew iglastych, gdzie dominuje sosna wejmutka *Pinus strobus*. W zlewni potoków górskich Alaski na wysokości 800-1000 m n.p.m., obok dominujących gatunków należących do tzw. drzew twardych: choiny kanadyjskiej *Tsuga canadensis*, różanecznika olbrzymiego *Rhododendron maximum*, świerka sitkajskiego *Picea sitchensis*, cyprysika nutkajskiego *Callitropsis nootkatensis*, występują także topola kalifornijska *Populus trichocarpa* i olsza amerykańska *Alnus rubra* (Oswood i in. 1995). Gatunki te występują również w południowo-wschodnich Appalachach (D'Angelo i Webster 1991), gdzie rosną również orzeszniki *Carya* sp., dęby i różaneczniki, które bardzo zacieniają potoki (Lugthart i Wallace 1992). Wzdłuż górskich potoków Gór Kaskadowych czy Gór Skalistych w stanie Oregon i Ohio (północno-zachodnie USA) występują bory iglaste, również z gatunkami należącymi do drzew twardych (daglezcja zielona *Pseudotsuga menziesii* i choina kanadyjska *Tsuga canadensis*), charakterystyczne dla suchych, jałowych terenów, tworząc tzw. „mesic forest” (Fisher 1995, Naiman i Sedell 1979a). Lasy takie występują również w Appalachach na obszarze Coweeta Hydrologic Laboratory (CHL) w Północnej Karolinie (środkowo-wschodnie USA), gdzie potoki płyną przez obszar porośnięty w dużym stopniu przez choinę karolińską *Tsuga caroliniana*, tulipanowiec amerykański *Liriodendron tulipifera*, dąb biały *Quercus alba*, dąb czerwony *Q. rubra*, klon czerwony *Acer rubrum*, dereń kwiecisty *Cornus florida* i różanecznik olbrzymi (Cuffney i in. 1990). W Hubbard Brook Experimental Forest (HBEF) w New Hampshire dominują drzewa liściaste, takie jak buk amerykański *Fagus grandifolia* Ehrh., brzoza żółta *Betula alleghaniensis* i klon cukrowy *Acer saccharum*.

3. Materia autochtoniczna w potokach wysokogórskich i górskich

W potokach wysokogórskich i górskich występują liczne zespoły producentów pierwotnych: sinice, glony, mchy i porosty. Dominują glony osiadłe, które są głównym składnikiem peryfitonu. Pokrywa on zanurzone w wodzie kamienie, patyki, a także podłoże drobnoziarniste, które występuje w partiach przybrzeżnych potoków i za dużymi głazami. Powierzchniowa warstwa dna potoku, zarówno kamieni, jak i drobnoziarnistego podłoża, która stanowi mieszaninę skał, minerałów, cząsteczek organicznych oraz bakterii, grzybów i glonów nazywana jest również biofilmem (Marshall 1984). Wszystkie jej składniki łączy polisacharydowa masa wydzielana przez mikroorganizmy. Materia organiczna zawarta w biofilmie wydaje się być ważniejsza jakościowo w porównaniu do np. opadłych liści (Leichtfried 1995). Dzięki procesom metabolicznym zachodzącym aktywnie w biofilmie, staje się on źródłem pokarmu najłatwiej dostępnym dla organizmów bentosowych.

Najważniejszymi czynnikami wpływającymi na ilość glonów w potokach jest temperatura wody i natężenie światła, natomiast innymi parametrami decydującymi o zasiedlaniu podłoża przez glony jest wielkość i prędkość przepływu wody oraz stężenie biogenów w wodzie (Kawecka i Eloranta 1994).

W zależności od typu potoku (kryal, krenal, ritral, w tym wypływ z jeziora), jego położenia nad poziomem morza oraz żyzności wody glony peryfitonowe tworzą charakterystyczne zbiorowiska (Kawecka 1980, 1981, Kawecka i in. 1971, Hieber i in. 2001). Ich skład i struktura w wielu potokach Alp, Tatr i Laponii (Kawecka 1971, Kawecka 1980, Kawecka i Eloranta 1987, Robinson i Kawecka 2005) czy Ameryki Północnej (Vavilova i Lewis 1999, Griffith i Perry 1995, Meegan i Perry 1996) są podobne. Występują tam zarówno odporne na mróz i wysychanie gatunki sinic, jak i zimnolubne gatunki okrzemek o zasięgu północno-alpejskim, które znajdują w potokach górskich dogodne warunki rozwoju.

W wysokogórskich potokach typu kryal szybkie, dobowe zmiany przepływu i mętności wody oraz niestabilne podłoże w okresie maksymalnego topnienia lodowca (wiosna-lato) nie sprzyjają osadzeniu się glonów na ich dnie. Jednak w zimie oraz jesienią wzrasta przezroczystość wody, a przepływ i koryto potoku stają się w miarę stałe. Wówczas rozwijają się obficie zielenice, sinice (*Chamaesiphon* spp.) oraz bardzo nieliczne okrzemki, a przede wszystkim złotowiciowiec *Hydrurus foetidus*. Największe ilości materii osadzonej na dnie w potokach powstających z topniejącego lodowca obserwowane były jesienią, w okresie maksymalnego rozwoju tego gatunku glonu (Robinson i in. 2001). Przystosowany jest on do życia w potokach o szybkim prądzie tworząc krótkie plechy o opływowych, pozbawionych rozgałęzień kształtach, co pozwala mu na bujne rozwijanie się po obu stronach kamieni – zwróconych do prądu, jak i odwróconych od niego (Kawecka i Eloranta 1994). *Hydrurus foetidus* to organizm stenotermiczny i zimnowodny – optimum jego rozwoju występuje w temperaturze 2-12°C, szczególnie dobrze przystosowany jest do życia w potokach wysokogórskich.

Jego masowe występowanie obserwowano w potokach alpejskich jesienią i zimą (Kawecka 1980, Robinson i in. 2001, Schütz i in. 2001, Hieber i in. 2001, Füreder i in. 2003a), a także w wypływach z jezior wysokogórskich (Kawecka 1965, 1980, Hieber i in. 2001, Donath i Robinson 2001).

Zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie w potokach typu kryal (w Alpach) była najniższa (0,2-40 mg m⁻²) w okresie topnienia lodowca w lecie, a maksymalne wartości (80-140 mg m⁻²) osiągnęła ona jesienią, gdy przepływ w potokach był już ustabilizowany, a zawartość azotanów i fosforanów w wodzie podwyższona (Füreder i in. 2001, Robinson i Uehlinger 2002). Występujący wtedy obficie, widoczny gołym okiem *Hydrurus foetidus* może osiągnąć biomasę powyżej 25 g AFDM m⁻². W potokach alpejskich, które nie są całkowicie pokryte lodem i śniegiem biomasę glonów była wysoka, także w okresie zimy. Pod względem zasobów pokarmowych potoki typu kryal w okresie zimy wykazują duże podobieństwo do potoków typu ritral. Wyższa w okresie zimy (w porównaniu do wiosny i jesieni) produktywność peryfitonu wyrażona zwiększoną biomasą i zawartością chlorofilu *a*, występowała w potokach reglowych USA w miejscach dobrze naświetlonych i przy niskim stanie wody (Rounick i Gregory 1981, Gustina i Hoffmann 2000). Zjawisko to obserwowano również w potokach w Nowej Zelandii (Scarsbrook i Townsend 1993).

Większą zawartość chlorofilu *a* stwierdzono w wodzie potoków lodowcowych Alp Centralnych (Austria) w porównaniu do potoków ritral, w których z kolei biofilm zawierał więcej chlorofilu *a* (Tab. 8) ze względu na istotnie mniejsze sezonowe i dobowe wahania poziomu wody, a tym samym dogodniejsze warunki do wytworzenia pokrywającej dno warstwy organicznej (Füreder i in. 2003a).

Tabela 8. Zawartość chlorofilu *a* w potokach alpejskich (Füreder i in. 2003a).

Table 8. Chlorophyll *a* content in alpine streams (Füreder i in. 2003a).

Typ potoku Stream type	Zawartość chlorofilu <i>a</i> Chlorophyll <i>a</i> content	Średnia Mean
Kryal	¹ w wodzie	0,48 µg l ⁻¹
	² w biofilmie	14,5 mg m ⁻²
Ritral	¹ w wodzie	0,09 µg l ⁻¹
	² w biofilmie	58,5 mg m ⁻²

¹średnia z 3 prób, ²średnia z 9 prób; ¹mean from 3 samples, ²mean from 9 samples

Potoki wypływające z jezior wysokogórskich Europy na wysokości strefy alpejskiej, ok. 1550-2750 m n.p.m., płyną przez cały rok lub ulegają okresowemu wysychaniu jesienią czy zamarzaniu w zimie. Przeważającym źródłem pokarmu dla żyjących tam bezkręgowców (głównie Chironomidae) jest materia autochtoniczna pochodząca z glonów bentosowych i mchów wodnych (Ward 1994, Milner i Petts 1994). W zbiorowiskach glonów przeważają sinice skorupiaste z dominującym gatunkiem *Chamosiphon polonicus* (Kawecka i Eloranta 1994). Są to formy wytrzymałe na wysychanie

i niskie temperatury, podobnie jak występująca licznie zielenica *Klebsormidium rivulare*. Okrzemki w potokach wypływających z jezior wysokogórskich są nieliczne i nie odgrywają większej roli. Największa stwierdzona biomasa peryfitonu w takim potoku, w miejscu wypływu, wynosiła powyżej 20 g AFDM m⁻², w porównaniu do tej w potokach kryal i ritral, wynoszącej poniżej 10 g AFDM m⁻² (Hieber i in. 2005) (Tab. 9). Szczególnie wysoka jej wartość była spotykana w wypływach okresowych, 2-5 razy większa od notowanej w wypływach stałych (Donath i Robinson 2001). Jeziora wysokogórskie wpływają stabilizująco na zbiorowiska glonów peryfitonowych w wypływających z nich potokach, co uwidacznia się zwiększonym zróżnicowaniem gatunkowym glonów, jak i mniej wyraźnymi zmianami sezonowymi. W wypływach z jezior wysokogórskich Szwajcarii stwierdzono dominację sinic: *Oscillatoria* spp. i *Phormidium* spp. (Hieber i in. 2001).

Tabela 9. Średnia ilość materii organicznej w peryfitonie różnych potoków alpejskich położonych powyżej górnej granicy lasu w Szwajcarii (Hieber i in. 2005).

Table 9. Mean value of organic matter content in periphyton of different alpine streams situated above the tree line in Switzerland (Hieber i in. 2005).

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Rodzaj potoku Stream type	Biomasa peryfitonu Periphyton biomass (g AFDM m ⁻²)
Steinsee	1934	kryal	7
Tschierva	2100	kryal	6
Steinlimi	2090	kryal	5
Moesa	2300	ritral	4
Güglia	2310	ritral	8
Jörisee	2489	wypływ z jeziora	22
Puoz Minor	2336	wypływ z jeziora	23
Lago Bianco	2076	wypływ z jeziora	21

Sezonowe zmiany zawartości chlorofilu *a* w peryfitonie potoku regłowego, wypływającego z jeziora, wykazały najwyższe wartości w zimie: 34 mg cm⁻² (obfity wzrost *Cladophora*), a najniższe w lecie: 17 mg cm⁻² (Robinson i Burgherr 1999). Wtedy to ilości *Cladophora* były nieznaczne, a głównym czynnikiem hamującym jej wzrost było zacienienie spowodowane przez gęsty „parasol” z liści drzew rosnących wzdłuż potoku.

W Polskich Tatrach, w okresowo wysychającym odcinku potoku Sucha Woda, położonym w strefie alpejskiej, zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie była najmniejsza (2,6-16,2 mg m⁻²), a jego biomasa wahała się jedynie od 1,6 do 4,9 g m² w porównaniu do biomasy peryfitonu w odcinkach płynących przez strefy regla (8,8-29,4 mg m⁻²) (Szarek 1994). Podobnie niską średnią biomasę peryfitonu (2 g m⁻²) stwierdzono w wysokogórskim potoku Hincov w Tatrach Słowackich, na wysokości 1480 m n.p.m. (Šporka i Krno 2003). Ta niska biomasa glonów w potokach wysokogórskich wynika z nieko-

rzystnych warunków: niskiej zawartości biogenów w wodzie, wysychania potoku, jak też długiego okresu jego zalodzenia (Szarek 1994, Kownacki i in. 1993). W wysokogórskim potoku Olo (Alvao Natural Park, Północna Portugalia) na wysokości ok. 1500 m n.p.m. niska wartość biomasy peryfitonu ($1,32 \text{ g m}^{-2}$) była spowodowana dużym zacięciem potoku (Cortes i in. 1995).

W odcinku potoku płynącym w piętrze kosodrzewiny (powyżej 1540 m n.p.m.) glony i mchy rosną obficie, a zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie jest wysoka (Tab. 10). W wypływach z jezior, położonych w tej strefie biomasa glonów jest zróżnicowana i może wynosić około 8 g m^{-2} (Kawecka, mat. niepubl.). W potoku Sucha Woda w strefie regla górnego (ok. 900-1560 m n.p.m.) bujny rozwój glonów oraz mchów powoduje, że zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie w porównaniu do odcinków płynących przez pozostałe piętra roślinne jest największa (Tab. 10). Bombówna (1977) stwierdziła podobnie wysoką biomasa peryfitonu, tj. 30 mg m^{-2} w Rybim Potoku wypływającym z Morskiego Oka na wysokości 1392 m n.p.m., gdzie zawartość chlorofilu *a* w wodzie wynosiła ok. $4,5 \mu\text{g l}^{-1}$. W reglu górnym dominują glony zimnowodne jak *Hydrurus foetidus* i *Homeotrix janthina* oraz *Chamaesiphon polonicus*. W tej strefie potoków bardzo licznie rozwijają się okrzemki takie jak: *Diatoma hiemale*, *Achnanthes minutissima* i inne (Kawecka 1971, Kawecka i Eloranta 1994). W strefie regla dolnego zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie zmniejsza się, szczególnie w tych okresach roku gdy poziom i przepływ wody ulega dużym wahaniom. W rocznych badaniach potoku Hucava, Zachodnie Karpaty (650 m n.p.m.), w strefie regla dolnego, Šporka i Krno (2003) wykazali, że maksymalna biomasa peryfitonu wystąpiła w zimie (9 g AFDM m^{-2}), ulegała istotnemu obniżeniu z jej końcem i utrzymywała się przez pozostałe miesiące roku na poziomie $1-3 \text{ g AFDM m}^{-2}$. Gwałtownie wzrastający poziom wody w czasie długotrwałych opa-

Tabela 10. Materia autochtoniczna w potokach tatrzańskich w zależności od piętra roślinności; bd - brak danych.

Table 10. Zonation of the Polish Tatra streams in respect to autochthonous matter, bd – no data.

	Biomasa peryfitonu Periphyton biomass (g AFDM m ⁻²)	Ilość chlorofilu <i>a</i> w peryfitonie Chlorophyll <i>a</i> content in attached algae (mg m ⁻²)	Ilość chlorofilu <i>a</i> w wodzie Chlorophyll <i>a</i> content in water (μg l ⁻¹)	Dominujące gatunki glonów Dominant algae species
Wypływy z jezior w piętrze alpejskim	¹ 8,0	² 9,4; ³ 13,8	bd	<i>Chamaesiphon polonicus</i> , ² <i>Klebsormidium rivulare</i>
Regiel górny	⁴ 10-30	⁴ 50-150; ⁵ 70-104; ⁶ 30	⁶ 4-5	<i>Hydrurus foetidus</i> , <i>Homeotrix janthina</i> , ² <i>Achnanthes minutissima</i> , ⁷ <i>Diatoma hiemale</i>
Regiel dolny	bd	⁴ 20-50; ⁵ 55; ³ 17-35; ² 34	bd	<i>Diatoma vulgare</i> , <i>Cymbella silesiaca</i> , ⁵ <i>C. affinis</i> , ⁷ <i>Ulothrix zonata</i>

¹Kawecka (mat. niepubl.), ²Kownacki i in. (1997), ³Galas (mat. niepubl.), ⁴Szarek (1994), ⁵Kownacki i in. (1993),

⁶Bombówna (1977), ⁷Kawecka (1971)

dów atmosferycznych, szczególnie od maja do lipca, jest czynnikiem istotnie wpływającym na zmniejszenie się w tym okresie ilości peryfitonu w wielu potokach górskich. Następuje wtedy zdzieranie z kamieni warstwy glonów i mchów, co obserwowano w potoku Sucha Woda w Tatrach Wysokich (Szarek 1994), w potoku Necker (607 m n.p.m., Szwajcaria) (Uehlinger 1991) i w potokach Gór Nadbrzeżnych w Kolumbii Brytyjskiej (Kanada) (Kiffney i in. 2000). Innym parametrem abiotycznym regulującym ilości chlorofilu *a* i biomasy peryfitonu jest ilość światła docierającego do dna potoku w różnych okresach roku, co wykazano w wielu różnorodnych potokach, w tym górskich (m.in. Szarek 1994, Bourassa i Cattaneo 2000). Wzrost glonów i mchów na kamieniach jest ograniczony na całej długości potoku szczególnie zimą, kiedy występują niesprzyjające dla ich rozwoju warunki pogodowe (krótki dzień, duże zachmurzenie oraz opady śniegu) i do dna potoku dociera najmniejsza dawka promieniowania fotosyntetycznie czynnego.

W tabeli 11 podane zostały przykładowe ilości chlorofilu *a* w peryfitonie północno-amerykańskich cieków górskich. Wahają się one od 0,5 do 85 mg m⁻², a nawet mogą osiągać wartość 300 mg m⁻², jak np. w rzece Logan w Górach Skalistych (Kawecka i Eloranta 1994). Przy zwiększającej się szerokości cieków i zmniejszającym się stopniu zacienienia roślinnością nadbrzeżną, zwiększa się biomasa peryfitonu, która w 1. i 2. rzędowych potokach wynosiła 0,4 mg m⁻², a w 5. i 6. rzędowych rzekach osiągała wartość 2,8 mg m⁻², dodatkowo powiększoną o biomasę mchów 4,7 mg m⁻² (Naiman i in. 1987). Powyżej wymienione potoki miały największy stopień zacienienia, a rzeki najmniejszy.

Tabela 11. Zawartość chlorofilu *a* w peryfitonie górskich potokach Ameryki Północnej; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Table 11. Chlorophyll *a* content in periphyton of North America mountain streams; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Potok Stream	Rząd ciek Stream order	Stopień zacienienia potoku Degree of shading	Ilość chlorofilu <i>a</i> Chlorophyll <i>a</i> content (mg m ⁻²)
Devil Club Creek ¹ (Oregon)	1. rzędowy	bardzo duży	0,1-0,5
Potok w CHL ² (Płn. Karolina)	2. rzędowy	duży	0,5-1,6
Camp ³ (Idaho)	2. rzędowy	duży	20
Smiley ³ (Idaho)	4. rzędowy	średni	58

¹Naiman i Sedell (1979b), ²Hall i in. (2000), ³Minshall i in. (1982)

4. Materia alochtoniczna osadzona na dnie potoku (BOM)

Potoki wysokogórskie charakteryzują się dużym zróżnicowaniem zarówno pod względem ilości, jak i jakości detrytusu dostającego się do ich wód, a następnie osadzanego na dnie. Zasobność dna potoku w materię alochtoniczną zależy głównie od ilości i rodzaju roślinności występującej w danym piętrze roślinnym, przez które płynie potok (Rozdział 2.4) (Tab. 12). Może się ona zmieniać nawet na stosunkowo krótkim odcinku, np. średnia roczna ilość BOM mierzona wzdłuż biegu alpejskiego potoku Roseg wynosiła 1,1 g m⁻² w strefie jego źródeł, około 15 g m⁻² pomiędzy 2 a 4 km jego biegu i 34 g m⁻² po przepłynięciu 9 km (Zah i Uehlinger 2001).

Najmniejsze wartości BOM (0,01 g AFDM m⁻²) stwierdzono w potoku lodowcowym na Antarktydzie, w zlewni którego całkowicie brakuje roślinności (Tab. 12) (McKnight i Tate 1997). W potokach wysokogórskich położonych w strefie alpejskiej, ale usytuowanych na dużych wysokościach, np. w Alpach na 2100-2300 m n.p.m., dostają się ze zlewni niewielkie ilości detrytusu (BOM 1,1 g AFDM m⁻²) (Zah i Uehlinger 2001, Uehlinger i in. 2002). Panujące tam warunki klimatyczne nie sprzyjają rozwojowi roślinności wyższej, a w otoczeniu potoków występują nagie skały porośnięte porostami (Ward 1994) oraz skąpo, gatunkami z rodzaju *Saussurea* czy *Saxifraga* (Körner 1999). Jednak na tak dużej wysokości nad poziomem morza, nawet niewielkie ilości materii alochtonicznej, głównie nawiewanej przez wiatr z brzegów, mogą odgrywać pewną rolę w funkcjonowaniu ekosystemu potoku alpejskiego (Teeri i Barrett 1977). Szczególnie istotne jest to wtedy, gdy rozwój glonów jest ograniczany przez niestabilne koryto potoku i mętną wodę w lecie – w okresie topnienia lodowca (Ward 1994).

W potokach typu ritral ilości BOM są większe niż w potokach typu kryal (Hieber i in. 2005), w których głównym źródłem materii organicznej jest lodowiec (Tockner

Tabela 12. Porównanie średniej ilości dennej materii organicznej (BOM) ±SD w potokach płynących w różnych piętrach roślinności na półkuli północnej.

Table 12. The comparison of mean input of benthic organic matter (BOM) ± SD into streams flowing through different vegetation belts on the Northern Hemisphere.

Potok Stream	Typ potoku Stream type	BOM (g AFDM m ⁻²)
Potok antarktyczny ¹	kryal	0,01
Alpejski ² – odcinek początkowy (Szwajcaria)	kryal	1,1
Alpejski ² – piętro subalpejskie (Szwajcaria)	kryal	34
Tundrowy ³ (Alaska)	ritral	62
Tatrzański ⁴ – piętro łąki alpejskiej	ritral	26
Tatrzański ⁵ – piętro regla górnego	ritral i krenal	197±116
Płynące w lesie liściastym ⁶ (USA)		647±289
Płynące w lesie szpilkowym ⁶ (USA)		3444±2446
Płynące w lesie borealnym ⁶ (Kanada)		413±248

¹McKnight i Tate (1997), ²Zah i Uehlinger (2001), ³Cowan i Oswood (1983), ⁴Galas (mat. niepubl.), ⁵Galas (1993), Galas i Dumnicka (1998, 2003), ⁶Jones (1997)

i in. 2002). Magazynuje on eoliczną materię organiczną, którą topniejąc w lecie, dostarcza do potoku. Jednak średnie ilości materii organicznej stwierdzanej na dnie potoków wysokogórskich są bardzo niskie i wynoszą od 1,1 do 7 g AFDM m⁻² (Tab. 13).

Tabela 13. Średnie ilości materii organicznej osadzonej na dnie potoków położonych powyżej górnej granicy lasu; bd – brak danych.

Table 13. The mean values of the bottom organic matter in streams situated above the tree line; bd – no data.

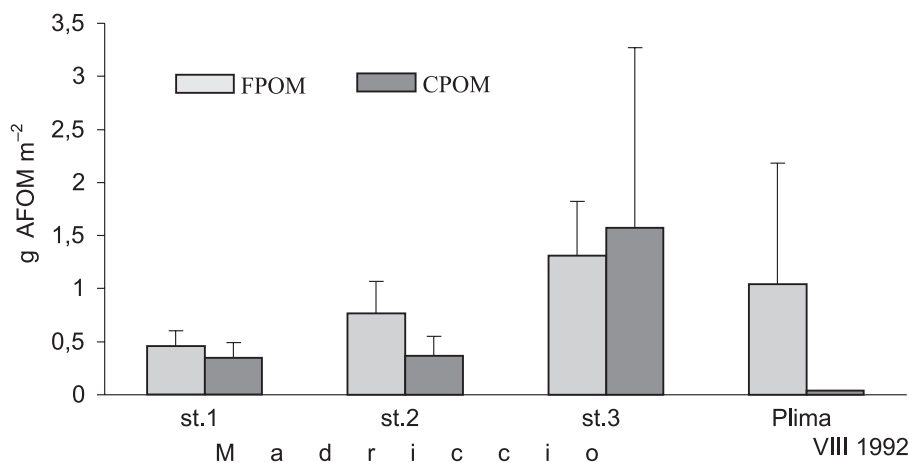
Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Typ potoku Stream type	Nachylenie stoku Gradient (%)	Przepływ Discharge (m ³ s ⁻¹)	BOM (g AFDM m ⁻²)
Roseg ¹ (Szwajcaria)	2050	kryal	4,8	2,76	1,1
Tschierva ² (Szwajcaria)	2100	kryal	4	bd	1,0
Steinlimi ² (Szwajcaria)	2090	kryal	2	bd	2,0
Moesa ² (Szwajcaria)	2300	ritral	16	0,01	7,0
Gügli ² (Szwajcaria)	2310	ritral	10	bd	4,0
Madriccio ³ (Włochy)	2800-2500	krenal	16	0,06	1,95
Plima ³ (Włochy)	2000	kryal	5	3,2	0,67
Potok antarktyczny ⁴ (Antarktyda)		kryal	0,055	0,02	0,01

¹Zah i Uehlinger (2001), ²Hieber i in. (2005), ³Galas (mat. niepubl.), ⁴McKnight i Tate (1997)

W dwóch potokach alpejskich: Madriccio (typu krenal) oraz Plima (typu kryal) badanych przez autorkę, średnie ilości BOM w piętrze alpejskim wynosiły w sierpniu odpowiednio 1,95 i 0,67 g AFDM m² (Galas, mat. niepubl.). Wartości BOM w potoku Plima były podobne jak w innych potokach alpejskich powstających z topniejących lodowców. Były one także bardzo niskie w potoku Madriccio, który jest zasilany przez wody podziemne. W potoku tym, na dwóch górnych stanowiskach położonych w piętrze alpejskim przeważała frakcja FPOM, a jej udział w lodowcowym potoku Plima wynosił aż 99% (Galas, mat. niepubl.) (Ryc. 14).

W potokach tatrzańskich płynących powyżej górnej granicy lasu (1800 m n.p.m.), źródłem materii alochtonicznej mogą być fragmenty roślinności występującej w piętrze alpejskim (na granicy), której głównym składnikiem są trawy i porosty. Ilości BOM osadzonej na dnie potoków w tym piętrze wynosiły jedynie ok. 26 g AFDM m⁻² (Tab. 14) (Galas 1993). Była to jednak wartość znacznie większa w porównaniu do tej stwierdzonej w badanych potokach alpejskich ze względu na zasilanie badanego potoku tatrzańskiego przez materię organiczną wnoszoną z jeziora.

W potoku wysokogórskim w Alpach zawartość materii organicznej osadzonej na dnie, mierzona na wysokości lasu subalpejskiego złożonego z karłowatych modrzewi i kosówki, wzrasta do wartości ok. 34 g AFDM m² (Zah i Uehlinger 2001). Dodatkowe ilości materii alochtonicznej pochodzącej ze zlewni, a mogącej zasilić wody potoku nie są jednak zbyt duże (Connors i Naiman 1984). Średnia zawartość BOM w Alpejskim,



Ryc. 14. Średnie ilości BOM (+SD) frakcji FPOM i CPOM w potoku Madriccio na trzech stanowiskach badawczych (st. 1, st. 2, st. 3) i w potoku Plima w roku 1992.

Fig. 14. Mean values of the BOM (+SD) of FPOM and CPOM fractions in the Madriccio stream at three sampling stations (st. 1, st. 2, st. 3) and in the Plima stream in 1992.

lodowcowym potoku Roseg, płynącym w piętrze z subalpejskim lasem, była o wiele mniejsza w porównaniu do tej w potoku górskim płynącym przez las iglasty Ameryki Północnej (Tab. 12), czy też w potoku płynącym przez las mieszany w Alpach (Weigelhofer i Waringer 1994). Z lasu subalpejskiego może dostawać się do potoku mniejsza ilość detrytus w porównaniu do tej pochodzącej z boru reglowego, złożonego ze znacznie wyższych drzew o dużej masie szpilek, jak i lasu mieszanego.

W Tatrach, w piętrze kosodrzewiny, położonym powyżej górnej granicy lasu tj. od ok. 1550 do 1800 m n.p.m., źródłem detrytus oprócz fragmentów traw i ziół były szpilki, gałązki i szyszki kosówki *Pinus mugo*, a ilości materii organicznej osadzonej na dnie zwiększały się do 136 g AFDM m⁻², głównie w postaci frakcji gruboziarnistej CPOM (Galas 1993).

Tabela 14. Średnie ilości badanych frakcji BOM (g AFDM m⁻²) dwóch potoków tatrzańskich płynących w piętrze łąki alpejskiej (ŁA) i kosówki (K).

Table 14. Mean values of the benthic organic matter (g AFDM m⁻²) in Tatra Mts streams flowing through alpine (ŁA) and dwarf pine belts (K).

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	CPOM	FPOM	CPOM:FPOM	BOM
Wypływający z Zadniego Stawu ¹ (ŁA)	1780	12,8	13	0,9	25,79
Sucha Woda ² (K)	1560	117	46	2,5	136

¹Galas (mat. niepubl.), ²Galas (1993), Kownacki i in. (1997)

Najwięcej badań dotyczących procesów deponowania na dnie alochtonicznej materii organicznej zostało wykonanych w potokach górskich o różnej rzędowości płynących w piętrze regla górnego i dolnego, głównie na półkuli północnej (Ryc. 2). Jednak próby BOM szczególnie trudno pobiera się z potoków górskich o mozaikowym dnie z dużą ilością głazów, kamieni czy żwiru, które różnią się wielkością i kształtem. Dlatego wartości BOM uzyskane przez różnych autorów trudno porównywać ze sobą, gdyż na wyniki zasadniczy wpływ ma metoda poboru.

W 1. i 2. rzędowych górskich potokach Ameryki Północnej, płynących przez zalesione tereny regla dolnego, ilości alochtonicznej materii organicznej wynoszą zazwyczaj od 300 do ok. 1000 g AFDM m² (Tab. 15) (Naiman i Sedell 1979b, Minshall i in. 1982). Na przykład w zlewni 2. rzędowego potoku Bear Brook (USA), gdzie dominują drzewa: buk amerykański, brzoza żółta i klon cukrowy, biomasa liści wynosiła 555 g suchej masy na m⁻² (Fisher i Likens 1973, Findlay i in. 1997). Dla detrytusy o cząsteczkach mniejszych od 10 cm wynosiła ona nawet 1-4 kg suchej masy na m² (Anderson i Sedell 1979), a podczas jesiennego opadania liści wzrastała jeszcze o ok. 30%.

Tabela 15. Średnie zawartości BOM w potokach górskich USA płynących na różnych wysokościach n.p.m.; bd – brak danych.

Table 15. Mean values of BOM in American mountain streams flowing at different altitudes; bd – no data.

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Rzędo- wość Order	Dominujące gatunki roślin Dominant plant species	Szerokość Width (m)	Spadek Gradient (%)	BOM (g AFDM m ⁻²)
Camp Creek ¹ (Idaho)	2522	2	<i>Salix</i> sp., <i>Populus tremuloides</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i>	bd	7,0	607
Little Beaver Creek ² (Kolorado)	2410	3	<i>Salix</i> sp., <i>Alnus tenuifolia</i>	2-10	8,0	165-197
Ball Creek ³ (Pł. Karolina)	1035-1417	1	<i>Rhododendron maximum</i> , <i>Tsuga caroliniana</i>	20-30	28,0	400-1400
Devils Club Creek ⁴ (Oregon)	810	1	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	0,6	24,0	1496
Mac Creek ⁵ (Oregon)	800	3	<i>Pseudotsuga menziesii</i> , <i>Tsuga heterophylla</i>	3,0	13,0	15400
Wilson Hollow ⁶ (Zach. Wirginia)	628	1	<i>Tsuga</i> sp. i gat. liściaste	2,7	8,0	197-2000

¹Minshall i in. (1982), ²Short i Ward (1981), ³Huryn i Wallace (1987), ⁴Naiman i Sedell (1979b), ⁵Naiman i Sedell (1979a), ⁶Angradi (1996)

W potoku, który płynie przez piętro regla górnego, materia organiczna dostarczana jest głównie w postaci szpilek, gałązek czy szyszek tworzących pulę gruboziarnistej materii organicznej (CPOM) i w małych potokach jej ilość może dochodzić do 90% całego detrytusy (Naiman i in. 1987). Materiał ten jest zasadniczym składnikiem wolno rozkładającej się materii organicznej na dnie (m.in. Melilo i in. 1984).

W potokach tatrzańskich płynących w piętrze regla górnego i dolnego, średnie ilości materii organicznej osadzanej na ich dnie były niższe niż w potokach płynących zarówno przez las liściasty (Naiman i Sedell 1979b), jak i iglasty (Tab. 12). W potokach Polskich Tatr w piętrze regla górnego i dolnego frakcja gruboziarnista CPOM stanowi główną pulę BOM (od 50 do 72 %) (Tab. 16).

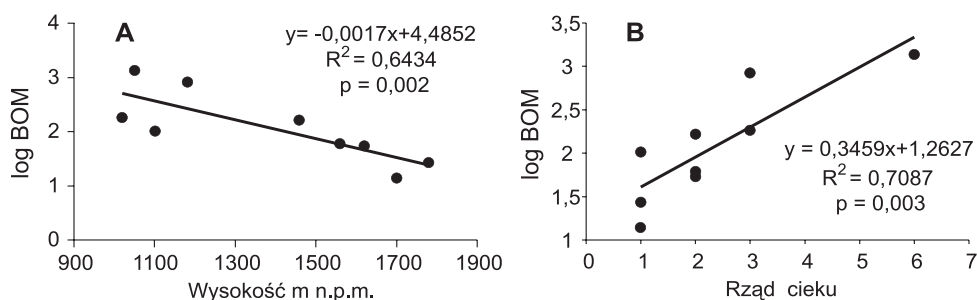
Tabela 16. Średnie ilości BOM (g AFDM m⁻²) w potokach tatrzańskich płynących w piętrze regla górnego i dolnego.

Table 16. Mean values of BOM (g AFDM m⁻²) in Tatra streams flowing through upper and lower montane belt.

Potok Stream	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of the sampling station (m)	CPOM	FPOM	CPOM/ FPOM	BOM
Sucha Woda ¹ (Regiel górny)	1330-1460	117	46	5	163
Sucha Woda ¹ (Regiel dolny)	860-1180	225	173	1,3	398
Biały ² (Regiel dolny)	1100	85	16	5,3	101
Kościeliski ³ (Regiel dolny)	1020	92	90	1,0	182
Bystra Woda ⁴ (Regiel dolny)	1050	98	43	2,3	141

¹Galas (1993), ²Kownacki i in. (1997), ³Galas i Dumnicka (2003), ⁴Galas i Dumnicka (1998), ⁵Galas (mat. niepubl.)

W badanych przez autorkę potokach tatrzańskich ilość materii organicznej na dnie zależała istotnie od wysokości bezwzględnej – im wyżej było położone stanowisko na potoku, tym mniej stwierdzano w nim materii BOM ($r = -0,87$, $p = 0,002$) (Ryc. 15 A). Wraz z wyższym rzędem cieku istotnie wzrastała ilość BOM ($r = 0,86$, $p = 0,003$) (Ryc. 15 B). Ilości BOM w północno-amerykańskich potokach górskich 1. i 2. rzędowych, płynących zarówno przez las iglasty, jak i liściasty, położonych na różnych szerokościach geograficznych, również wykazywały odwrotnie proporcjonalną zależność od wysokości bezwzględnej, jakkolwiek nie była ona istotna statystycznie (Jones 1997).



Ryc. 15. Zależność pomiędzy ilością BOM a wysokością bezwzględną (A) i rzędowością potoku (B) w potokach tatrzańskich.

Fig. 15. Relationship of BOM values versus altitude (A) and stream order (B) in the Tatra streams.

Ilość BOM osadzającej się na dnie potoku wzrasta wraz z jego biegiem i wzrostem jego szerokości i rzędowości, co może być również efektem dopływu materii dostającej się z dopływami bocznymi (Minshall i in. 1982, Stewart i Davies 1990). Wraz ze wzrastającą powierzchnią zlewni potoku zwiększa się depozycja materii alochtonicznej. Udział drewna (dużych fragmentów CPOM >4 cm) w całej puli BOM jest zróżnicowany, niewielki w potokach w USA z obszarów tundry, lasów borealnych i liściastych, a wysoki w potokach reglowych (Jones 1997).

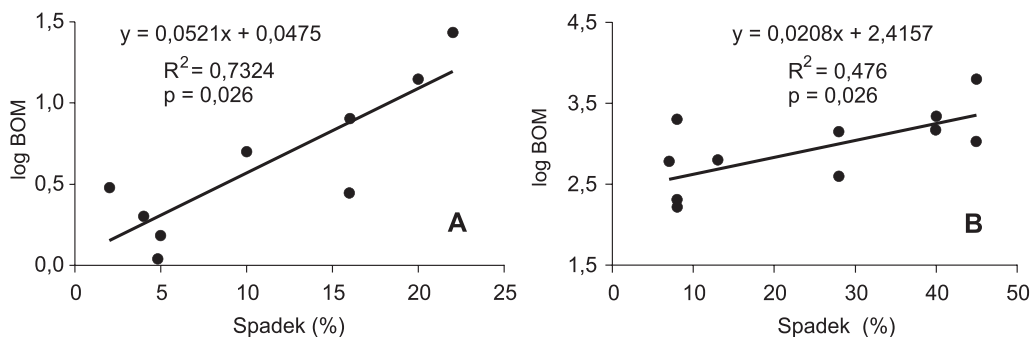
W potokach okresowo wysychających, np. w tatrzańskim potoku Sucha Woda, w czasie suszy na dnie gromadzi się dodatkowa ilość materii (Galas 1993), pochodzącej z detrytusu opadającego na suche koryto potoku, która nie odpływa z wodą (Rozdział 9). Czynnikiem ograniczającym osadzanie się materii organicznej na dnie potoków jest wycinanie nadbrzeżnych drzew (Webster i Waide 1982, Benfield i in. 1991) stosowane w lasach północno-amerykańskich, a zakazane w Tatrzańskim Parku Narodowym.

4.1. Mechanizmy osadzania się detrytusu na dnie potoku

Proces osadzania się detrytusu w różnych typach potoków był przedmiotem zainteresowania wielu badaczy na obu półkulach w ostatnich kilku dekadach. Badano takie czynniki abiotyczne istotnie wpływające na osadzanie się materii organicznej na dnie, jak morfologia dna potoku (Paul i Hall 2002), udział „debris dams” (Bilby i Likens 1980) oraz czynniki hydrologiczne jak przepływ wody (Prochazka i in. 1991, Snaddon i in. 1992, Maridet i in. 1995). Stabilność ekosystemów wodnych opartych na detrytusie, m.in. potoków górskich, szczególnie w piętrach reglowych, zależy zarówno od czynników regulujących jego dostępność, jak i od stopnia jego retencji w potoku (Brookshire i Dwire 2003). Jeżeli materia alochtoniczna jest stale wynoszona z biegiem płynącej wody, wtedy jej wykorzystanie jako źródła energii przez organizmy żyjące na dnie jest minimalne. Zwiększa się ono, gdy dochodzi do spowolnienia procesów wynoszenia materii z wodą potoku i istotnie zależy od mechanizmów, które zatrzymują cząsteczki materii organicznej na dnie (Bilby i Likens 1980, Cummins i in. 1989).

Osadzanie się na dnie materii zależy głównie od występowania struktur zatrzymujących płynącą materię grubocząsteczkową, jak np. wystające głazy, wychodnie skalne i kamienie, gałęzie średniej wielkości (Webster i in. 1994). Działają one jak pułapki, z których dopiero w czasie wysokich stanów wód dochodzi do wymywania osadzonego materiału, unoszonego następnie z biegiem potoku. Płynące po powierzchni wody liście najczęściej osadzają się na dużych kamieniach na dnie potoku, podczas gdy mniejsze kamienie mają zdolność zatrzymywania pomiędzy sobą płynącego w wodzie detrytusu (Raikow i in. 1995). Oba sposoby osadzania CPOM są wystarczające do przeciwstawienia się sile prądu wody. Prawdopodobieństwo osadzenia materii organicznej o różnej wielkości cząstek wzrasta, gdy zwiększa się ilość przeszkód w potoku, a maleje wraz ze zwiększającą się głębokością wody (Webster i in. 1994).

Na zawartość BOM na dnie potoku wpływa także jego spadek (D'Angelo i Webster 1991, Snaddon i in. 1992, Webster i in. 1994). Potoki płynące po bardziej stromych zbo-



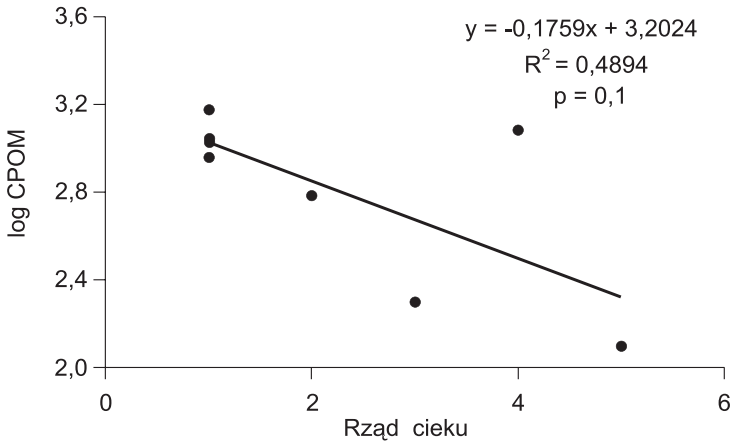
Ryc. 16. Zależności pomiędzy ilością BOM a stopniem nachylenia podłoża w potokach tatrzańskich (A) i górskich USA (B).

Fig. 16. Relationship of BOM value versus gradient in the Tatra streams (A) and mountain American streams (B).

czach akumulują istotnie więcej BOM, a szczególnie CPOM (Jones 1997). Potoki górskie o wysokim spadku (40%) zazwyczaj są małe, a ich dno pokryte jest kamieniami i nawet dużymi głazami o średnicy ok. 1 m, co sprzyjająco wpływa na ilość osadzanej BOM, która wzrasta wraz ze wzrostem szorstkości podłoża (Webster i in. 1994). Dodatnia wartość współczynnika korelacji ($r = 0,73$, $p = 0,026$) (Ryc. 16 A) pomiędzy ilością BOM a wielkością spadku danego potoku została stwierdzona dla potoków alpejskich wymienionych w tabeli 13 i 14, podobnie jak dla potoków reglowych w USA (Jones 1997 i potoki z Tab. 15) ($r = 0,63$, $p = 0,026$) (Ryc. 16 B). Wprost proporcjonalną zależność pomiędzy ilością BOM a spadkiem potoku stwierdzono również dla różnych rodzajów potoków w USA: tundrowych o bardzo małym spadku, płynących przez las liściasty o spadku od 20 do 30%, czy górskich potoków Oregonu o maksymalnym spadku 40% (Jones 1997).

Ilość materii organicznej osadzanej na dnie zależy od szorstkości dna, przebiegu nurtu i kształtu koryta oraz szerokości potoku: osadzanie na dnie większych potoków jest mniejsze niż w potokach małych (Wallace i in. 1982a, Minshall i in. 1983, Naiman i in. 1987). W miarę zwiększania się rzędowości potoku, powiększa się szerokość koryta i w reglu dolnym maleje zacienienie. Zmniejsza się przez to ilość liści wpadających do wody, maleje zatem ilość BOM, szczególnie frakcji CPOM, natomiast zwiększa się ilość frakcji FPOM powstającej pod wpływem mechanicznej fragmentacji i działania bezkręgowców bentosowych. W wysokorzędowych rzekach podgórskich udział frakcji grubocząsteczkowej zmniejsza się nawet ponad 10-krotnie w porównaniu do niskorzędowych potoków górskich (Minshall i in. 1982, Naiman i in. 1987). Ujemną zależność pomiędzy ilością CPOM a rzędowością potoków (od 1. rzędowych do 5. rzędowych) stwierdzono dla górskich cieków w USA (Jones 1997 i potoki z Tab. 15): od potoków o małej szerokości do rzek o szerokości 30 m ($r = -0,52$, $p = 0,1$) (Ryc. 17).

Jeżeli retencja materii alochtonicznej, która dostaje się do potoku jest wysoka, to jej wynoszenie z wodą odbywa się jedynie na niewielką odległość. Dalsze przemieszczanie się jest możliwe tylko w czasie dużych przepływów wody (Prochazka i in. 1991, Snaddon i in. 1992, Wallace i in. 1995). Skuteczne wykorzystanie materii alochtonicz-



Ryc. 17. Zależność pomiędzy ilością CPOM a rzędem cieku w górskich potokach USA.

Fig. 17. Relationship of CPOM value versus stream order in mountain American streams.

nej w potoku przez detrytusożerców jest zatem rezultatem pewnej równowagi pomiędzy dwoma procesami: jej odpływem oraz rozkładem, włączając w to fragmentację do najdrobniejszych cząsteczek. Jednak aby nastąpił istotny rozkład materiału organicznego musi on zostać zdeponowany na dnie potoku. Z drugiej strony, jeżeli materiał jest rozdrobniony na mniejsze cząsteczki to wtedy łatwiej ulega przemieszczaniu się. Małe cząsteczki mogą być unoszone na duże odległości i tym samym bezpowrotnie wynoszone z górnych biegów potoku (Cushing i in. 1993).

Szczegółowe analizy procesu wynoszenia materii organicznej zostały przeprowadzone w wielu potokach górskich Karoliny Północnej (USA), na obszarze Coweeta Hydrologic Laboratory (CHL). Badane tam cieki różnią się między sobą stopniem osadzania CPOM, co silnie wiąże się z ilością dużych kawałków drewna (LWD) na ich dnie (Bilby i Likens 1980, Ehrman i Lamberti 1992, Raikow i in. 1995). Występowanie LWD o średnicy ≥ 10 cm i długości ≥ 1 m, decyduje o potencjale retencyjnym dna potoku (Bilby i Likens 1980). Speaker i in. (1984) opisali mechanizm zatrzymywania CPOM na dnie potoku przez LWD. Nieregularność koryta i potencjał retencyjny CPOM w potoku ma tendencję do zmniejszania się w miarę jak wzrasta przepływ wody (Snaddon i in. 1992). Niewielkie ilości CPOM osadzonej na dnie potoku w piętrze regła górnego i dolnego mogą być skutkiem braku m.in. dużych kawałków drewna na dnie, które istotnie pomagają w zakotwiczeniu CPOM (Golladay i in. 1989, Webster i in. 1994).

Innymi ważnymi strukturami retencyjnymi w potokach płynących poniżej piętra alpejskiego są „debris dams” – zastoiska ze zgromadzonym detrytusem (Webster i in. 1994). Powstają one gdy duży kawałek drewna (gałąź, pień) po dostaniu się do potoku nie może być unoszony z wodą ze względu na swoją masę i rozmiary, ale zatrzymuje się w korycie, tworząc naturalną zaporę-zastoisko, w której stopniowo gromadzą się mniejsze gałązki i liście (Bilby i Likens 1980, Bilby 1981). „Debris dams” istotnie modyfikują budowę koryta potoku, powodując wahania jego szerokości w ciągu roku.

Usunięcie tych struktur powoduje gwałtowny, chwilowy wzrost zawartości materii cząsteczkowej w wodzie potoku, w niektórych przypadkach osiągający wartości do pięciu razy większe od tych obserwowanych przed ich usunięciem (Bilby 1981).

Niewielka ilość materii organicznej występuje na dnie potoków górskich w zlewniach, w których prowadzono uprzednio wyrąb lasu. Stwierdza się wtedy zmniejszenie ilości liści dostających się do potoków (Webster i in. 1990) i o wiele szybszy ich rozkład w wodzie (Webster i Waide 1982, Benfield i in. 1991). Przy wysokim przepływie wody jaki ma miejsce podczas i po ulewnych deszczach następuje łatwiejsze wypłukiwanie słabo osadzonej materii alochtonicznej (Golladay i Webster 1988, Golladay i in. 1989, Griffith i Perry 1991).

W potokach z obszaru CHL, gdzie średnia masa opadłych liści i kawałków drewna większych niż 1 cm² wynosiła odpowiednio 120 i 1018 g AFDM m² (Huryn i Wallace 1987), stwierdzono większą ilość materii organicznej na dnie potoków w lecie i na jesieni, a mniejszą w zimie i na wiosnę. Było to odbiciem niskiego przepływu wody i płytkości tych potoków, dużej ilości struktur retencyjnych takich jak „debris dams”, głązów i gałęzi, a przede wszystkim wysokiej produkcji pierwotnej w sezonie wegetacyjnym (Webster i in. 1994). W miesiącach intensywnego opadania liści zbierają się one na dnie, co dodatkowo zatrzymuje kolejne ich porcje. Dopiero ich stopniowy rozkład i fragmentacja, a następnie wynoszenie z biegiem potoku powoduje, że ich wpływ na osadzanie się następnych porcji liści na dnie potoku maleje. Ilość osadzonej na dnie CPOM zmniejsza się w czasie opadów deszczu gdy gwałtownie wzrasta transport CPOM w dół potoku, gdyż większy przepływ może powodować zniszczenie „debris dams” (Cuffney i Wallace 1988, Jones i Smock 1991, Webster i in. 1994).

Tempo osadzania się detrytus na dnie potoku zmienia się w ciągu roku, co zostało opisane na przykładzie 3. rzędowego potoku Powdermill Run w Appalachach (Raikow i in. 1995). W okresie lata, kiedy poziom wody jest w nim stały i niski, liście mają tendencję do owijania się wokół większych kawałków drewna wystających i leżących na dnie. Gałęzie, podobnie jak większe kamienie, mają dużą zdolność zatrzymywania materii alochtonicznej (Speaker i in. 1984). Na jesieni potok ten zbiera bardzo duże ilości gruboziarnistej frakcji materii alochtonicznej. Na dnie tworzą się liczne pakiety liści, które teraz będą zwiększały łatwość wyłapywania kolejnych porcji materii gruboziarnistej. Równoważą to działanie zwiększonego przepływu wody i podwyższa potencjał retencyjny dna potoku (Webster i in. 1994, Maridet i in. 1995). Dlatego też znaczenie retencyjne fragmentów gałęzi i kamieni na dnie potoku jest duże kiedy są one strukturami zatrzymującymi płynący detrytus, a maleje w momencie utworzenia stałych form, jakimi są „debris dams” na dnie potoku. W okresie jesiennym i zimowym ilość CPOM powoli zmniejsza się dzięki procesom fragmentacji mechanicznej i biologicznej, a ilość pakietów liści na dnie potoku zmniejsza się. Występują one jeszcze wciśnięte pomiędzy duże głązy i również w dużych, stałych „debris dams” położonych w zastoiskach potoku. „Debris dams” stają się mniej istotne dla procesu osadzania się na dnie nowego materiału roślinnego podczas lata.

4.2. Wielkość frakcji CPOM i FPOM osadzonej na dnie potoku

Teoria ciągłości rzeki RCC (River Continuum Concept – RCC) (Vannote i in. 1980), która została zaproponowana dla leśnego strumienia strefy umiarkowanej zakłada, że wraz z biegiem potoku w sposób ciągły zachodzą zmiany zarówno warunków fizycznych (m.in. szerokość, przepływ, rzędowość), jak i ilości materii wytwarzanej w potoku (autochtonicznej) i dostającej się do niego (alochtonicznej). Dotyczy to również stopnia jej gromadzenia się na dnie i wynoszenia z wodą. RCC przewiduje, że w początkowych odcinkach potoku dominuje materia grubocząsteczkowa, a w miarę zwiększania się jego rzędowości współczynnik CPOM/FPOM zmniejsza się. Okazało się, że teoria ta dobrze opisuje dynamikę materii organicznej w wielu potokach w USA (Minshall i in. 1982), szczególnie tych, których początkowe odcinki płyną przez las liściasty lub mieszany (Naiman i Sedell 1979b). Jednak w przypadku małych potoków górskich zależność ta nie zawsze jest widoczna. Ich mozaikowe dno działa jak skuteczna i chłonna pułapka, co w efekcie daje szczególnie wysokie gromadzenie się frakcji FPOM na dnie.

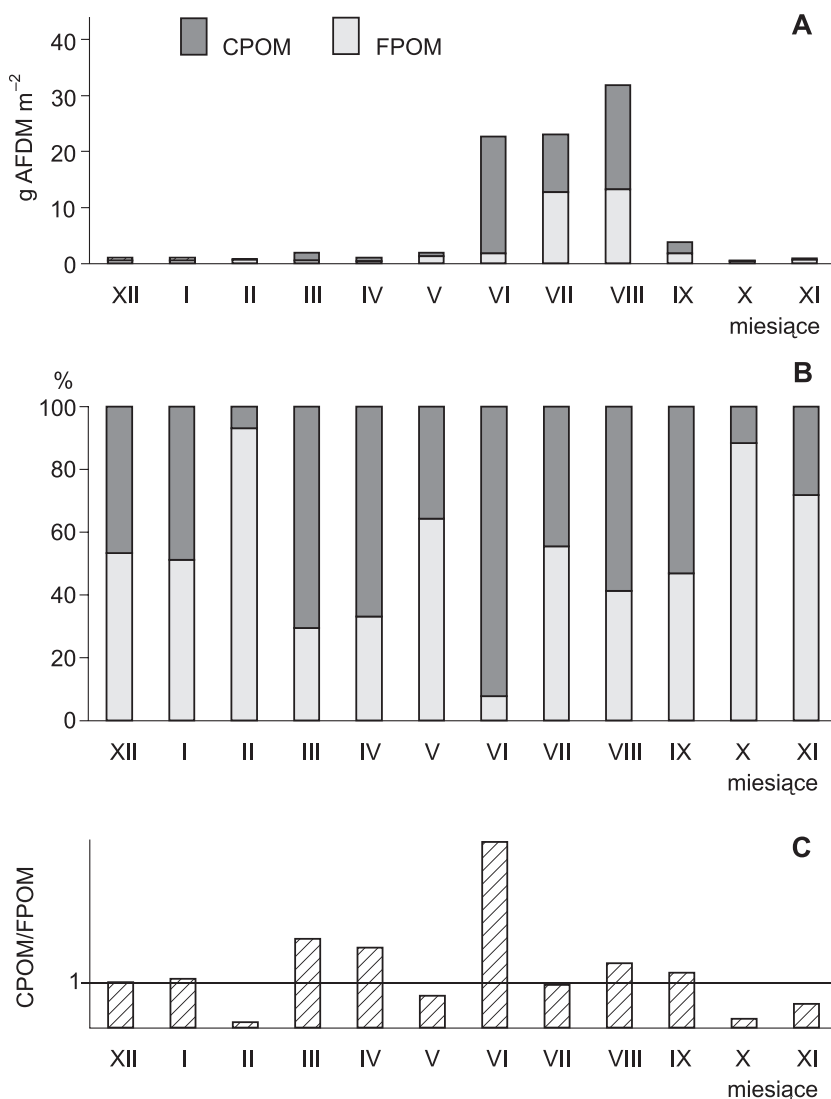
Wielkość współczynnika CPOM/FPOM równa czy większa od 1 charakteryzuje potoki, na których dnie występuje nierozdrobniona materia organiczna – do nich należą potoki górskie płynące przez piętro kosodrzewiny i regli, skąd pochodzi duża ilość grubocząsteczkowego i wolno rozkładającego się detrytus. Potoki, w których stosunek CPOM/FPOM jest mniejszy od 1 to potoki lodowcowe jak np. Plima (Włochy), gdzie występuje głównie frakcja FPOM (Ryc. 14) (Galas, mat. niepubl.), a także subarktyczne czy tundrowe (Tab. 17). W potoku Sucha Woda płynącym przez regiel górny współczynnik CPOM/FPOM wynosił 5, podczas gdy w reglu dolnym jedynie 1,3 (Galas 1993, Kownacki i in. 1997). W innych badanych potokach tatrzańskich płynących przez to piętro stosunek frakcji CPOM do FPOM wynosił od 1,0 do 2,3 (Galas i Dumnicka 1998, Galas, mat. niepubl.), jedynie w Potoku Białym 5,3 (Tab. 16) (Galas i Dumnicka 2003).

Tabela 17. Średnie ilości badanych frakcji BOM (g AFDM m⁻²) w amerykańskich potokach górskich płynących w strefie regla.
Table 17. Mean values of the studied fraction of BOM (g AFDM m⁻²) in the American mountain streams flowing in the montane zone.

Potok Stream	Rodzaj potoku Stream type	Zalesienie brzegów Riparian vegetation	CPOM	FPOM	CPOM: FPOM
Potok No 2 ¹ (Pln. Karolina)	1. rzędowy	gęste, drzewostanami mieszanymi	178,7	74,6	2,3
Potok No 14 ¹ (Pln. Karolina)	1. rzędowy	gęste, drzewostanami mieszanymi	128,7	87,1	1,4
Potok No C 54 ² (Pln. Karolina)	1. rzędowy	gęste drzewostanami mieszanymi	27,3	30,8	0,8
Monument Creek ³ (Alaska)	subarktyczny 2. rzędowy	słabe z niskimi drzewami	8,1	12,2	0,7
Little Beaver Creek ⁴ (Kolorado)	subalpejski 3. rzędowy	gęste, drzewami liściastymi	22,6	28,6	0,8
Augusta Creek ⁵ (Michigan)	3. rzędowy	gęste drzewami liściastymi	51,3	121	0,4

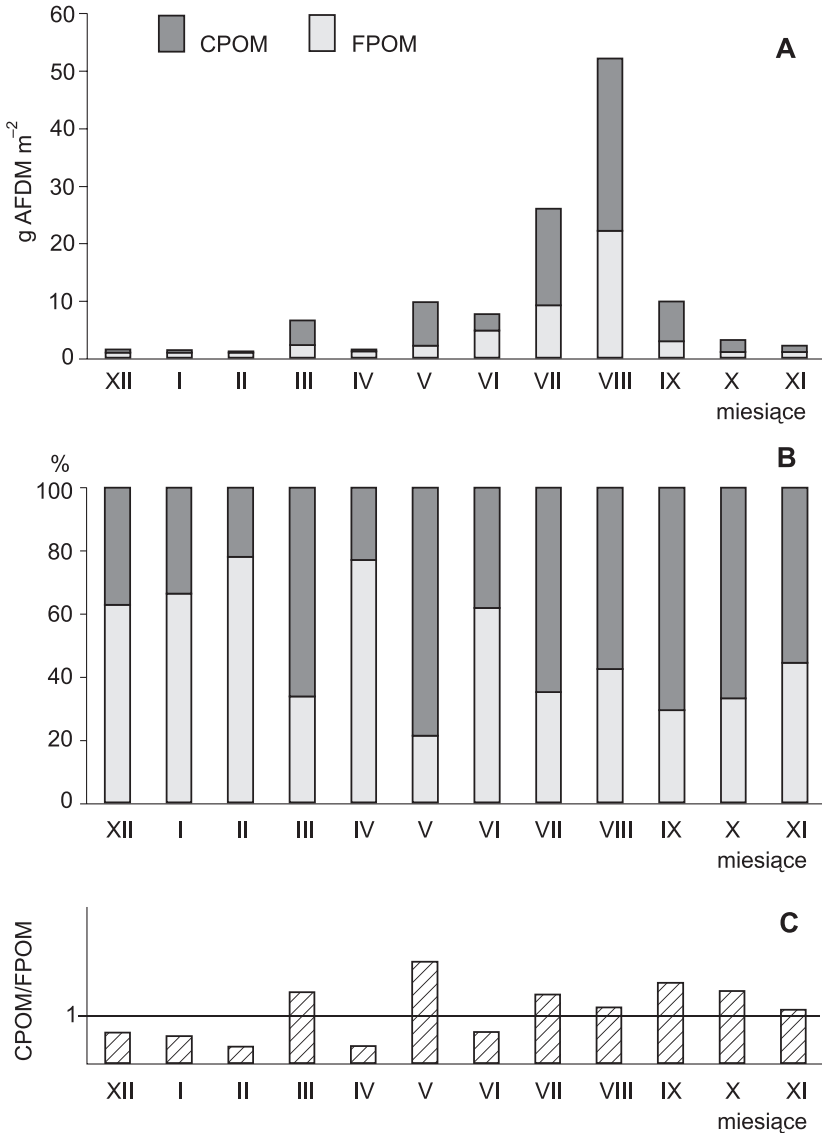
¹D' Angelo i Webster (1991), ²Lugthart i Wallace (1992), ³Cowan i Oswood (1983), ⁴Short i Ward (1981), ⁵Boling i in. (1975)

W potoku Sucha Woda w piętrze kosodrzewiny większe ilości frakcji CPOM i FPOM osadzonej na dnie stwierdzono w czerwcu – w okresie opadów deszczów i topnienia śniegu, a maksymalne wartości obu frakcji wystąpiły w sierpniu (Ryc. 18 A). Dominacja frakcji CPOM wystąpiła prawie we wszystkich miesiącach, a największą przewagą CPOM nad FPOM zanotowano w czerwcu (Ryc. 18 B, C). W piętrze regla górnego największe ilości BOM wystąpiły od maja do września (Ryc. 19 A)



Ryc. 18. Zawartość BOM (A), procentowy udział CPOM i FPOM (B) i współczynniki CPOM/FPOM (C) w potoku Sucha Woda w piętrze kosówki (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 18. BOM content (A), the percentage share of CPOM and FPOM (B) and CPOM/FPOM values (C) in dwarf pine belt of the Sucha Woda stream (Galas unpubl.).



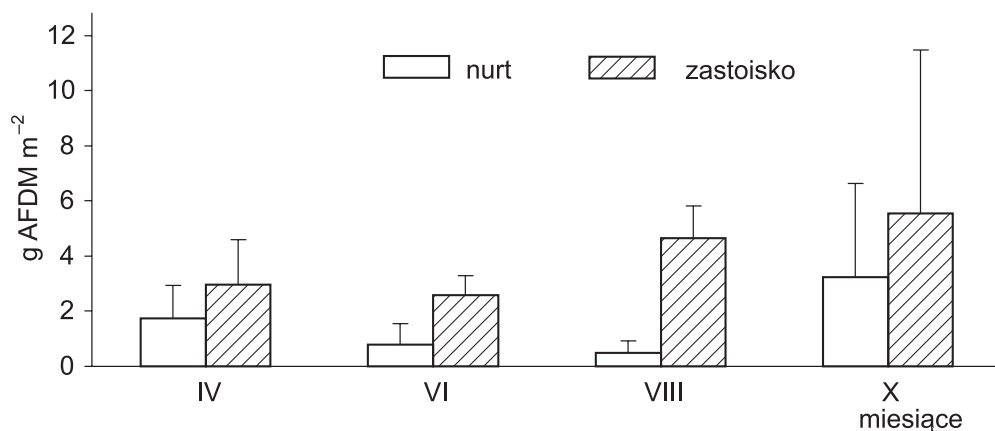
Ryc. 19. Zawartość BOM (A), procentowy udział CPOM i FPOM (B) i wartości CPOM/FPOM (C) w potoku Sucha Woda w piętrze regla, (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 19. BOM content (A), percentage share of CPOM and FPOM (B) and the CPOM/FPOM values (C) in the Sucha Woda stream in the montane belt (Galas unpubl.).

i w tym czasie stwierdzono również przewagę akumulacji CPOM nad FPOM na dnie potoku (Ryc. 19 B, C). Podobną przewagę frakcji grubocząsteczkowej stwierdzono w alpejskim potoku Madriccio (Włochy) na stanowisku położonym w reglu górnym (Ryc. 14). Prawidłowość ta dotyczy także górskich potoków amerykańskich o brzeżach porośniętych drzewami iglastymi (Tab. 17).

4.3. Zawartość BOM w różnych siedliskach potoku

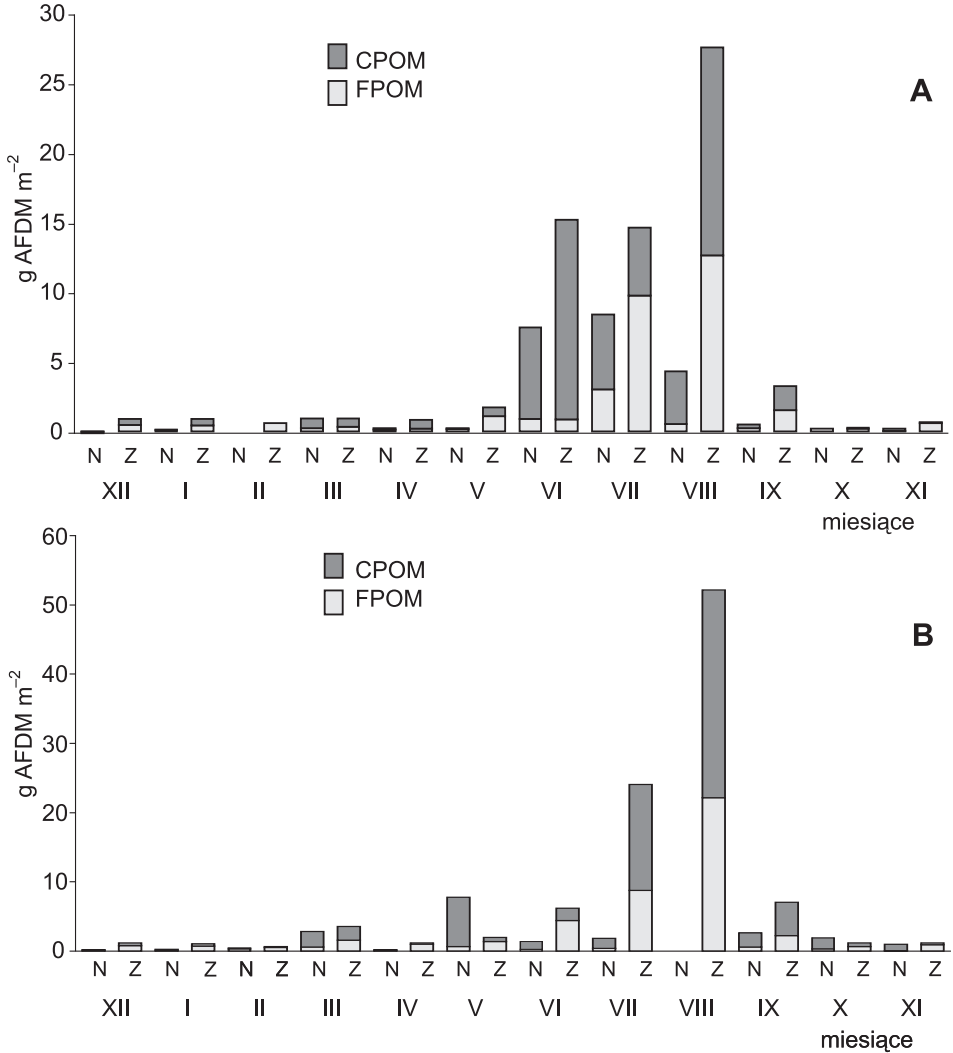
W piętrze kosodrzewiny, a szczególnie regla górnego i dolnego, największa część materiału roślinnego dostaje się do potoku bezpośrednio opadając na jego powierzchnię z drzew, a mniejsza pośrednio nawiewana z brzegów potoku (blow in). Najmniejsza część (ok. 5-14%) dopływa z wodą potoku z miejsc położonych powyżej (Cowan i Oswood 1983). Dna potoków górskich są złożoną mozaiką różnych typów siedlisk, charakteryzujących się zróżnicowaną zdolnością do akumulacji detrytus (Huryn i Wallace 1987). Najczęściej na dnie potoku rozróżniamy nurt oraz głębsze i płytsze zastoiska bez prądu, które tworzą się szczególnie w okresach niskich stanów wody, gdzie detrytus osadza się łatwiej, nie podlegając wymywaniu przez prąd wody. W trzech potokach górskich położonych w Appalachach największe ilości BOM zanotowano w płytkich zastoiskach (200-2000 g AFDM m²), a najmniejsze (ok. 50 g AFDM m²) w nurcie (Angradi 1996). Podobną prawidłowość osadzania się materii w zależności od rodzaju siedliska stwierdzono w badanych potokach tatrzańskich – więcej materii było w zastoiskach niż w nurcie. W potoku Bystra Woda, płynącym w piętrze regla dolnego, średnie miesięczne zawartości materii osadzonej na dnie wynosiły od 160 do 330 g AFDM m² w zastoiskach, a od 50 do 200 g AFDM m² w nurcie (Ryc. 20) (Galas, mat. niepubl.). Ilości BOM w obu



Ryc. 20. Ilości BOM (+SD) w nurcie i zastoisku potoku Bystra Woda w sezonie wegetacyjnym.

Fig. 20. BOM values (+SD) in the riffles and pools of the Bystra Woda stream during vegetation season.

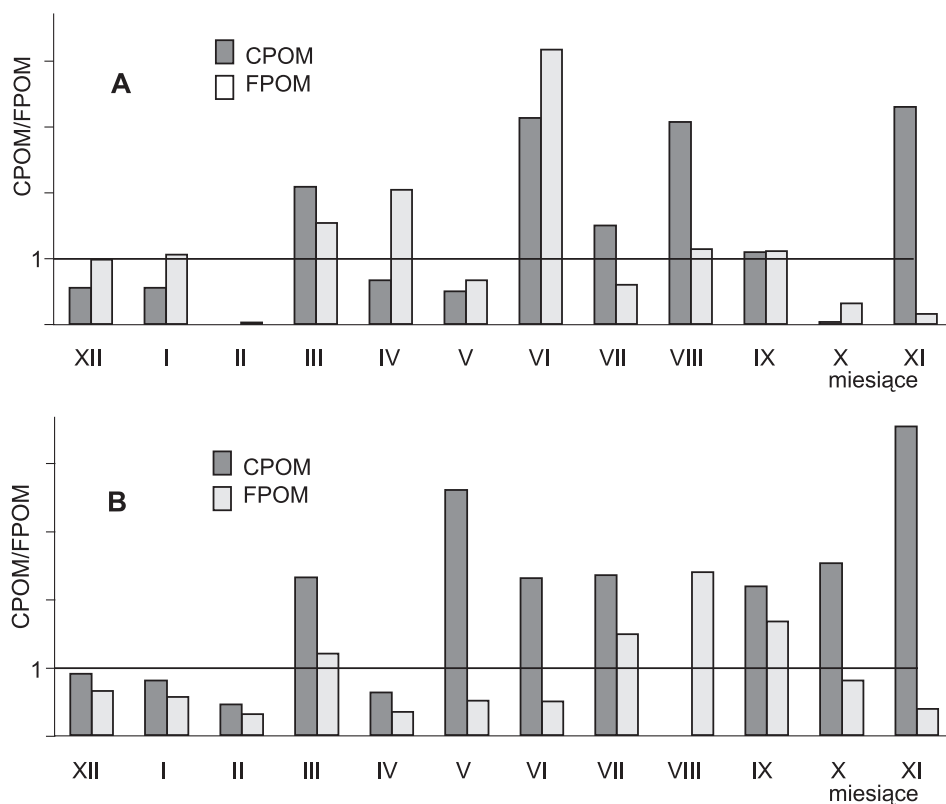
badanych siedliskach istotnie różniły się między sobą (test t, $p < 0,01$). Jeszcze mniejsze ilości materii osadzonej w obu tych siedliskach stwierdzono w potoku Sucha Woda w piętrze kosodrzewiny i regla górnego (Ryc. 21). Udział frakcji grubo- i drobnocząsteczkowej był różny, jednak z przewagą CPOM (złożonej ze szpilek kosówki i świerka) osadzonej na dnie potoku, w jego nurcie (Ryc. 22 B). W dwóch regłowych potokach USA oraz tatrzańskim potoku Bystra Woda (regiel dolny), w których zarówno w zastoiskach oraz w nurcie prędkość przepływu wody była porównywalna, w zastoiskach dominowała frakcja CPOM, która stanowiła ponad 70% BOM (Galas 1993) (Tab. 18). Również



Ryc. 21. Zawartości BOM w nurcie (N) i zastoisku (Z) potoku Sucha Woda w piętrze kosówki (A) i regla górnego (B) (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 21. BOM value in riffles (N) and pools (Z) of the Sucha Woda stream in the dwarf pine (A) and upper montane (B) belt (Galas unpubl.).

w 1. rzędowych dopływach górskich rzeki Salmon (Idaho, USA) przeważa frakcja CPOM (Minshall i in. 1982). Procentowy udział zastoisk w potokach górskich stanowi jedynie od 1 do 8% całkowitej powierzchni potoku i większa ilość materii organicznej osadzającej się w tych częściach nie wpływa istotnie na ogólną zawartość BOM (Minshall i in. 1982). Podobnie jest w potokach tatrzańskich, gdzie procentowy udział zastoisk szacuje się na około 10%, a detrytus zgromadzony na dnie (za dużymi głazami lub pomiędzy nimi) ma główny udział w całej puli zgromadzonej na dnie materii organicznej.



Ryc. 22. Procentowy udział frakcji CPOM i FPOM osadzonej na dnie, w nurcie i w zastoisku potoku Sucha Woda w piętrze kosówki (A) i regła górnego (B) (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 22. The percentage share of bottom CPOM and FPOM in riffles and pools of the Sucha Woda stream in the submontane (A) and upper montane (B) belt (Galas unpubl.).

Tabela 18. Porównanie ilości materii osadzonej na dnie (g AFDM m⁻²) w nurcie i w zastoiskach w dwóch potokach górskich USA i w potoku Bystra Woda w Tatrach; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Table 18. The benthic organic matter content (g AFDM m⁻²) in riffles and pools in two American mountain streams and in Bystra Woda stream in Tatra Mts; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Potok Stream	Wysokość (m n.p.m.) Altitude (m)	Średnia szerokość Mean width (m)	Spadek Gradient (%)	Dominujące gatunki Dominant species	Prędkość przepływu Velocity (cm s ⁻¹)		Nurt Riffle	Zastoisko Pool
					CPOM	FPOM	CPOM	FPOM
Upper Ball Creek, CHL ¹ (Pln. Karolina)	1035	2,5	28	<i>Tsuga caroliniana</i> <i>Rhododendron</i> <i>maximum</i>	31	7	84	287
							41	116
Wilson Hollow ² (Zach. Wirginia)	628	2,7	8	<i>Tsuga</i> sp., <i>Pinus</i> <i>strobus</i>	30-120	6	25	850
							11	335
Bystra Woda ³ (Tatry, Polska)	1050	3,5	5,6	<i>Picea abies</i>	45	8	65	164
							29	74

¹Huryń i Wallace (1987), ²Angradi (1996), ³Galas (mat. niepubl.)

4.4. Zmiany sezonowe zawartości BOM w potokach górskich

Badania zalesionych, początkowych odcinków potoków strefy umiarkowanej Europy i Ameryki Północnej wykazały największą akumulację materii organicznej na dnie najczęściej w okresie opadania liści lub też krótko po nim (Cowan i Oswood 1983, Short i Ward 1981, Bretschko i Moser 1993, Webster i in. 1994). W potokach górskich Appalachów płynących przez bór sosnowy największe ilości CPOM, na które składały się jedynie szpilki i kawałki drewna sosnowego, wystąpiły pomiędzy październikiem a lutym (D'Angelo i Webster 1991). Wysokie wartości BOM mogą występować też na wiosnę, kiedy nagromadzone jesienią duże ilości liści są wymywane przez wodę z topniejących śniegów (Minshall i in. 1982, Maridet i in. 1995). W pozostałych okresach roku ilości te są na ogół mniejsze (Boling i in. 1975, Short i Ward 1981, Cowan i Oswood 1983).

Jedną z cech potoku alpejskiego, sprzyjającą gromadzeniu się materii alochtonicznej na jego dnie, jest zbieżność w czasie jesienno opadu szpilek modrzewia europejskiego z występującym wtedy niskim stanem wód (Tockner i in. 1997). W innych potokach płynących, np. przez las liściasty w Hiszpanii po okresie opadania liści szybko następują wezbrania wody wymywające nagromadzony materiał alochtoniczny (González i Pozo 1996). Duża ilość materii organicznej zostaje zakumulowana w pokrywie śnieżnej, która dopiero w okresie wiosennych roztopów zostaje uwolniona do potoku, gdzie może być zdeponowana lub unoszona z wodą. Dla wody potoków topniejący śnieg sta-

Tabela 19. Sezonowa dynamika średnich ilości BOM (FPOM + CPOM) (g AFDM m⁻² lub *g DM m⁻²) w potokach górskich z różnych części świata; istotnie różne ilości maksymalne zaznaczono wytłuszczonym drukiem.

Table 19. The seasonal dynamics of mean BOM (FPOM + CPOM) expressed as g AFDM m⁻² or g DW m⁻² (*) in mountain streams from various parts of the world, significantly different maximum values are marked in bold.

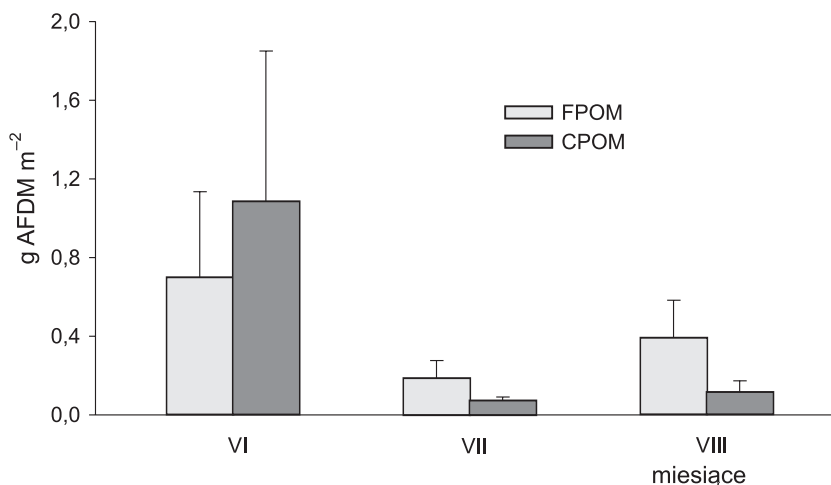
Potok Stream	Wiosna Spring	Lato Summer	Jesień Autumn	Zima Winter
Devils Club Creek ¹ (Oregon, USA)	25	26	25	27
Camp Creek ² (Idaho, USA)	182	56	30	34
Langrivers ³ (Płn. Afryka)	70	131	93	26
Window ⁴ (Płn. Afryka)	37	24	44	55
Yuccabine Creek ⁵ (Australia)	*66	* 160	*104	*65
Middle Bush ⁶ (Nowa Zelandia)	*373	*280	* 753	*401
Little Beaver Creek ⁷ (Kolorado, USA)	120	40	179	70
Augusta Creek ⁸ (Michigan, USA)	614	469	440	744

¹Naiman i Sedell (1979b), ²Minshall i in. (1982), ³King i in. (1987), ⁴Steward i Davies (1990), ⁵Pearson i in. (1989), ⁶Winterbourn (1976), ⁷Short i Ward (1981), ⁸Cummins i in. (1981)

nowi istotny „zastrzyk” materii organicznej i biogenów, a szczególnie rozpuszczonego nieorganicznego azotu (Brooks i Williams 1999, Tockner i in. 2002).

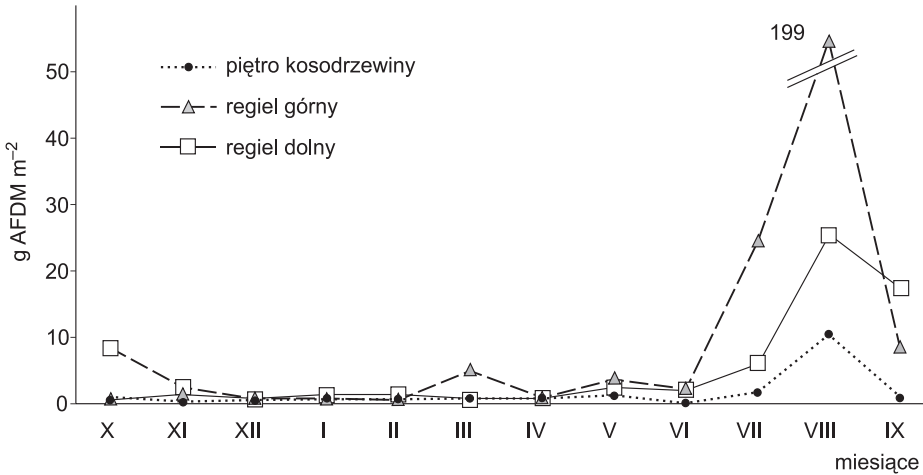
Pomimo, że najintensywniejszy opad liści do potoków płynących przez tereny załesione występuje w okresie jesiennym, to prawidłowość: dużo liści – dużo BOM nie zawsze daje się zaobserwować (Tab. 19). Na przykład w potokach Oregonu nie stwierdzono wyraźnych zmian sezonowych (Naiman i Sedell 1979b), gdyż liście mogą dostawać się do potoku w ciągu całego roku, zdmuchiwane przez wiatr z jego brzegów. Ilości BOM w ciągu roku w potoku płynącym w Sierra de Guadarrama (centralna Hiszpania) na wysokości 1100 m n.p.m., nie zmieniały się istotnie niezależnie od pory roku (Mollá i in. 2006). Powodem braku różnic poziomu BOM w ciągu roku mógł być zarówno niski i stały dopływ głównie szpilek jałowca kolczastego *Juniperus oxycedrus* L. z brzegów potoku, jak również bardzo wolny proces ich rozkładu. W niektórych potokach największe ilości CPOM na dnie stwierdzano też w lecie (Minshall i in. 1982) lub zimie (Cummins i in. 1981). Prawdopodobnie związane jest to z dużą różnorodnością stosowanych metod poboru BOM, jak też czynnikami abiotycznymi, takimi jak wysokie przepływy wody i wezbrania, występujące w różnych porach roku (szczególnie wiosną) i powodujące gwałtowne wymywanie materii organicznej zgromadzonej na dnie.

Ilości BOM w potokach tatrzańskich zmieniały się w ciągu roku w zależności od piętra wegetacyjnego, przez które płynie potok. W bezimiennym potoku łączącym Zadni i Długi Staw (piętro alpejskie), płynącym okresowo od czerwca do września, ilości materii organicznej osadzonej na dnie były najwyższe w pierwszym miesiącu płynięcia potoku (Ryc. 23) (Galas, mat. niepubl.). Wtedy też w całej puli BOM przeważała frakcja grubocząsteczkowa. W potoku Sucha Woda najwyższe wartości BOM (199 g AFDM m⁻²)



Ryc. 23. Ilości BOM (+SD) frakcji FPOM i CPOM w potoku tatrzańskim płynącym w piętrze łąki alpejskiej w okresie sezonu wegetacyjnego 1994 (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 23. BOM values (+SD) FPOM and CPOM fractions in the Tatra stream flowing through the alpine meadow during the vegetation season 1994 (Galas unpubl.).



Ryc. 24. Zmiany ilości BOM w potoku Sucha Woda w ciągu roku (1990/1991), w trzech piętrach wegetacyjnych.

Fig. 24. Changes of BOM values in the Sucha Woda stream during the year (1990/1991), in three vegetation belts.

stwierdzono w sierpniu, w piętrze regla górnego (Galas 1993, 1996) (Ryc. 24). Występujące w tym okresie bardzo silne opady deszczu spłukały detrytus z brzegów potoku, który unoszony następnie z jego biegiem został osadzony na dnie kolejnych stanowisk. Na stanowisku położonym w reglu górnym obserwowany był również niewielki wzrost zawartości BOM w marcu.

Duże wartości POM osadzonej na dnie potoków tatrzańskich stwierdzano w lecie i jesienią (Tab. 20), szczególnie w potokach Sucha Woda i Bystra Woda (Galas 1993, Galas, mat. niepubl.). W tym drugim potoku największe ilości BOM, które wystąpiły w październiku, różniły się istotnie od stwierdzonych w pozostałych badanych miesiącach (ANOVA, $p < 0,05$). Jest to zjawisko charakterystyczne dla wielu małych, górskich, niskorzędowych (1. i 2.) potoków (Steward i Davies 1990, Šporka i Krno 2003). Jesienią akumulacja materii na dnie nastąpiła we wrześniu i utrzymała się do grudnia (Galas,

Tabela 20. Ilości BOM (g AFDM m⁻²) w potokach tatrzańskich płynących w piętrze kosodrzewiny (K) i regla (R) w ciągu roku; bd- brak danych; maksymalne ilości zaznaczono drukiem wytłuszczonym.

Table 20. The BOM values (g AFDM m⁻²) in the Tatra streams flowing through the dwarf pine belt (K) and montane belt (R) during the year; bd - no data; maximum values are marked in bold.

Potok Stream	III	IV	VI	VII	VIII	IX	X	XII
Sucha Woda (K) ¹			0,51	1,37	1,86	2,65	0,95	
Sucha Woda ² (R)	1,26	0,65	5,03	1,11	28,51	1,69	1,64	1,06
Biały ³ (R)	1,66	bd	0,85	bd	1,38	bd	bd	9,66
Kościeliski ⁴ (R)	0,61	bd	16,55	bd	bd	4,82	bd	2,25
Bystra Woda ⁵ (R)	bd	4,36	2,81	bd	3,8	bd	7,95	bd

¹Kownacki i in. (1997), ²Galas (1993), ³Galas i Dumnicka (2003), ⁴Galas i Dumnicka (1998), ⁵Galas (mat. niepubl.)

mat. niepubl.). Silny związek gromadzenia materii na dnie w zależności od wielkości przepływów wody występujący w potokach górskich powoduje, że często trudno jest odróżnić efekt pory roku od skutków dużych opadów deszczu, kiedy to następuje gwałtowne i intensywne wymywanie osadzonego na dnie detrytusu (np. w potoku Sucha Woda).

Duże zagęszczenie detrytusożerców, jak np. obunogów (Amphipoda), odżywiających się CPOM głównie w postaci liści, może powodować przyspieszone przekształcanie tej formy materii. Wyższa ilość CPOM i FPOM na dnie występuje częściej w lecie niż w zimie (Jones i Smock 1991, Webster i in. 1994, Raikow i in. 1995), jednak porównywanie potencjału retencyjnego różnych potoków jest możliwe jedynie dla takich, które mają podobne wielkości przepływów (lub głębokości) i w okresie tego samego sezonu.

W potoku Oberer Seebach ilości BOM (frakcji LVOM – całych liści) wahały się od 6,64 do 29,42 g DM m⁻² (Bretschko 1990). Wartości te odnotowano w okresie opadania liści, podczas gdy w pozostałych miesiącach roku wynosiły one od 0,98 do 3,94 g DM m⁻². Ilości CPOM i FPOM osadzonej na dnie potoku Oberer-Seebach, zarówno w nurcie jak i w zastoiskach, wynosiły ok. 140 mg AFDM m⁻² (70 mg TOC m⁻²) (Moser 1991). Z dwóch badanych frakcji przeważał CPOM (90%); w ciągu roku maksimum ilości BOM występowało na jesieni, a minimum w okresie zimy-wiosny.

Do górskich potoków półkuli północnej zaliczamy również potoki gór Atlas w Afryce Północnej (Ryc. 2). W marokańskim potoku Oued Zeghzel (wysokość 435 m n.p.m.), o zalesionej zlewni, w której dominują krzewy z rodzaju *Oleander*, ilość opadających do potoku liści wynosiła od 59 do 218 g DM m⁻² (Maamri i in. 1994) i była podobna do tej stwierdzonej w podgórskim potoku w południowej Australii (Townsend 1985), natomiast bardzo niska w porównaniu do ilości detrytusu, dostającego się do potoków z innych regionów geograficznych (Tab. 21).

Chociaż zespoły roślinności na półkuli południowej są odmienne od tych, które występują na półkuli północnej to procesy gromadzenia się detrytusu w potokach obu tych regionów są podobne. Zlewnie potoków górskich Afryki Południowej porośnięte są roślinnością, lokalnie nazywaną „fynbos”, tworzącą niskie, wiecznie zielone, trwałolistne zarośla złożone z gatunków należących do rodzin srebrnikowatych Proteaceae, wrzosowatych Ericaceae i rześciowatych Restionaceae. Roślinność ta, porastająca brzegi niskorzędowych potoków, nie tworzy nad nimi charakterystycznego parasola, a tym samym dostarcza do potoków mniejszej ilości liści w porównaniu do zlewni potoków występujących na półkuli północnej (Tab. 21).

Brzegi potoków górskich w Australii oraz Nowej Zelandii porośnięte są zimozielonymi drzewami z rodzaju *Eucalyptus* i bukiem południowym *Nothofagus solandri*. Istotną właściwością detrytusu opadającego do potoków w południowej Australii i Nowej Zelandii jest wysoki udział gałęzi i kory (43%) w stosunku do liści (25%) (Blackourn i Petr 1979). Natomiast w potokach amerykańskich, płynących przez lasy złożone z tzw. „twardych drzew”, udział liści wynosi od 22% do 49%, a samej kory jedynie 2% (Gosz i in. 1972).

Tabela 21. Całkowita masa liści (* – g DM m⁻², ** – g AFDM m⁻²), jakie opadły do potoków górskich na półkuli północnej i południowej, bd – brak danych; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Table 21. Total litter input (* – g DM m⁻², ** – g AFDM m⁻²) into mountain streams in Northern and Southern Hemispheres; bd – no data; CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory.

Potok Stream	Położenie stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Dominujące gatunki Dominant species	Całkowita ilość opadłych liści Total litter input
Oberer Seebach ¹ (Austria)	600	<i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Acer pseudoplatanus</i> , <i>Salix caprea</i> , <i>Picea abies</i>	1010*
Mayfly Creek ² (Kanada)	380	<i>Tsuga heterophylla</i> , <i>Thuja plicata</i> , <i>Alnus rubra</i> , <i>Acer circinatum</i>	200-480**
Potok w CHL ³ (USA)	Bd	<i>Tsuga canadensis</i> , <i>Rhododendron maximum</i> <i>Robinia pseudoacacia</i>	465-889**
Potok w CHL ⁴ (USA)	Bd	<i>Quercus</i> spp., <i>Tsuga canadensis</i> , <i>Rhododendron maximum</i>	259*
Potok w CHL ⁵ (USA)	841	<i>Quercus</i> spp., <i>Acer rubrum</i> , <i>Cornus florida</i> , <i>Rhododendron maximum</i>	128-213**
Oued Zeghzel ⁶ (Maroko)	435	<i>Nerum oleander</i> , <i>Salix pedicellata</i>	59-218*
Cement Creek Viktoria ⁷ (Australia)	660	<i>Eucalyptus regnans</i> , <i>Notofagus solandri</i>	604*
Langriver, Pld ⁸ (Afryka)	671	<i>Ilex mitis</i> , <i>Cunonia capensis</i> , <i>Brabejum stellatifolium</i>	434*
Window, Pld. ⁹ (Afryka)	bd	<i>Ilex mitis</i> , <i>Cunonia capensis</i> , <i>Secamore alpini</i>	426*
Middle Bush Pld. ¹⁰ (Nowa Zelandia)	700	<i>Nothofagus solandri</i>	567*
Brown Hill, Pld. ¹¹ (Australia)	bd	<i>Eucalyptus obliqua</i> , <i>Eucalyptus leucoxydon</i>	183*

¹Moser (1991), ²Richardson (1992b), ³Webster i in. (1990), ⁴Webster i Waide (1982), ⁵Wallace i in. (1995), ⁶Maamri i in. (1994), ⁷Blackburn i Petr (1979), ⁸King i in. (1987), ⁹Steward i Davies (1990), ¹⁰Winterbourn (1976), ¹¹Towns (1985)

W górskich potokach Afryki nie stwierdzono sezonowej dynamiki ilości opadających liści, charakterystycznej dla strefy umiarkowanej Europy i Ameryki, gdyż dopływ detrytus zachodzi stale przez cały rok (Steward i Davies 1990, Davies i in. 1995) (Tab. 19). Zwiększona ilość zarówno liści jak i BOM na dnie tych potoków była jednak obserwowana w miesiącach letnich w okresie suszy i bardzo niskich przepływów (King i in. 1987, Britton 1990), co sprzyjało retencji CPOM i FPOM w osadach (Magana i Bretschko 2003). W większości cieków górskich południowo-wschodniej i wschodniej Australii, podobnie jak w Nowej Zelandii, nie występuje wyraźna, sezonowa zmienność zawartości BOM (Lake 1995, Winterbourn 1995). Jedynie w wyżynnym australijskim Potoku Yuccabine Creek, płynącym przez las deszczowy, stwierdzono wyraźne zmiany

sezonowe ilości detrytusu zgromadzonego na dnie, z maksimum w październiku (wczesne lato) (Pearson i in. 1989). Podobnie w małym, górskim potoku położonym w lesie tworzonym przez buka południowego w Nowej Zelandii najwyższe ilości BOM wystąpiły od listopada do lutego (Winterbourn 1976).

Ilość materii organicznej osadzonej na dnie niskorzędowych, potoków górskich zarówno południowej Afryki jak i południowo-wschodniej Australii (Winterbourn i in. 1988) jest porównywalna do tej stwierdzonej w porównywalnych potokach północnoamerykańskich (Minshall i in. 1983). W górskich potokach Nowej Zelandii jest bardzo mało BOM z powodu niskiej biomasy, jaką mają rosnące tam lasy i niskiej retencji materii alochtonicznej (Winterbourn 1995). Struktury retencyjne jakimi są „debris dams”, które często występują w potokach górskich półkuli północnej, nie są charakterystyczne dla potoków południowoafrykańskich (Davies i in. 1995), podobnie jak i nowozelandzkich (Winterbourn i in. 1981). Liście zgromadzone na dnie tamtejszych potoków są albo szybko utylizowane albo wymywane przez powódzie. Zmienność warunków hydrodynamicznych – wysychanie i powódzie, charakterystyczna dla wielu górskich potoków Australii i Nowej Zelandii (Lake 1995, Winterbourn 1995), ma istotny wpływ zarówno na gromadzenie się materii organicznej jak i na żyjące w potoku biota (Rozdział 7).

5. Materia organiczna unoszona w wodzie potoków (TOM)

Transport materii organicznej, mineralnej i rozpuszczonej w wodzie potoku jest ważnym procesem łączącym troficznie zbiorowiska organizmów wodnych występujące w górnym i dolnym jego odcinku w zintegrowany ekosystem (Vannote i in. 1980 Wallace i in. 1997b). Unoszona z wodą frakcja VFPOM złożona z bardzo drobnych cząstek (0,45-100 μm) dostarcza energii bezkręgowcom – filtratorom (Webster i in. 1990, Cushing i in. 1993), podczas gdy frakcja cząstek większych od 100 μm (FPOM + CPOM) dopiero po opadnięciu i osadzeniu się na dnie może podlegać procesom rozkładu, stając się pokarmem dla detrytusożerców czy też siedliskiem dla bentosu (Rozdział 4). Frakcje VFPOM, FPOM i CPOM tworzą łącznie unoszoną w wodzie materię organiczną (TOM), a ich udział zmienia się wraz z biegiem potoku w zależności od jego wielkości, przepływu wody (Wallace i in. 1995, Brookshire i Dwire 2003) jak też ilości roślinności nadbrzeżnej.

Unoszona w wodzie materia organiczna była badana w potokach wysokogórskich Europy położonych na wysokościach pomiędzy 1930 a 2500 m n.p.m.: w Alpach Centralnych (Tockner i in. 1997, Robinson i in. 2001, 2002, Hieber i in. 2003, 2005), w austriackim Tyrolu (Füreder i in. 2001, 2003a, b) oraz w Alpach Włoskich (Galas, mat. niepubl.). W potokach płynących powyżej górnej granicy lasu w Polskich Tatrach dynamikę TOM badano w potoku Sucha Woda (Galas 1993, 1996, Kownacki i in. 1993) oraz w bezimiennym potoku łączącym Zadni i Długi Staw (Galas, mat. niepubl.).

5.1. Dynamika VFPOM unoszonej w wodzie potoków alpejskich i tatrzańskich

W potokach alpejskich zawartość materii unoszonej w wodzie, podobnie jak tej osadzonej na dnie, zależy od jego typu. Ilość VFPOM w wodzie potoków typu krytal wahała się od 0,8 do 2,8 mg AFDM l^{-1} i była większa niż w potokach typu ritral, a różnica ta mogła być nawet 10-krotna (Tab. 22). Wynika to z większej zasobności w materię organiczną wody pochodzącej z topniejącego lodowca w porównaniu do wód pochodzących z topniejącego śniegu czy źródeł. Wielkość frakcji unoszonej VFPOM stwierdzona w alpejskim potoku Madriccio typu krenal na stanowisku położonym na wysokości 2800 m n.p.m. była podobna do wartości stwierdzanych w alpejskich potokach typu ritral (Tab. 22) i zmniejszała się na stanowiskach 2 i 3 położonych na wysokościach 2500 i 2200 m n.p.m. (Ryc. 25) (Galas, mat. niepubl.). W lodowcowym potoku Plima (typu krytal) ilość VFPOM była wyższa niż w Potoku Madriccio, jednak nie osiągnęła wartości podawanych dla innych potoków tego typu (Tab. 22). Frakcja VFPOM badana w potoku Plima była średnią z kilku pomiarów wykonanych jedynie w sierpniu, w godzinach przedpołudniowych, gdy przepływ wody potoku nie osiągnął jeszcze największych wartości.

W potokach typu ritral brak wyraźnych zmian sezonowych dotyczących zawartości frakcji VFPOM. Maksymalne jej wartości mogą być obserwowane w czerwcu, na początku topnienia śniegów (Füreder i in. 2001, Hieber i in. 2003). Natomiast ilości

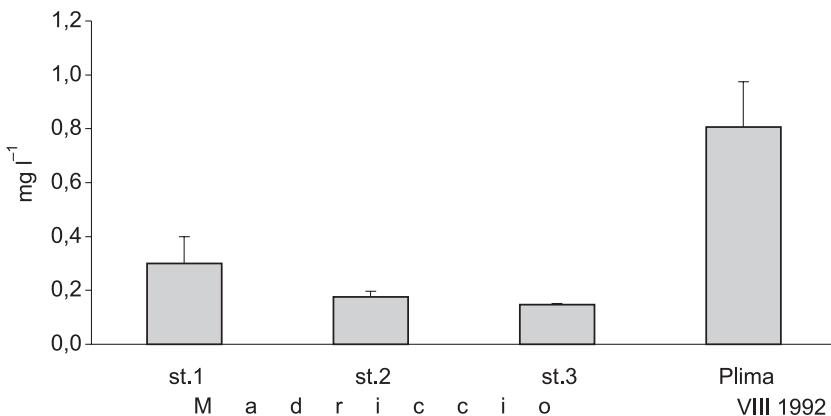
Tabela 22. Średnia ilość TOM (VFPOM i > 100 µm) w potokach wysokogórskich płynących na Antarktydzie i w Alpach, bd – brak danych.

Table 22. Mean value of the TOM (VFPOM and > 100 µm) in the high mountain streams flowing in Antarctica and Alps, bd – no data.

Potok Stream	Położenie stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Rodzaj potoku Stream type	Nachylenie stoku Gradient (%)	Średni przepływ /min - max. Mean discharge /min - max (m ³ s ⁻¹)	VFPOM (mg l ⁻¹)	TOM >100 µm (mg l ⁻¹)
Potok lodowcowy (Antarktyda) ¹	bd	Kryal	0,055	0,02	1,95	bd
Roseg (Szwajcaria) ²	2050	Kryal	4,8	2,76	2,8	0,05
Rotmoosache (Austria) ³	2250-2450	Kryal	7,2	0,04-3,0	2,2	bd
Morteratsch (Szwajcaria) ⁴	2050	Kryal	Bd	bd	2,1	bd
Tschierva (Szwajcaria) ⁵	2100	Kryal	4	bd	2,0	0,13
Steinlimi (Szwajcaria) ⁵	2090	Kryal	2	bd	2,0	0,02
Plima (Włochy) ⁶	2000	Kryal	5	3,2	0,8	0,03
Moesa (Szwajcaria) ⁵	2300	Ritral	16	0,01	0,01	0,02
Güglia (Szwajcaria) ⁵	2310	Ritral	10	bd	0,4	0,04
Königsbach (Austria) ³	2280-2450	Ritral	18,2	0,07-1,8	0,3	bd
Madriccio (Włochy) ⁶	2800	Krenal	16	0,06	0,3	0,03

¹McKnight i Tate (1997), ²Robinson i in. (2002), Tockner i in. (1997), ³Füredér i in. (2001), ⁴Robinson i in. (2001),

⁵Hieber i in. (2003, 2005), ⁶Galas (mat. niepubl.)



Ryc. 25. Ilości frakcji VFPOM (+SD) w potoku Madriccio na trzech stanowiskach badawcze (st.1, st.2, st.3) i w potoku Plima (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 25. The VFPOM value (+SD) in the Madriccio stream at three sampling stations (st.1, st.2, st.3) and in the Plima stream (Galas unpubl.).

VFPOM w potokach powstających z lodowca wykazują szczególnie dużą fluktuację dzienną i sezonową (Füreder i in. 2001, Robinson i in. 2002, Hieber i in. 2003).

W badanych przez autorkę potokach tatrzańskich, płynących w piętrze alpejskim średnie ilości VFPOM wynosiły odpowiednio 0,14 mg AFDM l⁻¹ w bezimiennym potoku łączącym Zadni i Długi Staw i 0,29 mg l⁻¹ kilkanaście metrów poniżej Zmarzłego Stawu (Tab. 23) (Galas, mat. niepubl.). Oba te potoki są typu ritral i ilości VFPOM mieściły się pomiędzy 0,01–0,4 mg AFDM l⁻¹, podobnie jak w potokach tego samego typu płynących powyżej górnej granicy lasu w Alpach (Füreder i in. 2001, Hieber i in. 2003, Galas, mat. niepubl.). W potokach płynących w piętrze kosodrzewiny oraz regla górnego ilości VFPOM wahały się od 0,16 mg AFDM l⁻¹ w kosodrzewinie do 0,36 mg AFDM l⁻¹ w reglu dolnym potoku Sucha Woda (Tab. 23). W potokach wypływających z jezior tatrzańskich koncentracja VFPOM unoszonej w wodzie była mniejsza od zawartości sestonu jeziornego stwierdzonej w strefie litoralowej w pobliżu miejsca ich wypływu (Tab. 23).

Tabela 23. Średnie zawartości frakcji VFPOM w potokach tatrzańskich oraz w strefie litoralowej dwu jezior (materia zawieszona), w nawiasach ilość prób; ŁA – łąka alpejska, K – kosówka, RD – regiel dolny.

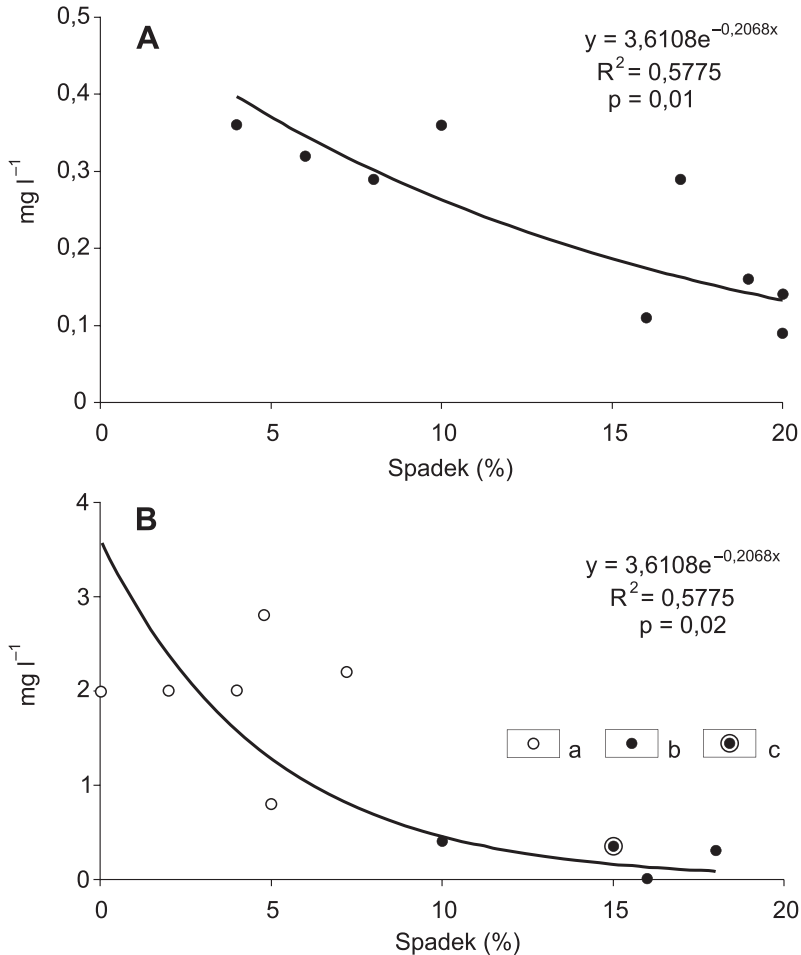
Table 23. Mean concentrations of VFPOM in Tatra streams and in the littoral zone of two lakes (seston), number of samples in parentheses; ŁA – alpine meadow, K – dwarf pine belt, RD – lower montane belt.

Potok/jezioro Stream/lake	Okres badań Study period	Głębokość jeziora z wypływem Depth of the lake with outflow (m)	VFPOM (mg l ⁻¹)	SD
Zadni Staw ¹ (ŁA) (8)	VI-IX	8	0,40	0,29
Potok wypływający ¹ (ŁA) (8)	VI-IX		0,09	0,04
Potok wpływający ¹ (ŁA) (8)	VI-IX		0,14	0,07
Długi Staw ¹ (K) (8)	VI-IX	10,6	0,30	0,23
Sucha Woda ² (ŁA) (4)	VI-IX	Zmarzły Staw – 3,7	0,29	0,21
Sucha Woda ² (K) (9)	I-IX		0,36	0,25
Sucha Woda ³ (K) (16)	V-XI	Czarny Staw – 51	0,16	0,02
Sucha Woda ³ (K) (15)	V-XI		0,29	0,19
Sucha Woda ³ (K) (9)	V-XI		0,11	0,01
Sucha Woda ² (RG) (9)	I-IX		0,32	0,24
Sucha Woda ² (RD) (9)	I-IX		0,36	0,23

¹Galas (mat. niepubl.), ²Galas (1993), ³Kownacki i in. (1997)

Ilość frakcji VFPOM w wodzie potoków tatrzańskich i alpejskich wykazywała istotną ujemną korelację z wielkością spadku koryta (odpowiednio $r = -0,79$, $p = 0,01$ i $r = -0,71$, $p = 0,02$) (Ryc. 26). W potokach typu kryal, bardziej zasobnych w materię rozpuszczoną, wartości te były wyższe niż w potokach typu ritral i krenal (Ryc. 26 B).

Frakcja bardzo drobnej materii organicznej (VFPOM), unosząca się w wodzie potoku, może podlegać trzem procesom: rozkładowi przez bakterie, wykorzystania przez bezkręgowce-filtratory lub opadania na dno potoku. W czasie niskich przepływów wody, większość materii alochtonicznej unoszonej w potoku jest prawdopodobnie w ostat-



Ryc. 26. Zależność ilości materii transportowanej (frakcji VFPOM) od stopnia nachylenia podłoża w potokach tatrzańskich (A) i alpejskich (B), a – kryal, b – ritral, c – krenal.

Fig. 26. The relationship between transported organic matter (VFPOM fraction) and stream gradient in Tatra (A) and alpine streams (B), 1 – kryal, 2 – ritral, 3 – krenal.

nim stadium rozkładu, gdyż już wielokrotnie przeszła przez układ pokarmowy bezkręgowców, a wtedy taki materiał jest bardzo oporny na dalszą degradację (Webster i in. 1995). W pewnych okolicznościach bezkręgowce – filtratory, takie jak przedstawiciele rodzin: Simuliidae, Hydropsychidae i niektóre Chironomidae mogą wykorzystać znaczącą część unoszącej się VFPOM, jak np. ma to miejsce poniżej wypływów z jezior (Rozdział 8) (Hoffsten 1999, Richardson i Mackay 1991). Jednak w większości potoków tylko niewielka część VFPOM (11%) jest wykorzystywana przez odżywiający się nią zwierzęta (Monaghan i in. 2001). Aktywność filtracyjna larw meszek Simuliidae i chrzączek z rodzaju *Hydropsyche* w potokach jest niewielka i zmniejsza się znacznie, gdy wzrasta przepływ, głębokość i zawartość POM (Monaghan i in. 2001). Depo-

zycja VFPOM na dnie potoków jest tylko okresowa, gdyż cząsteczki tej frakcji materii organicznej po chwilowym osadzeniu się na dnie w czasie następnego zwiększonego przepływu ulegają ponownie zawieszeniu w wodzie i są unoszone z biegiem potoku. Najnowsze badania (przy użyciu ^{14}C) wykazały, że czas osadzenia najmniejszych cząsteczek materii organicznej na dnie potoku wynosił kilka dni, a prędkość z jaką unoszone były cząsteczki o wielkości 15-51 μm i 53-106 μm wynosiła odpowiednio 150 m d^{-1} i 230 m d^{-1} (Newbold i in. 2005). Prędkość ta sugeruje, że znaczna część materii organicznej wynoszona z początkowych odcinków potoków jest transportowana na duże odległości i może zasilać rzeki, a nawet morza jeszcze zanim zostanie zmineralizowana.

5.2. Dynamika FPOM i CPOM unoszonej w wodzie potoków alpejskich, tatrzańskich i innych gór

Zawartość transportowanej materii organicznej (TOM) o rozmiarach cząstek powyżej 100 μm (FPOM + CPOM) była badana jedynie w kilku potokach alpejskich, zarówno typu kryal jak i ritral, gdzie równocześnie badano dobowe zmiany ilości dryfujących bezkręgowców (Robinson i in. 2002, Hieber i in. 2003). Zakres wartości TOM w potokach lodowcowych wahał się od 0,02 do 0,13 mg AFDM l^{-1} (Tab. 22). Najmniejsze ilości TOM występowały w okresie górskiej wiosny (czerwiec), jako efekt wysokiego stanu wody pochodzącej z topniejącego lodowca, który usunął już nagromadzoną materię. W potoku lodowcowym największe ilości TOM stwierdzano w lecie i na jesieni, w okresie niskiego stanu wody i jej zwiększonej przezroczystości (0,2 mg AFDM l^{-1} – Robinson i in. 2002) Fragmenty plechy glonu *Hydrurus foetidus*, który bujnie rozwijał wtedy się na kamieniach (Rozdział 3), były głównym składnikiem materii alochtonicznej unoszonej w wodzie potoków wysokogórskich.

Średnie roczne ilości transportowanej materii drobnocząsteczkowej FPOM (300 μm –1 mm) i grubocząsteczkowej CPOM (>1 mm) w potokach tatrzańskich badanych przez autorkę przedstawione zostały w tabeli 24. Ilości materii organicznej

Tabela 24. Średnie roczne ilości TOM (mg l^{-1}) i jej frakcji w potokach tatrzańskich, w nawiasach ilość prób; ŁA – łąka alpejska, K – kosówka, RG – regiel górny, RD – regiel dolny.

Table 24. The annual mean values of TOM (mg l^{-1}) and its fractions in Tatra streams, number of samples in parentheses, ŁA – alpine meadow, K – dwarf pine belt, RG – upper montane belt, RD – lower montane belt.

Potok Stream	FPOM	CPOM	TOM
Wypływający z Zadniego Stawu ¹ (ŁA) (32)	0,0029	0,0021	0,0050
Sucha Woda ² (ŁA) (22)	0,0017	0,0018	0,0035
Sucha Woda ² (K) (20)	0,0032	0,0066	0,0098
Sucha Woda ³ (RG) (14)	0,0038	0,0057	0,0095
Sucha Woda ³ (RD) (24)	0,0028	0,0101	0,0129
Biały ⁴ (RD) (32)	0,0020	0,0166	0,0186
Bystra Woda ¹ (RD) (48)	0,0042	0,0085	0,0127

¹ Galas (mat. niepubl.), ² Kownacki i in. (1997), ³ Galas (1993), ⁴ Galas i Dumnicka (2003)

TOM unoszonej w wodzie reglowych potoków tatrzańskich były bardzo małe i wahały się od 0,003 do 0,018 mg AFDM l⁻¹. Udział frakcji CPOM w potoku płynącym w piętrze alpejskim stanowił ok. 40% TOM i wzrastał do 90% w potoku w piętrze regla dolnego.

Unoszona w wodzie materia organiczna drobnocząsteczkowa i grubocząsteczkowa była przedmiotem badań w wielu górskich potokach reglowych Ameryki Północnej (Ryc. 2). Zawartość TOM badano w nich wielokrotnie, zazwyczaj na tych samych stanowiskach, gdzie prowadzono badania ilościowe materii organicznej osadzonej na dnie. Średnie ilości TOM stwierdzone w tych potokach zebrane są w tabeli 25. W potokach płynących przez tereny zalesione wykazano statystycznie istotnie większą ilość transportowanej materii alochtonicznej niż w potokach płynących przez piętro alpejskie (Golladay 1997). Wartości TOM stwierdzone w badanych potokach górskich USA były zbliżone, jakkolwiek zakres wielkości cząsteczek frakcji FPOM i CPOM przyjęty przez różnych autorów nie był jednakowy, co nie pozwala dokonać porównania ilości TOM pomiędzy poszczególnymi potokami (Tab. 25). Na przykład Wallace i in. (1982b) w badaniach transportowanej materii uwzględnił cząsteczki większe od 4 mm, podczas gdy Angradi (1991) uznał za CPOM cząsteczki od 1 do 6 mm, co mogło zaniżać wartość TOM. Najmniejszy rozmiar branych pod uwagę cząsteczek materii transportowanej wynosił od 0,45 do 250 μm (Tab. 25). Zakres podanych średnich wartości TOM dla niskorzędowych potoków górskich o spadku większym niż 10% mieścił się w przedziale od 0,59 do 1,5 mg AFDM l⁻¹ (Naiman i Sedell 1979a, O'Hop i Wallace 1983). W rzekach wyżynnych wysokiego rzędu ilości TOM wynoszą ok. 1,5 mg AFDM l⁻¹,

Tabela 25. Średnie roczne ilości TOM w potokach górskich USA i rzece wyżynnej.

Table 25. The mean values of the TOM in American mountain streams and upland river.

Potok Stream	Wysokość Altitude (m n.p.m.)	Rząd ciek River order	Szerokość Width (m)	Przepływ Discharge (m ³ s ⁻¹)	Spadek Gradient (%)	TOM (mg l ⁻¹)
Dryman Fork ¹ , CHL (Płn Karolina)	1245	1.	0,5	0,44	10,5	1,50
Hugh White Creek ² , CHL (Płn Karolina)	996	2.	1,5	0,02	16	1,00
Potok No 53 ³ , CHL (Płn Karolina)	829	1.		0,0053	27	0,80
Potok No 53 ⁴ , CHL (Płn Karolina)	829	1.		0,001	27	1,50
Devil's Club Creek ⁵ (Oregon)	810	1.	0,6	0,013	40	0,95
Mack Creek ⁵ (Oregon)	800	3.	3,0	0,035	13	0,59
Henry's Fork ⁶ (Idaho)		4.	50	5	0,5	1,24
New River ⁷ (Virginia)	rzeka	6.	60	53		5,40

wyżynna

¹Wallace i in. (1982b), ²O'Hop i Wallace (1983), ³Cuffney i Wallace (1988), ⁴Wallace i in. (1995), ⁵Naiman i Sedell (1979a), ⁶Angradi (1991), ⁷Newbern i in. (1981)

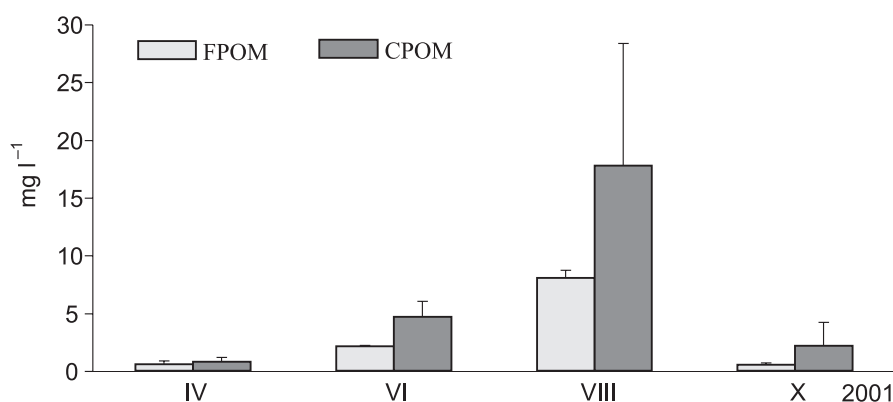
Wielkość mierzonych cząsteczek detrytus (Size of detritus particles measured): ¹FPOM: 250 μm – 1 mm, CPOM >6mm, ²TOM: >230 μm, ³FPOM: 234 μm – 2 mm, CPOM: >2 mm, ⁴TOM: 0,45 μm – 4 mm, ⁵FPOM: 250 μm – 4 mm, CPOM: >4 mm, ⁶TOM: >106 μm, ⁷FPOM: 0,45 μm – 0,59 mm, CPOM: >0,59 mm

a w dużych rzekach, jak np. w rzece Missisipi, mogą osiągać wartość $5,4 \text{ mg AFDM l}^{-1}$ (Newbern i in. 1981), głównie dzięki większej produkcji materii autochtonicznej (Sedell i in. 1978). W 1. i 2. rzędowych regłowych potokach amerykańskich ilość frakcji drobnocząsteczkowej była wyższa od grubocząsteczkowej (Sedell i in. 1978, Cummins i in. 1981, Wallace i in. 1982b, O'Hop i Wallace 1983).

Ilości TOM w potokach tatrzańskich były niższe od stwierdzanych w porównywalnych amerykańskich potokach górskich (Tab. 25). Można to wytłumaczyć tym, że w badaniach własnych przyjęty zakres wielkości drobnocząsteczkowej materii organicznej wynosił od 300 do 1000 μm , a tym samym nie zostały uwzględnione frakcje ultra FPOM: 50-125 μm i 125-250 μm , których procentowy udział w całej puli TOM jest wysoki (Sedell i in. 1978, Cummins i in. 1981), a były one brane pod uwagę w badaniach amerykańskich. Transport większości materii organicznej w wielu potokach i rzekach płynących w różnego rodzaju zlewniach odbywa się w postaci cząsteczek o wielkości od 3 do 20 μm (Naiman i Sedell 1979a). Cząsteczki tych rozmiarów są najliczniejsze w ciekach, gdyż być może nie są w pełni wykorzystywane przez konsumentów, albo są szybko i stale produkowane w czasie rozkładu CPOM i FPOM (Naiman i Sedell 1979a). Jednak ze względu na trudności metodyczne są one bardzo rzadko uwzględniane w pomiarach.

W tatrzańskim potoku Bystra Woda w piętrze regla dolnego największe ilości transportowanej materii organicznej stwierdzono w sierpniu (Ryc. 27). Wartość ta różniła się istotnie od wartości stwierdzonych w pozostałych miesiącach (ANOVA, $p < 0,05$). Wysoki udział frakcji CPOM, szczególnie w miesiącach letnich, w okresie silnych deszczów mógł być spowodowany zwiększonym opadaniem głównie szpilek świerkowych i zwiększoną siłą transportującą wody.

Podobnie, zmiany sezonowe zawartości TOM w amerykańskich potokach regłowych wykazały maksimum wartości w okresie lata, kiedy występuje zwiększona ilość opa-



Ryc. 27. Zmiany ilości unoszonej w wodzie frakcji FPOM i CPOM (+SD) w potoku Bystra Woda (regiel dolny) w sezonie wegetacyjnym (Galas, mat. niepubl.).

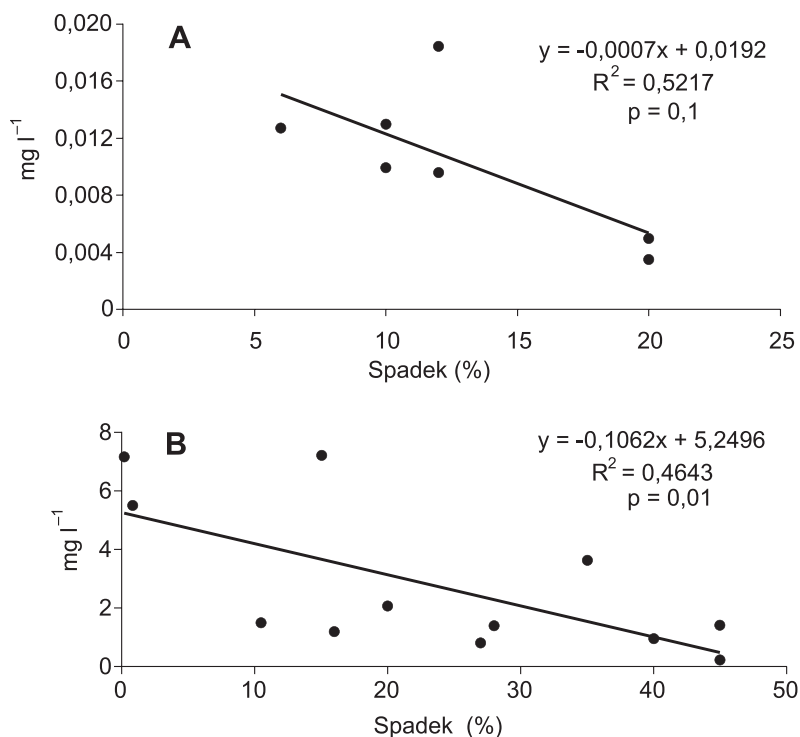
Fig. 27. Changes of transported FPOM and CPOM fractions (+SD) in the Bystra Woda stream (lower submontane belt) during the vegetation season (Galas unpubl.).

dów i czasowe podniesienie się stanu wody w potoku (Kiffney i in. 2000). Minimum unoszonej z wodą materii organicznej było obserwowane również w okresie zimy, gdy stan wody w potokach jest najniższy (Newbern i in. 1981, Wallace i in. 1982b, Webster i in. 1995, Webster i Golladay 1984).

Na zawartość materii unoszonej z wodą potoków ma wpływ rodzaj lasu, przez który on płynie (liściasty czy szpilkowy). Na podstawie średnich rocznych ilości materii organicznej unoszonej w różnorodnych ciekach, od rzek o wielkości przepływu ok. $200\ 000\ \text{m}^3\ \text{s}^{-1}$ (Amazonka) do potoków o kilku $\text{m}^3\ \text{s}^{-1}$, Newbern i in. (1981) podzielili je na dwie grupy: o dużej zawartości TOM $> 4\ \text{mg}\ \text{AFDM}\ \text{l}^{-1}$ oraz niskiej zawartości TOM $< 2\ \text{mg}\ \text{AFDM}\ \text{l}^{-1}$. Pierwsza grupa to rzeki płynące przez las liściasty. Natomiast druga grupa, z niższą ilością TOM, to potoki i rzeki obszarów pokrytych lasem szpilkowym, w których topnienie śniegów prawie zawsze powoduje podniesienie stanu wód. Wg tego podziału reglowe potoki tatrzańskie, płynące przez tereny zalesione głównie świerkiem i jodłą, powinny należeć do kategorii cieków o niskiej ilości unoszonej materii organicznej. Badania autorki wykazały, że w potokach tatrzańskich podział ten sprawdza się. Istotny wzrost ilości materii transportowanej, szczególnie gruboziarnistej CPOM, następuje w odcinkach wysychających, gdy woda zaczyna ponownie płynąć (Rozdział 9) (Galas 1993).

Badania dynamiki materii alochtonicznej w potokach pokazują, że chociaż większość detrytusu dostaje się do potoku jako duże kawałki (liście, szpilki, kawałki drewna) to ich eksport następuje w postaci małych cząsteczek o średnicy $< 50\ \mu\text{m}$ (Sedell i in. 1978, Naiman i Sedell 1979a, 1979b, Wallace i in. 1982b, Webster i Meyer 1997). Sugeruje to, że CPOM jest transportowana jedynie na krótkie odległości (od < 1 do $\sim 1\ \text{km}$) (Cushing i in. 1993) i jest rozkładana bardzo blisko miejsca dostania się do potoku. Dotyczy to szczególnie niskorzędowych małych potoków o zalesionych brzegach (Webster i in. 1994). Odległość, na jaką materia organiczna może być unoszona zależy od szybkości prądu wody (Minshall i in. 2000, Brookshire i Dwire 2003) oraz parametrów morfometrycznych potoku, takich jak: szerokość i głębokość oraz jego spadek (Golladay 1997). Zasięg, na jaki frakcja CPOM (Speaker i in. 1984, Jones i Smock 1991, Wallace i in. 1995) i FPOM (Cushing i in. 1993, Minshall i in. 2000) może być transportowana, wzrasta przy zwiększającym się przepływie wody w potoku i jego wielkości. Istotna statystycznie zależność pomiędzy średnią ilością TOM a średnią wielkością przepływu wody w potoku występowała jedynie w czasie dużego przepływu (Bilby i Likens 1979), natomiast w pozostałych okresach nie stwierdzono tej zależności (Webster i Golladay 1984, Wallace i in. 1995).

Czynnikiem abiotycznym wpływającym dodatnio na ilość transportowanej gruboziarnistej materii organicznej w potokach płynących przez las jest suma opadów w zlewni potoku, natomiast korelującym ujemnie jest nachylenie potoku, tzn. w potokach płynących po terenie o niewielkim spadku zawartość TOM wzrasta (Golladay 1997). Badania własne reglowych potoków tatrzańskich potwierdziły tę odwrotną zależność pomiędzy ilością TOM (frakcja $> 100\ \mu\text{m}$) a spadkiem potoku ($r = -0,64$, $p = 0,1$)



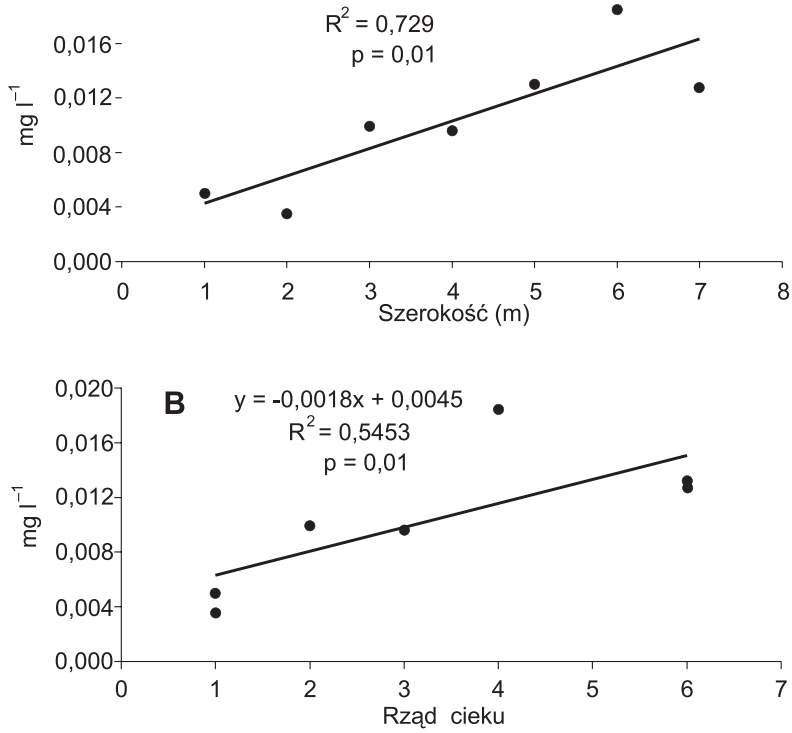
Ryc. 28. Zależność ilości TOM od stopnia nachylenia podłoża w potokach tatrzańskich (A) i w górskich potokach amerykańskich (B)

Fig. 28. Relationship of TOM values versus stream gradient in the Tatra streams (A) and mountain American streams (B).

(Ryc. 28 A). Taki sam rodzaj zależności wynika również z danych podanych przez Golladay (1997) i zebranych w tabeli 24 dotyczących potoków 1. i 2. rzędowych USA płynących przez las szpilkowy i las liściasty na różnych szerokościach geograficznych ($r = -0,67$, $p = 0,01$) (Ryc. 28 B). Podobną zależność ilości TOM od nachylenia potoku wykazano w badaniach porównawczych 36 potoków z różnych szerokości geograficznych (Webster i Meyer 1997, Golladay 1997). W potokach płynących przez las szpilkowy ilość TOM nie przekraczała 2 mg AFDM l^{-1} bez względu na wielkość spadku potoku, podczas gdy w potokach płynących przez las liściasty wielkość TOM wzrastała od 4 do 7 mg AFDM l^{-1} wraz ze zmniejszającym się nachyleniem podłoża (Ryc. 28 B).

W badanych potokach tatrzańskich ilość TOM zwiększała się istotnie również wraz ze wzrostem takich parametrów abiotycznych, jak szerokość potoku ($r = 0,84$, $p = 0,01$) (Ryc. 29 A) oraz rzędowość potoku ($r = 0,83$, $p = 0,01$) (Ryc. 29 B).

W przypadku dużych fragmentów drewna o długości $>1 \text{ m}$ i szerokości $>10 \text{ cm}$, czynnikami kontrolującymi ich transport, jak i osadzanie się na dnie potoku, były parametry morfometryczne potoku, takie jak jego szerokość oraz stopień zakrzywienia brzegów (Nakamura i Swanson 1994).



Ryc. 29. Zależność ilości TOM w potokach tatrzańskich od A – szerokości i B – rzędu ciek.

Fig. 29. Relationship of TOM values versus width (A) and order (B) of Tatra streams.

6. Rozkład detrytus w potokach wysokogórskich i górskich

Rozkład materii organicznej odgrywa ogromną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów potoków (Cummins 1974, Gessner i Chauvet 2002). Decyduje on o krążeniu pierwiastków i energii w większości łańcuchów pokarmowych (Graça 1993, Wallace i in. 1997a). Alochtoniczna materia organiczna, dostająca się do potoku głównie pod postacią opadających liści, ulega rozkładowi, w wyniku czego wytworzona zostaje rozpuszczona i drobnocząsteczkowa materia organiczna oraz CO₂ (Webster i Benfield 1986, Webster i in. 1999). Poza liśćmi dodatkowymi składnikami detrytus, które mogą dostać się do wody, są większe kawałki drewna (o długości powyżej 4 cm) i patyki (o długości mniejszej od 4 cm). Proces ich rozkładu jest jednak o wiele wolniejszy niż w przypadku liści, gdyż wymaga dłuższego czasu nasiąkania wodą i obecności bezkręgowców – ksylofagów odżywiających się martwym drewnem (Anderson i Sedell 1979). Dlatego też kawałki drewna wnoszą mniejszy bezpośredni wkład w przepływ energii w potokach (Webster i Benfield 1986).

Rozkład materii organicznej jest procesem ciągłym obejmującym etapy biotyczne i abiotyczne (fizyczne i chemiczne), których intensywność i czas trwania zależą zarówno od rodzaju detrytus (liście, szpilki, drewno), jak i charakteru potoku (Petersen i Cummins 1974). Proces rozkładu detrytus w wodzie przebiega według określonej kolejności, w trzech fazach o różnym czasie trwania (Kaushik i Hynes 1971). Z liści, w ciągu kilku pierwszych dni po nasiąknięciu wodą, wyplukiwane są rozpuszczalne składniki organiczne oraz nieorganiczne i w tej fazie dochodzi do utraty 10-30% ich początkowej masy (Webster i Benfield 1986). W kolejnej fazie rozkładu następuje kolonizacja przez mikroorganizmy: bakterie i grzyby wodne z klasy Hyphomycetes, które produkują enzymy hydrolizujące polisacharydy (Bärlocher 1992, Suberkropp i Klug 1980). Powoduje to stopniowy rozkład liści na mniejsze fragmenty, co zachodzi również w wyniku mechanicznego działania wody czy kamieni. W ostatniej fazie dalsze rozdrobnienie odbywa się pod wpływem aktywności pokarmowej bezkręgowców – detrytusożerców, głównie rozdrabniaczy (Anderson i Sedell 1979, Wallace i in. 1982a, Graça 2001).

Szybkość procesów rozkładu zależy w dużym stopniu od rodzaju detrytus, gdyż liście różnych gatunków drzew mają różny skład chemiczny (Triska i in. 1975). Determinuje to tempo ich rozkładu, które może być wolne, np. dla szpilek drzew i krzewów iglastych czas zaniku 90% ich masy wyjściowej wynosi nawet ponad 15 miesięcy, a współczynnik tempa rozkładu k równa się 0,005 (Petersen i Cummins 1974). W przypadku liści drzew iglastych (szpilek), proces ich rozkładu jest wolniejszy niż liści drzew liściastych ze względu na obecność wosku i kutyny/kutikuli tworzących barierę dla rozkładającego działania grzybów. Również kompleksy tanin i polifenoli z białkami, zawarte w szpilkach, hamują aktywność bakterii i bezkręgowców – detrytusożerców (Webster i Benfield 1986). Natomiast dla liści drzew z rodzajów *Cornus* i *Fraxinus* stwierdzono szybkie tempo rozkładu (k w granicach od 0,01 do 0,015), a czas zaniku

90% ich masy wyjściowej wynosił mniej niż 8 miesięcy. Jedynie w przypadku liści eukaliptusa i buka południowego w potoku australijskim rozkład zachodził bardzo wolno, pomimo wysokiej temperatury wody (18°C). Liście obu tych gatunków drzew są odporne na dekompozycję ze względu na skórzastą (*Eucaliptus*) lub też grubą, woskową kutikulę na swojej powierzchni (*Nothofagus*) oraz niską zawartość azotu w porównaniu do innych, szybciej rozkładających się liści (Blackburn i Petr 1979).

Częstym obiektem badań eksperymentalnych tempa rozkładu materii organicznej w potokach, w tym również górskich (Tab. 26), były liście różnych gatunków należą-

Tabela 26. Porównanie tempa dekompozycji liści różnych gatunków drzew w różnych potokach, CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory, bd – brak danych .

Table 26. The comparison between decomposition rate of leaves from different tree species in various streams, CHL – Coweeta Hydrologic Laboratory, bd – no data.

Gatunek Species	Współ- czynnik tempa rozkładu <i>k</i> (dzień ⁻¹) Breakdown rate <i>k</i> (day ⁻¹)	Średnia temperatura wody Mean water temperature (°C)	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Potok Stream
<i>Alnus tenuifolia</i> ¹	0,0308	0	2410	Little Beaver Creek (USA)
<i>Pinus ponderosa</i> ¹	0,0038	0	2410	Little Beaver Creek (USA)
<i>Salix glauca</i> ²	0,0150	3	1800	Twin Creek (Kanada)
<i>Sorbus aucuparia</i> ³	0,0150	3,5	1560	Sucha Woda (Tatry)
<i>Pinus mugo</i> ³	0,0041	3,5	1560	Sucha Woda (Tatry)
<i>Quercus pyrenaica</i> ⁴	0,0030	3	1200	Potok w Sierra de Francia Hiszpania)
<i>Pinus sylvestris</i> ⁴	0,0020	3	1200	Potok w Sierra de Francia (Hiszpania)
<i>Alnus glutinosa</i> ⁵	0,0157	5,8	940	Touyre (Francja)
<i>Alnus glutinosa</i> ⁶	0,0145	bd	950	Agüera (Hiszpania)
<i>Acer rubrum</i> ⁷	0,0138	bd	841	potok w CHL (USA)
<i>Quercus alba</i> ⁷	0,0040	bd	841	potok w CHL (USA)
<i>Tsuga heterophylla</i> ⁸	0,0025	4	800	Mack Creek (USA)
<i>Alnus rubra</i> ⁸	0,0168	4	800	Mack Creek (USA)
<i>Alnus incana</i> ⁹	0,0140	3,5	775	Sucha Woda (Polska)
<i>Populus tremuloides</i> ¹⁰	0,0046	3	potok nizinny	Augusta Creek (USA)
<i>Acer rubrum</i> ⁵	0,0107	3	”	Augusta Creek (USA)
<i>Salix lucida</i> ¹⁰	0,0078	3	”	Augusta Creek (USA)
<i>Quercus alba</i> ¹⁰	0,0052	3	”	Augusta Creek (USA)
<i>Pinus resinosa</i> ¹¹	0,0030	–	–	warunki laboratoryjne

¹Short i in. (1980), ²Mutch i in. (1983), ³Galas (1996), ⁴Escudero i in. (1991), ⁵Gessner (1991), ⁶Pozo (1993), ⁷Wallace i in. (1982a), ⁸Sedell i in. (1975), ⁹Galas (1995), ¹⁰Petersen i Cummins (1974), ¹¹Bärlocher i in. (1978), ¹⁰Bärlocher i in. (1978)

cych do rodzaju olsza *Alnus*, w których zawartość azotu w porównaniu do liści drzew innych gatunków jest wysoka (Triska i in. 1975). Powoduje to, że są one preferencyjnie kolonizowane przez wodne grzyby i bakterie (Suberkropp i Klug 1980), przez co są chętniej zjadane przez detrytusożerców (Webster i Benfield 1986). Tempo całkowitego rozkładu liści olszy jest szybsze w porównaniu do liści innych gatunków drzew i wynosi od 50 do 150 dni (Short i in. 1980, Pozo 1993, Galas 1995, Braioni i in. 2004). Tak krótki czas rozkładu wynika z wysokiej zawartości azotu (Kaushik i Hynes 1971, Petersen i Cummins 1974), która dodatkowo wpływa na szybką kolonizację liści po ich nasiąknięciu wodą i degradację przez mikroorganizmy (Anderson i Sedell 1979). Spośród liści różnych gatunków drzew olsza jest też preferowana przez bezkręgowce – rozdrabniacze (Cowan i in. 1983, Pozo 1993).

Temperatura wody może być czynnikiem środowiskowym mającym wpływ na tempo rozkładu detrytusu, jakkolwiek proces ten może również zachodzić szybko nawet w temperaturze około 0°C (Short i in. 1980, Cowan i in. 1983). Porównując tempo rozkładu liści w potokach położonych na różnych wysokościach n.p.m. stwierdza się, że w przypadku liści drzew rozkładających się szybko, np. olszy, wierzby czy jarzębiny, jak i liści drzew rozkładających się wolno z rodzaju *Quercus* czy *Pinus*, w potokach górskich jest ono porównywalne do tempa stwierdzanego w potokach nizinnych, ale o niskiej temperaturze wody (Tab. 26). W potokach górskich, podobnie jak w leśnych potokach nizinnych, czas zaniku 90% masy wyjściowej liści olszy wynosił około 50 dni. Zasiadlały je najpierw bakterie i grzyby wodne również aktywne w niskich temperaturach (Gessner i in. 1998), a następnie makrobezkręgowce (Short i Ward 1980, Pozo 1993, Galas 1995).

W jaskini górskiej, gdzie temperatura wody w ciągu roku jest niska, o małym zakresie wahań (4,5-5,5°C), tempo rozkładu liści jarzębiny i olszy było bardzo wolne (Galas i in. 1996), podczas gdy w potoku Sucha Woda w piętrze kosodrzewiny i regla rozkład liści drzew tych samych gatunków był szybszy (Galas 1995, 1996). Współczynnik tempa rozkładu liści olszy i jarzębiny w siatkach o oczkach 0,3 mm w wodzie jaskini i w potoku nie różnił się istotnie (Tab. 27), podczas gdy dla liści umieszczonych w siatkach o wielkości oczek 5 mm różnica ta była statystycznie istotna (t -test, $p < 0,001$) (Ryc. 30) (Galas 1995, Galas i in. 1996). Wynikało to z obecności bezkręgowców – rozdrabniaczy mogących penetrować siatkę o tak dużych oczkach, których brak w wodzie jaskini.

W potoku tatrzańskim tempo rozkładu liści jarzębiny (na wysokości 1560 m n.p.m.) oraz olszy (775 m n.p.m.) nie różniły się istotnie, podczas gdy na wysokości 1560 m n.p.m. tempo rozkładu szpilek kosówki było istotnie wolniejsze od tempa rozkładu liści jarzębiny (t -test, $p < 0,001$) (Tab. 27).

Literatura dotycząca procesów rozkładu detrytusu pochodzenia głównie eolicznego (Swan 1963), w potokach płynących powyżej górnej granicy lasu jest nieliczna (Ward 1994). Niewielkie ilości materii alochtonicznej ulegającej rozkładowi w wodzie tych potoków to nawiewane z wiatrem pyłki, nasiona, spory, obumarłe fragmenty owadów i roślin. Występujące nad niektórymi potokami wysokogórskimi niskie, krzewiaste wierzby

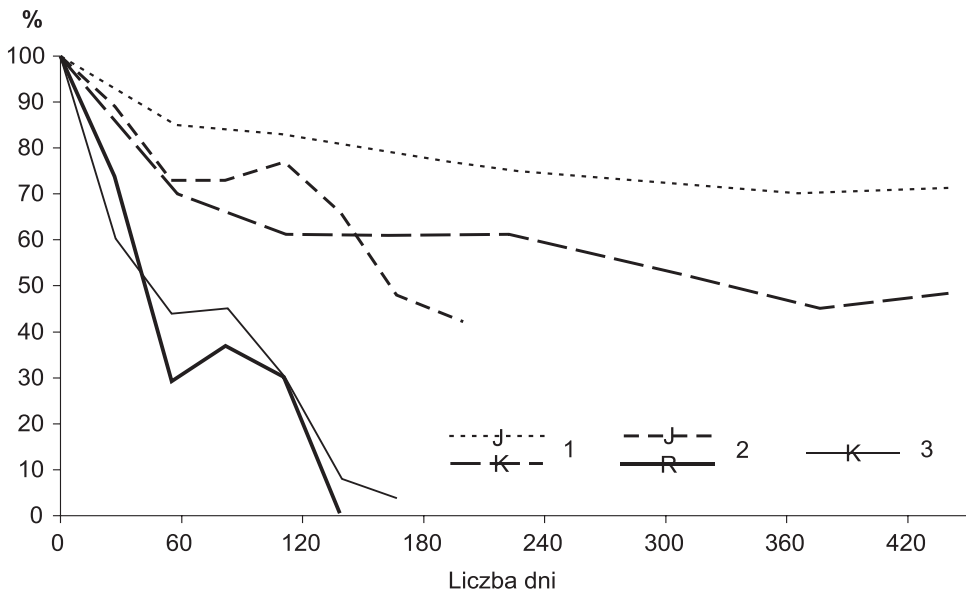
Tabela 27. Porównanie tempa dekompozycji liści kosówki, olchy i jarzębiny w potoku Sucha Woda i wodzie jaskini tatrzańskiej.

Table 27. The comparison between decomposition rate of dwarf pine, alnus and sorb leaves in the Sucha Woda stream and Tatra Mts cave water.

Gatunek Species	Wielkość oczka siatki Mesh size (mm)	k (dzień ⁻¹) k (day ⁻¹)	Zakres temperatury Range of temp. (°C)	Położenie stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)
<i>Pinus mugo</i> ¹	5	0,0041	1,6-9,5	1560
<i>Sorbus aucuparia</i> ¹	5	0,015	1,6-9,5	1560
<i>Sorbus aucuparia</i> ²	5	0,0031	4,5-5,0	1228
<i>Alnus incana</i> ²	5	0,0013	4,5-5,0	1228
<i>Alnus incana</i> ²	0,3	0,0014	4,5-5,0	1228
<i>Alnus incana</i> ³	5	0,0140	1,2-12,8	775
<i>Alnus incana</i> ³	0,3	0,0025	1,2-12,8	775

¹Galas (1996), ²Galas i in. (1996), ³Galas (1994)

dostarczają jedynie niewielkich ilości opadłych liści w porównaniu do źródliskowych części potoków płynących przez tereny zalesione (Fisher i Likens 1973, Malmqvist i in. 1978). Liście olszy zielonej *Alnus viridis* eksperymentalnie wprowadzone do alpejskiego potoku typu krenal w dolinie Val Roseg (Szwajcaria) na wysokości 2080 m n.p.m. ulegają szybkiemu rozkładowi ($k = 0,0113$, oczka siatki 5 mm) (Gessner i in. 1998).



Ryc. 30. Tempo rozkładu masy liściowej w wodzie jaskini tatrzańskiej (J), piętrze regla dolnego (R) i kosówki (K) trzech gatunków drzew 1 – *Sorbus aucuparia*, 2 – *Alnus incana* i 3 – *Pinus mugo* (Galas 1995, 1996).

Fig. 30. Breakdown rate of litter material in mountain cave water (J), in lower montane (R) and dwarf pine belt (K) of three trees: 1 – sorb, 2 – alnus, and 3 – dwarf pine (Galas 1995, 1996).

Tempo rozkładu liści tego gatunku było większe jedynie w wypływie z jeziora wysokogórskiego ($k = 0,048$), jako efekt działania efektywnego zgryzacza, chrzączki *Acrophylax zerberus* Brauer (Robinson i in. 1998). Na wysokości powyżej górnej granicy lasu liście olszy zielonej były kolonizowane przez gatunki grzybów i makrobezkręgowców podobne jak w leśnych potokach reglowych (Robinson i Gessner 2000b).

Uważa się, że bezkręgowce – rozdrabniacze detrytusu odgrywają najważniejszą rolę w procesie rozkładu liści w potokach reglowych, ich rola może być jednak mniejsza w potokach alpejskich i zależna od pochodzenia wody w potoku (Hieber i Gessner 2002). Liście olszy zielonej ulegają szybszemu rozkładowi w potokach krenalnych ($k = 0,0085$) niż lodowcowych ($k = 0,0027$) (Robinson i Jolidon 2005). W potokach zasilanych wodą ze źródeł parametry fizyczno-chemiczne są w ciągu roku stałe, podczas gdy potoki powstające z topniejącego lodowca charakteryzuje niestabilność koryta spowodowana dużymi wahaniami przepływu i prędkości wody, co znacznie hamuje rozwój zarówno bezkręgowców, jak i grzybów wodnych. W rozkładzie materii organicznej w tych potokach ważniejszą od bezkręgowców rolę może odgrywać mechaniczna fragmentacja (Gessner i in. 1998, Robinson i in. 1998). Udowodniono, że mechaniczna fragmentacja drewna na skutek ruchów wody, a przede wszystkim rumoszu, podczas zwiększonego stanu wody jest odpowiedzialna za procesy rozdrabniania jego dużych kawałków (1-10 m długości i 10-40 cm średnicy) w Potoku Waksmundzkim (Tatry) na wysokości od 1380 do 1080 m n.p.m. (Zielonka i in. w druku).

Igły modrzewia europejskiego, gatunku naturalnie występującego blisko górnej granicy lasu, rozkładają się w potokach alpejskich wolniej niż liście olszy zielonej (Robinson i in. 2000). Dostarczają one na tych wysokościach do potoków największych ilości detrytusu, ale jedynie w potokach zasilanych wodami źródłanymi tempo ich rozkładu jest istotnie szybsze ($k = 0,0055$) niż w potokach lodowcowych ($k = 0,0025$). W potokach typu krenal występuje większe zagęszczenie bezkręgowców – rozdrabniaczy oraz istotnie wyższa biomasa grzybów kolonizujących rozkładające się szpilki modrzewia (Robinson i in. 2000).

W potokach tatrzańskich płynących na wysokości od 1500 do 1600 m n.p.m. jedynym źródłem gruboziarnistej materii są szpilki, gałązki lub szyszki kosówki (Galas 1996). Tempo ich rozkładu jest wolne, podobne do tempa rozkładu szpilek innych gatunków krzewów i drzew w innych potokach górskich czy w warunkach laboratoryjnych (Tab. 26). Tempo dekompozycji liści może być szybsze w potokach niskiego rzędu, położonych wyżej w porównaniu do potoków wyższego rzędu, w ich dolnym biegu (Minshall i in. 1983, Naiman i in. 1987, Cortes i in. 1995). Szybsze tempo rozkładu detrytusu w górnych, źródłiskowych partiach potoków może być efektem aktywności bakterii, grzybów i bezkręgowców (Robinson i Gessner 2000a) oraz abiotycznej fragmentacji detrytusu. Jednak niektórzy autorzy stwierdzili odwrotną zależność tempa rozkładu liści olszy czarnej *Alnus glutinosa* (Fabre i Chauvet 1998) czy buka zwyczajnego (Fleituch 2001) od gradientu wysokości potoku. Na odmienną uzyskanych wyników odnośnie szybkości rozkładu liści w zależności od wysokości bezwzględnej potoku

może mieć wpływ zagęszczenie detrytusożerców zgryzaczy (Benfield i Webster 1985) czy mikroorganizmów (Gessner i Chauvet 2002), a przede wszystkim rozmiary potoku (Fabre i Chauvet 1998).

Na specyficzne mozaikowe dno potoku górskiego składają się obszary pokryte różnej wielkości głazami i kamieniami oraz zastoiska z detrytusem, który rozkładając się tworzy tam okresowy magazyn biogenów (Bilby i Likens 1980). Tempo rozkładu liści w zastoiskach jest wolniejsze niż w nurcie potoku, gdzie stosunkowo szybki prąd wody wzmacnia mechaniczny rozkład transportowanego detrytusu (Mutch i in. 1983, Casas 1996). Podobne działania mają wysokie przepływy wody w okresach wiosenno-letnich, powodujące wypłukiwanie i dodatkową mechaniczną fragmentację detrytusu nagromadzonego w zastoiskach, co istotnie przyspiesza tempo jego rozkładu.

Niewielka ilość detrytusożerców występująca w górskich potokach okresowych nie sprzyja procesowi rozkładu materii alochtonicznej (Kirby i in. 1983). Podobnie jest w przypadku zakwaszonych potoków górskich, bez względu na to czy niskie pH ma charakter naturalny (Wogezy, Francja), czy też jest spowodowane zanieczyszczeniem powietrza. Ze względu na szybką utratę substancji biogenych w warunkach obniżonego pH (Solada i in. 1996), rozwój mikroorganizmów i makrobezkręgowców jest zahamowany (Benfield i Webster 1985, Dangles i in. 2004), co powoduje, że tempo procesu rozkładu detrytusu w takich potokach jest wolniejsze. Spadek zagęszczenia i biomasy obunoga *Gammarus fossarum*, aktywnego zgryzacza liści, bardzo wrażliwego na zakwaszenie wody, powoduje znaczne, bo 20-krotne obniżenie tempa rozkładu liści buka zwyczajnego (Dangles i in. 2004).

Potoki tatrzańskie, szczególnie te płynące w Tatrach Wysokich po granitowym podłożu, mają niską zdolność buforową, przez co mogą łatwo ulegać antropogennemu zakwaszeniu. Na przykład w latach 80. XX wieku w Potoku Waksmundzkim w okresie wiosennych roztopów odczyn wody był kwaśny (nawet <5), jednak w lecie pH wody było obojętne (Grodzińska-Jurczak i Krywult 1992). Przeprowadzone w Tatrach badania eksperymentalne procesu rozkładu liści zostały wykonane jedynie w piętrze koso-drzewiny i reglowym potoku Sucha Woda (Galas 1995, 1996), gdzie pH wody w ciągu roku było obojętne i nie podlegało większym wahaniom (Tab. 7). Trudno więc określić czy, i jaki wpływ może mieć ewentualne antropogenne zakwaszenie na tempo dekompozycji liści w potokach Tatr.

7. Wykorzystanie materii organicznej przez faunę bentosową w potokach wysokogórskich i górskich

Konsumpcja grubocząsteczkowego detrytusu przez bezkręgowce bentosowe, w wyniku której CPOM jest rozdrabniana do FPOM, jest kluczowym procesem w funkcjonowaniu ekosystemu potokowego (Cummins 1973, Andersen i Sedell 1979, Meyer i O'Hop 1983). W potokach górskich do bentosu odżywiającego się całymi liśćmi należą larwy muchówek Tipulidae (Cummins i in. 1989), a w potokach tatrzańskich larwy chrzączek z rodziny Limnephilidae i widelnic z rodziny Nemouridae (Tab. 28).

Detrytusożerne bezkręgowce chętniej zjadają liście wcześniej skolonizowane przez mikroorganizmy niż liście nie zasiedlone przez mikroflorę, do której należą grzyby wodne dominujące w procesie rozkładu liści (Barlöcher 1992, Barlöcher i in. 1978). Konsumenci detrytusu poza liśćmi mogą odżywiać się kawałkami drewna, które w potokach płynących przez regiel stanowią 15-50% całkowitej masy detrytusu (Anderson i Sedell 1979).

Na skutek działania rozdrabniaczy z CPOM powstaje FPOM, która stanowi pokarm zjadany przez bezkręgowce: filtratory-zawiesinobjadły, które zbierają cząsteczki za pomocą specjalnych aparatów filtrujących lub wychwytyjących, są to np. wachlarzowate struktury na głowie u Simuliidae. W potokach górskich do grupy filtratorów-zawiesinobjadły należą larwy chrzączek z rodzin Philopotamidae, Psychomyiidae, Polycentropodidae i Hydropsychidae, które zbierają zawiesinę cząsteczek organicznych używając do tego systemu sieci (Cummins 1973, Wallace i Merritt 1980) oraz larwy meszek *Prosilium* sp. (Tab. 28), najczęściej występujące w wodach potoków górskich, a szczególnie w tych wypływających z jezior (Kownacki i in. 1997, Galas, mat. niepubl.). Do innych rodzin muchówek przystosowanych do odżywiania się drobnocząsteczkową materią organiczną w potokach górskich należy wiele gatunków Chironomidae. Niektóre z nich budują rurki zaopatrzone w sieci łowne i wywołują w nich przepływ falującymi ruchami ciała (Wallace i Merritt 1980). Inną grupą organizmów odżywiających się drobnocząsteczkową materią organiczną są zbieracze osadów z różnych powierzchni. Należą do nich liczne gatunki jętek (w potokach tatrzańskich *Baetis alpinus*, *Rhitrogena* sp., *Allogamus* sp.) (Tab. 28, Galas, mat. niepubl.), a także nicienie i skąposzczety (Kawecka 1977). Istnieje istotna dodatnia zależność pomiędzy ilością drobnocząsteczkowego detrytusu w potoku a zagęszczeniem bezkręgowców – zbieraczy (Richardson i Neill 1991).

Inne grupy pokarmowe bezkręgowców różniące się sposobem i rodzajem pobieranego pokarmu to spaszce i zdrapywacze. Korzystają one z mieszaniny detrytusu i okręmek, która pokrywa powierzchnie kamieni czy dużych kawałków drewna na dnie potoków. W potokach wysokogórskich główną grupą pokarmową bentosu są skrobacze (Füreder i in. 2001). Dla nich podstawowym źródłem energii jest materia organiczna zawarta w biofilmie, zbudowanym z *Hydrurus foetidus*, okręmek i heterotroficznych mikroorganizmów, szczególnie obfitym w zimie, kiedy przepływ wody jest niski i kory-

Tabela 28. Grupy funkcyjne bezkręgowców w potokach USA i Europy odżywiające się pokarmem o różnej wielkości i jakości (wg Cummins 1974, Anderson i Sedell 1979).

Table 28. Functional categories of stream invertebrates according to their food size and quality (acc. to Cummins 1974, Anderson and Sedell 1979).

Grupa funkcyjna Functional category	Grupy bezkręgowców Invertebrate groups	Przykłady zasobów Food examples	Taksony z potoków tatrzańskich Taxa from Tatra streams
Detrytosożercy – rozdrabniacze	niektóre rodziny chruścików, muchówek kilka rodzin chruścików, widelnic	klody i gałęzie różnej wielkości liście	 <i>Protonemura</i> sp. ¹ , <i>Nemura</i> sp. ¹ <i>Limnephilidae</i>
Makro-zbieracze	rodziny chruścików, widelnic i muchówek	kawałki liści, małych gałązek, owoce, nasiona	
Filtratory-zawiesinojady	chruściki budujące sieci, meszki i inne Diptera, niektóre jętki	FPOM, mikroorganizmy	<i>Prosilimum</i> sp. ²
Zbieracze	liczne jętki, <i>Chironomidae</i> , nicienie i kuczmany	bardzo małe FPOM, bakterie	<i>Baetis alpinus</i> ⁴ <i>Rhitrogena</i> sp. ⁴ , <i>Allogamus</i> sp. ⁴
Zdrapywacze	<i>Chironomidae</i> , niektóre muchówki, jętki i chruściki	okrzemki, biofilm	<i>Ameletus inopinatus</i> , <i>Drusus</i> sp. ¹
Drapieżcy	drpieżne chruściki, niektóre widelnice		<i>Rhyacophila</i> sp. ³ , <i>Perlodes</i> ³

¹Galas i Dumnicka (2003), ²Kownacki i in. (1997), ³Kownacki i in. (1993), ⁴Galas (mat. niepubl.)

to się nie zmienia. Do organizmów odżywiających się zeszkobanym peryfitonem w tatrzańskim Potoku Białym należą larwy jętek *Ameletus inopinatus* Eaton i chruścików *Drusus* sp. (Galas i Dumnicka 2003). Do zdrapywaczy należą larwy *Diamesa* spp. (Chironomidae) – organizmu dominującego w potokach wysokogórskich Alp, Szwedzkiej Laponii czy Wysokich Tatr w Polsce (Kawecka i in. 1978, Kownacki 1991, 1996, Füreder i in. 2001, Schütz i in. 2001). W potokach alpejskich zasilanych wodami ze źródeł ta forma materii organicznej zawarta w biofilmie (jako bardziej przyswajalna w porównaniu do np. szpilek modrzewia czy kosówki) jest preferowana przez bezkręgowce bentosowe (Zah i in. 2001). Udowodnienie tego stało się możliwe w ostatnich latach dzięki technice analizy losów stabilnych izotopów C i N. Jej wprowadzenie stało się cennym narzędziem w badaniach funkcjonowania różnych ekosystemów, w tym i potokowych (Fry 1991, France 1995).

Natomiast w potokach zasilanych wodami z topniejącego lodowca głównym źródłem pokarmu dla fauny bentosowej jest alochtoniczna materia organiczna. Larwy Chironomidae z podrodzin Orthocladiinae i Diamesinae są bardzo dobrze przystosowane do surowych warunków klimatycznych panujących w wysokich górach, o czym świadczą ich duże zagęszczenie, jak i różnorodność gatunkowa (Kownacki 1991, Füreder i in. 2001).

Ostatnie, najwyższe piętro troficzne bentosu stanowią drapieżcy (Wallace i in. 1982a). Ich pokarmem są bezkręgowce należące do wszystkich grup troficznych: organizmy odżywiające się detrytusem (CPOM i FPOM), glonami lub pokarmem mieszanym

łącznie z grzybami i bakteriami, jak i inni drapieżcy małych rozmiarów. W potokach tatrzańskich drapieżnikami są wypławki, które występują na całym obszarze Tatr poniżej 1900 m n.p.m., widelnica *Perlodes intricata* Pictet i bezdomkowe chruściki z rodzaju *Rhyacophila* sp. (Tab. 28) (Kownacki 1996). Drapieżnikami są również ryby: głowacz przegopłety *Cottus poecilopus* Heckel, który występuje jedynie w dolnym biegu wielu potoków tatrzańskich i pstrąg potokowy *Salmo trutta* m. *fario* L. obecny w całym Rybim Potoku (Witkowski 1996).

Ilość zgromadzonego detrytusu, różnice w prędkości przepływu wody i rodzaj podłoża wpływają istotnie na charakter grup pokarmowych fauny bentosowej występującej w nurcie oraz zastoiskach potoku wysokogórskiego czy też górskiego (Angradi 1996, Kownacki 1996). W zastoiskach, jak również w miejscach, gdzie prąd wody jest najsłabszy mogą występować małe kamienie oraz żwir pokryte warstwą mułu. W miejscach tych zagęszczenie rozdrabniaczy i zbieraczy jest największe. W potokach tatrzańskich należą do nich larwy jętek, np. *Ameletus inopinatus*, widelnice: *Capnia vidua* Klapálek, *Diura bicaudata* Linnaeus czy Ochotkowatych: *Corynoneura* sp., *Micropsectra* sp. (Kownacki 1996, Galas i Dumnicka 2003). W nurcie, gdzie prąd jest szybki i występują jedynie różnej wielkości głazy i kamienie, a nawet lita skała, udział zdrapywaczy i filtratorów – zawieszinojadów w faunie bentosowej jest zwiększony. W potokach tatrzańskich są to larwy i poczwarki muchówek z rodzin Simuliidae i Blephariceridae oraz Chironomidae (*Diamesa* gr. *Latitarsis*) (Kownacki 1996), jak również jętki, np. *Baetis alpinus* Pictet i *Rhithrogena loyolaea* Navás (Galas i Dumnicka 2003).

Przeżycie w trudnych warunkach środowiskowych panujących w potokach wysokogórskich wymaga od fauny dennej specjalnych przystosowań. Jednym z podstawowych jest dostosowanie długości cyklu życiowego do krótkiego okresu sprzyjających warunków środowiskowych. Szczególne znaczenie mają adaptacje fauny bentosowej do życia w wodzie o dużej prędkości przepływu. Odnosi się to np. do jętek *Baetis alpinus* i *Rhithrogena loyolaea* żyjących w potokach płynących w piętrze regla na wysokości 1000-1550 m n.p.m. Ciało osobników pierwszego gatunku ma opływowy kształt, co pozwala na życie w wodzie o prędkości prądu $1,7 \text{ m s}^{-1}$. *Rhithrogena loyolaea* dzięki szeroko rozstawionym nogom i usytuowaniu skrzelotchawek po brzusznej stronie ciała, ułożonych w kształcie przyłgi, może przebywać w szybkim prądzie dochodzącym do $1,8 \text{ m s}^{-1}$ (Ward 1992, Kownacki 1996).

Wspomniana już teoria ciągłości rzeki (RCC) (Vannote i in. 1980) zakłada, że w górnym odcinku 1. rzędowego potoku, płynącego przez las liściasty, przeważa detrytus grubocząsteczkowy (CPOM), a dominującą grupą funkcyjną bezkręgowców są detrytusożercy – rozdrabniacze. W miarę wzrostu rzędowości i szerokości potoku, materia alochtoniczna występuje głównie w postaci drobnocząsteczkowej (FPOM), udział rozdrabniaczy zmniejsza się, a dominującą grupą funkcyjną są teraz zbieracze-filtratorzy, odżywiający się drobną (FPOM, $50 \mu\text{m}$ -1 mm) i bardzo drobną materią organiczną (VFPOM, $0,5$ - $50 \mu\text{m}$). W potoku pojawiają się też bezkręgowce – spaszace, ale ich procentowy udział jest mniejszy niż 10%. Klasyczna teoria

RCC dotyczyła potoku strefy umiarkowanej, płynącego przez las liściasty (Vannote i in. 1980). Kolejne badania innych typów potoków i rzek, płynących w odmiennych strefach klimatycznych i położonych w otoczeniu różnej roślinności, potwierdzały tę teorię lub wprowadzały jej modyfikacje (Minshall 1982, Minshall i in. 1983, Naiman i in. 1987). Niezgodności z jej przewidywaniami stwierdzono w potokach wysokogórskich płynących przez piętro alpejskie, gdzie występuje niewielka ilość alochtonicznej materii organicznej, zarówno osadzonej na dnie, jak i unoszonej w wodzie, a udział frakcji FPOM i CPOM jako źródła energii jest zblizony. Obficie występują natomiast producenci pierwotni – glony, a dominującą grupą fauny bentosowej są ich konsumenci – spaszce (Füreder i in. 2001). Występują również larwy Chironomidae z rodzaju *Diamesa*, które jako źródło pokarmu wykorzystują biofilm: mieszaninę bakterii, glonów i materię organiczną osadzoną na dnie potoku (BOM) (Kawecka i in. 1978, Kownacki i in. 1993). Zagęszczenie fauny bezkręgowej w potokach wysokogórskich płynących przez piętro alpejskie jest jednak niskie. Innym przykładem niezgodności z RCC są potoki wypływające z jezior wysokogórskich. W przypadku takiego potoku, jak np. potok Sucha Woda, dominującą grupą pokarmową są filtratory – larwy meszek Simuliidae, odżywiające się materią VFPOM wynoszoną z wodą z jezior Zmarzłego Stawu i Czarnego Stawu. Potok Sucha Woda w piętrze alpejskim jest potokiem okresowym, co wyklucza obecność wielu gatunków fauny dennej o jednorocznym cyklu życiowym. W piętrze kosodrzewiny i regla górnego, ilość BOM jest niska z przewagą frakcji CPOM, która pochodzi głównie ze szpilek kosówki. Nie są one preferowanym pokarmem detrytusożerców, stąd ich zagęszczenie nie jest tak wysokie jak to przewidywała RCC. Dominują za to bezkręgowce roślinożerne (Ochotkowate: *Eukiefferella minor* Edwards, *Parorthocladus nudipennis* Kieffer, jętka *Baetis alpinus*), gdyż dzięki temu, że potok płynie przez cały rok, bujnie rozwijają się mchy i glony. Występują tutaj także drapieżne chruściki Rhyacophilidae i widelnice z rodzaju *Perlodes* (Kownacki i in. 1993). Dopiero w reglu dolnym w potoku Sucha Woda ilość BOM i TOM wzrasta, podobnie jak udział form odżywiających się materią organiczną FPOM (widelnice i niektóre gatunki Chironomidae) oraz jej frakcją VFPOM (filtratorów reprezentowanych przez larwy meszek Simuliidae i chruściki Hydropsyche). Rozwój pokrywy glonowej na kamieniach jest słabszy niż w piętrze regla górnego. W reglu dolnym występują także liczne drapieżne widelnice (*Perla* spp.) i chruściki (*Rhacophila* spp.) oraz głowacz przegopletwy – szczytowy drapieżca, kontrolujący całą zoocenozę (Kownacki i in. 1993). Potok Sucha Woda jest zatem przykładem odbiegającym od założeń teorii ciągłości rzeki ze względu na występujące w jego górnym biegu piętro alpejskie, kosodrzewinę i regiel górny, gdzie niskie ilości frakcji BOM i TOM determinują obecność tylko takich zespołów fauny dennej, które są w stanie je wykorzystać. Detrytus występuje tam głównie w formie grubocząsteczkowej CPOM, pochodzącej ze szpilek kosodrzewiny i świerka, która jest trudno dostępna dla zwierząt detrytusożernych. Natomiast w górnym biegu potoku obfity peryfiton stanowi źródło pokarmu dla licznych zdrapywaczy.

Tabela 29. Procentowy udział różnych gatunków jętek z grupy zdrapywaczy i zbieraczy w Potoku Białym (Galas, mat. niepubl.).

Table 29. The percentage share of different Ephemeroptera species from scrapers and gatherers categories in the Biały stream (Galas unpubl. data).

Gatunek Species	Udział procentowy Percentage share
<i>Baetis alpinus</i>	91,7
<i>Rhitrogena loyolaea</i>	3,3
<i>R. iridina</i>	2,7
<i>R. sp. juv. gr. semicolorata</i>	1,7
<i>R. circumtatica</i>	0,3
<i>Ameletus inopinatus</i>	0,2
<i>Ecdyonurus subalpinus</i>	0,2
<i>Electrogena lateralis</i>	0,1

Jeszcze innym przykładem takich niezgodności może być 1. rzędowy Potok Biały, płynący przez regiel górny i dolny, gdzie ilości BOM były niewielkie, głównie w postaci CPOM (Tab. 16) i zagęszczenie detrytosożerców było również niskie (Galas i Dumnicka 2003). W skład zespołu bezkręgowców bentosowych wchodziły tam głównie organizmy filtrujące oraz zdrapywacze, reprezentowane przez jętki. Wśród nich dominującym gatunkiem był *Baetis alpinus*, którego procentowy udział w bentosie wynosił około 90% (Tab. 29, Galas, mat. niepubl.). Procentowy udział rozdrabniaczy w Potoku Białym był mały (jedynie widelnice z rodzaju *Protonemura* i *Nemoura*), a tym samym ich udział w procesie utylizacji grubocząsteczkowej materii alochtonicznej niewielki. Prawdopodobnie w tym potoku istotniejszą rolę w tym procesie odgrywa fragmentacja mechaniczna i aktywność mikroorganizmów (Galas i Dumnicka 2003).

8. Materia organiczna w wypływach z jezior wysokogórskich

Początkowe odcinki potoków wypływających z jezior wysokogórskich są unikatowymi środowiskami lotycznymi, gdyż są bezpośrednio zależne od warunków lenicznych panujących powyżej (Ward 1994). Potok wypływający z jeziora ma specyficzny charakter, ponieważ jest zasiedlony zarówno przez organizmy jeziorne, jak i potokowe (Hieber i in. 2002). Wypływy z jezior nizinnych – częściej badane, wykazują stałą wielkość przepływów, wyższą temperaturę wody i dużo większą zawartość zawieszonych materii organicznej niż potoki nizinne zasilane wodami ze źródeł (Brönmark i Malmqvist 1984, Harding 1992). Ta duża ilość materii zawieszonych dostarczanej z jeziora nizinnego sprzyja rozwojowi organizmów filtrujących (Richardson 1984, Richardson i Mackay 1991). Brönmark i Malmqvist (1984), Malmqvist i Brönmark (1984) oraz Robinson i Minshall (1990) przeanalizowali skład i zagęszczenie bentosu w potokach wypływających z jezior, uwzględniając też dane ilościowe dotyczące materii organicznej osadzonej na dnie.

Wypływy z jezior wysokogórskich, mimo że mają odrębny charakter od pozostałych rodzajów potoków, były dotychczas zaniebawane przez ekologów zajmujących się środowiskami lotycznymi. Nieliczne badania wypływów z jezior wysokogórskich, np. w USA (Maciolek i Tunzi 1968, Vadeboncoeur 1994) czy Szwecji (Eriksson 2001), odnosiły się jedynie do zależności pomiędzy liczebnością filtratorów a ilością i jakością materii zawieszonych.

W Alpach stałe i okresowe wypływy z jezior są częstym elementem krajobrazu, mimo to badania nad ich hydrobiologią były jedynie sporadyczne. Dopiero w ostatnich latach potoki różnych typów płynące w tym regionie w piętrze alpejskim (Tab. 9, 30 i 31) stały się obiektem badań hydrochemicznych i hydrobiologicznych, obejmujących również koncentrację BOM i TOM (Robinson i in. 2001, 2002, Hieber i in. 2003, 2005).

Woda w wypływie z jeziora wysokogórskiego ma wyższą temperaturę maksymalną, szybsze tempo nagrzewania i wykazuje niższe dzienne wahania temperatury w porównaniu do potoków wysokogórskich typu ritral. Surowe warunki klimatu alpejskiego wraz z okresowością przepływów silnie determinują środowisko potoków wypływających z jezior wysokogórskich. Bez względu na stałość płynięcia wody w wypływie, jezioro ma bezpośredni wpływ na skład zbiorowisk organizmów żywych zasiedlających wpływ poprzez oddziaływanie na jego cechy fizyczne i chemiczne oraz dostarczanie organizmów kolonizujących te potoki.

Inaczej niż w przypadku wypływów z jezior położonych na nizinach, do potoków wypływających z oligotroficznych jezior wysokogórskich dostają się jedynie bardzo małe ilości materii organicznej (Tab. 30) (Donath i Robinson 2001, Hieber i in. 2003). Potoki wypływające z jezior górskich położonych powyżej górnej granicy lasu, bardzo często są okresowe: zaczynają płynąć, gdy topnieje lód na jeziorze i śnieg w zlewni, a wysychają jeszcze przed ponownym jego zamarnięciem, np. w połowie września. Wypływy okresowe biorą początek najczęściej z małych jezior, w których czas retencji wody po-

Tabela 30. Średnie ilości frakcji VFPOM w potokach wypływających z jezior wysokogórskich w Alpach, bd – brak danych.
Table 30. Mean concentrations of VFPOM fraction in the outlets of high mountain lakes in Alps; bd – no data.

Jezioro Lake	Położenie badanego stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Rodzaj wypływającego potoku Type of the outflow	Spadek Gradient (%)	Głębokość jeziora Lake depth (m)	VFPOM (mg l ⁻¹)
Aelplisee ¹	2156	okresowy	bd	<5	0,012
Lago di Tom ¹	2021	okresowy	bd	5-10	0,002
Lago Scuro ¹	2451	stały	bd	10-15	0,016
Lago Dello Stabbio ¹	2351	stały	bd	10-15	0,046
Lago Bianco ²	2076	stały	4	<15	0,001
Jörisee ²	2489	stały	5	<5	0,007
Lej Roseg ²	2159	stały	2	<15	0,005
Steinsee ²	1934	stały	4	<15	0,013

¹Donath i Robinson (2001), ²Hieber i in. (2002, 2003)

chodzącej z topniejącego śniegu i lodu jest dużo krótszy. Powoduje to duży przepływ na początku okresu topnienia śniegu, który może być nawet o rząd wielkości większy niż w wypływach stałych (Donath, Robinson 2001). W tym czasie z jeziora wynoszona jest pewna ilość materii zawieszanej, dodatkowo powiększona o tę nagromadzoną w topniejącym śniegu, która to wartość obniża się po około 10-ciu dniach wraz ze zmniejszeniem przepływu. Średnia roczna zawartość frakcji VFPOM w wypływach okresowych z jezior alpejskich jest podobna do tej w wypływach będących potokami stałymi (Tab. 30). Głębokość jeziora może mieć pewien wpływ na zawartość materii unoszonej w wypływającym z niego potoku: im jest ono głębsze tym więcej materii zawieszanej jest zeń wynoszone, jakkolwiek zależność ta występuje tylko do pewnej głębokości jeziora (Tab. 30). Większość jezior wysokogórskich jest ultraoligotroficzna i działa bardziej jako system magazynujący niż jako źródło materii organicznej stale wypływającej z jeziora i zasilającej potok. Ilość materii organicznej osadzonej na dnie potoków wypływających z jezior jest bardzo niska (Tab. 31), podobna jak w potokach typu ritral.

Tabela 31. Średnie ilości materii organicznej (g AFDM m⁻²) osadzonej na dnie w potokach wypływających z wysokogórskich jezior w Alpach, bd – brak danych.

Table 31. Mean values of bottom organic matter (g AFDM m⁻²) in the streams outflowing from high mountain lakes in Alps, bd – no data.

Jezioro/potok Lake/stream	Położenie stanowiska (m n.p.m.) Altitude of sampling station (m)	Peryfiton Periphyton	BOM
Lago Nero ¹	2387	5	4
Lago Bianco ¹	2076	4	14
Puoz Minor ²	2336	9	9
Lej Roseg ¹	2159	2	2
Steinsee ¹	1934	4	1
Hallwiler/Aabach ²	450	bd	22

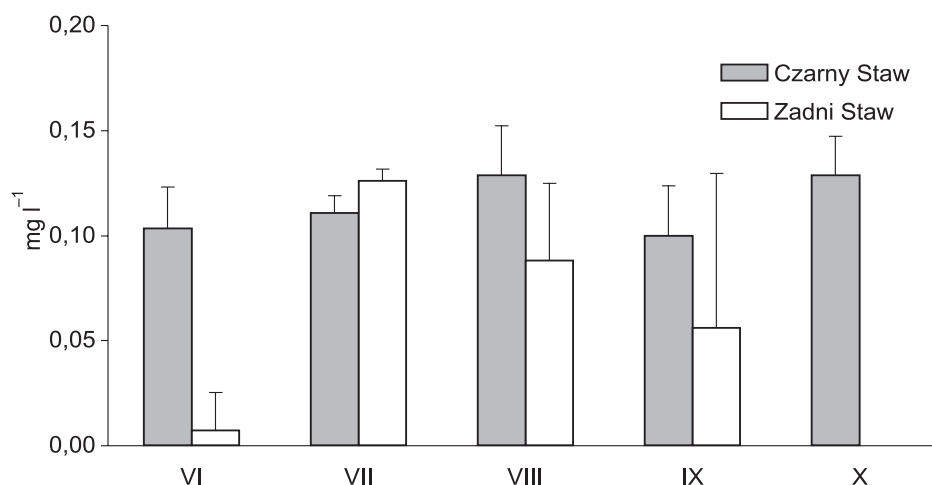
¹Hieber i in. (2005), ²Robinson i Burgherr (1999)

Tabela 32. Średnie ilości TOM i jej frakcji VFPOM (mg l^{-1}) w wypływach z jezior tatrzańskich.Table 32. Mean values of the TOM and its VFPOM (mg l^{-1}) fraction in the Tatra lake outflows.

Jezioro/rodzaj wypływającego potoku Lake/type of outflowing stream	Wysokość (m n.p.m.) Altitude (m)	Głębokość maksymalna Max. depth (m)	Pojemność Volume (m^3)	Prędkość wody w wypływie Velocity in the outlet (m s^{-1})	VFPOM (0,45-300 μm)	TOM (>300 μm)
Zadni Staw/okresowy	1852	8	15340	¹ 0,29	¹ 0,09	¹ 0,0011
Czarny Staw/stały	1619	51	3797800	² 0,62	² 0,16	² 0,0039

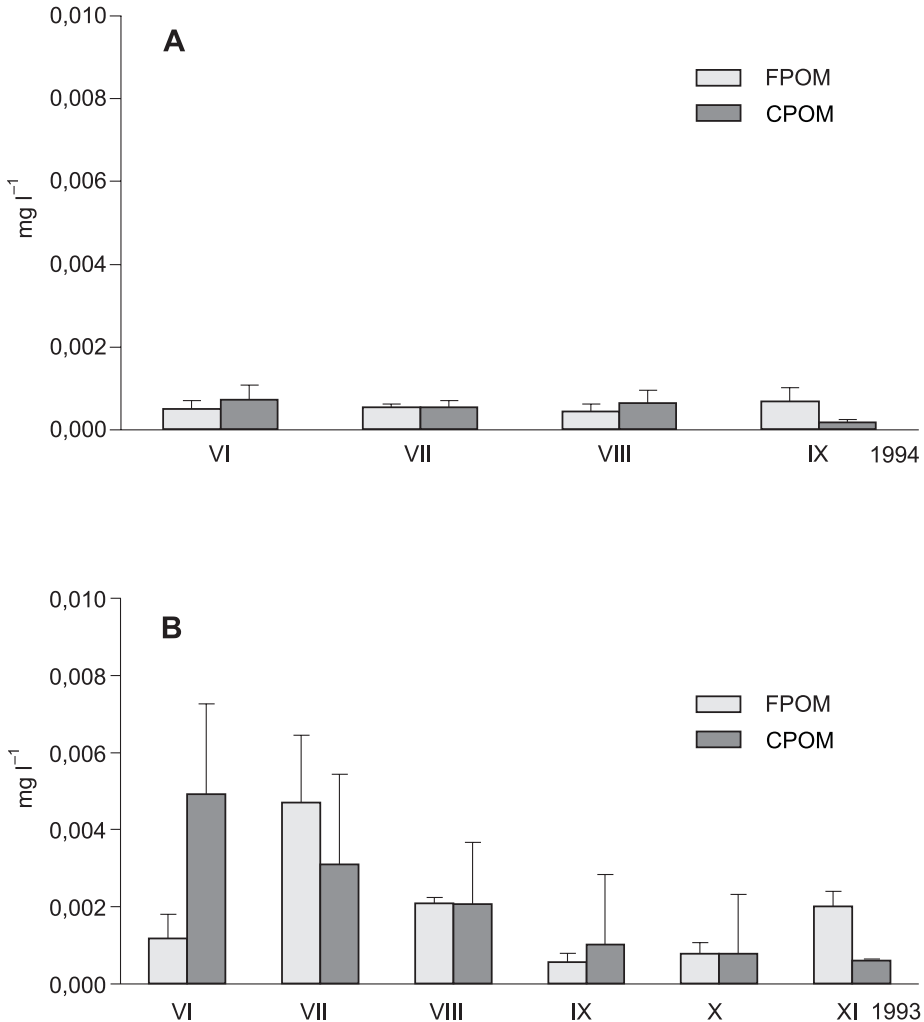
¹Galas (mat. niepubl.), ²Kownacki i in. (1997)

W wypływach z jezior tatrzańskich średnie ilości frakcji unoszonej VFPOM w okresowym wypływie były mniejsze niż w wypływie stałym (Tab. 32) (Galas, mat. niepubl.), podobnie jak to stwierdzono w alpejskich potokach-wypływach (Donath i Robinson 2001). W okresie badawczym (Czarny Staw VI-X, Zadni Staw VI-IX, który w połowie października ponownie pokrył się lodem) zawartości materii unoszonej w wypływie z Czarnego Stawu były na stałym, podobnym poziomie, podczas gdy w wypływie z Zadniego Stawu maksymalne wartości VFPOM stwierdzono w lipcu, istotnie różne w porównaniu do pozostałych miesięcy (Ryc. 31). Natomiast ilości TOM (FPOM + CPOM) w wypływie z Zadniego Stawu były bardzo niskie (0,008-0,012 mg AFDM l^{-1}) i w okresie wegetacyjnym nie wykazywały wyraźnych różnic (Ryc. 32 A). Staw ten, jak i wypływ z niego, są położone w piętrze alpejskim, wśród naskalnej murawy, która dostarcza jedynie znikomych ilości detrytus. Zawartość unoszonej materii organicznej w wypływie z Czarnego Stawu wahała się od 0,0015 do 0,0078 mg AFDM l^{-1} , z maksimum na początku sezonu wegetacyjnego: w czerwcu dla frakcji CPOM i w lipcu dla



Ryc. 31. Zawartości frakcji VFPOM (+SD) w wypływie z Czarnego Stawu (1993, n=3) i Zadniego Stawu (1994, n=3) (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 31. The VFPOM values (+SD) in the outlet of the Czarny Staw lake (1993, n=3) and the Zadni Staw lake (1994, n=3) (Galas unpubl.).



Ryc. 32. Ilości TOM (+SD) w wypływie z Zadniego Stawu (A) (1994 n=4) i w wypływie z Czarnego Stawu (B) (1993 n = 4) (Galas, mat. niepubl.).

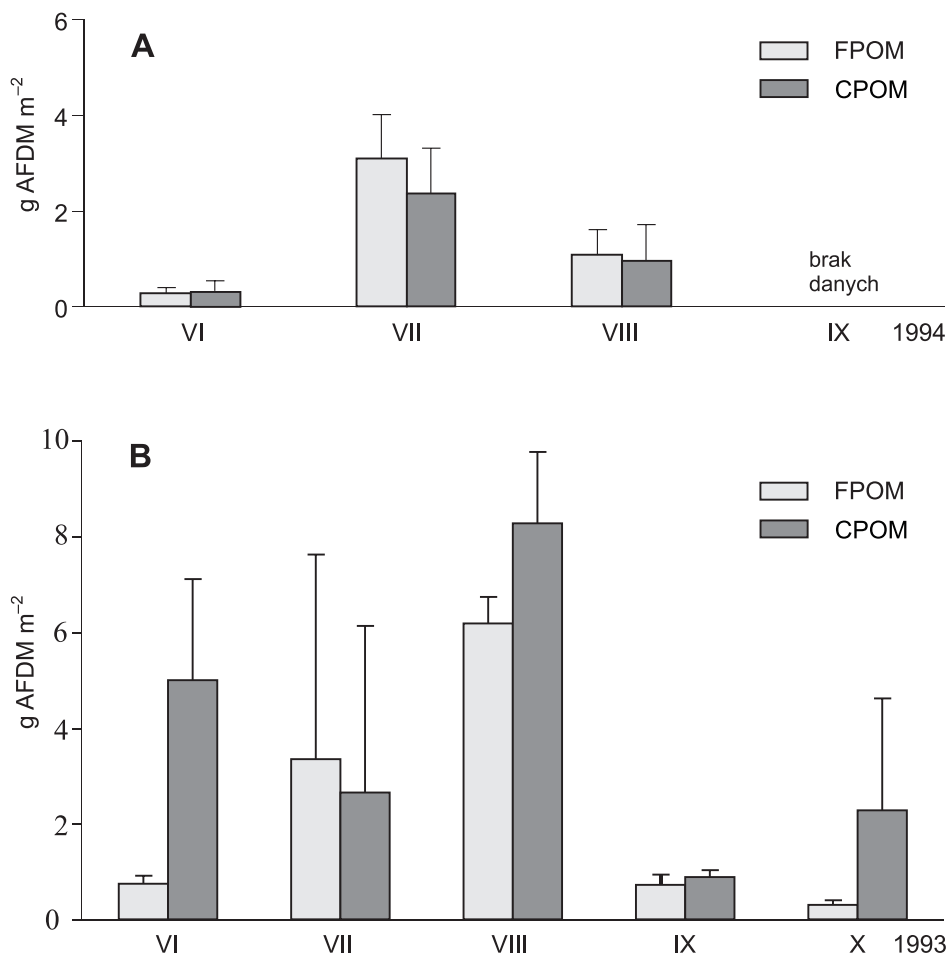
Fig. 32. TOM values (+SD) in the outlet of Zadni Staw lake (A) (1994 n=4) and in the outlet of Czarny Staw lake (B) (1993 n = 4) (Galas unpubl.).

frakcji FPOM (Ryc. 32 B). Obszar wokół części północnej tego jeziora oraz wypływu jest porośnięty kosodrzewiną, której opadłe szpilki mogą jeszcze w okresie zimy gromadzić się w jeziorze, a następnie w okresie topnienia lodu być wynoszone do wypływającego potoku.

W omawianych na początku rozdziału potokach – wypływach z jezior alpejskich nie prowadzono badań zawartości materii organicznej transportowanej o cząsteczkach większych od 100 μm . Frakcja ta występuje w potokach alpejskich nie będących wypływami z jezior jedynie w bardzo małych ilościach (od 0,002 do 0,13 mg AFDM l⁻¹)

(Tab. 22) i, jak dotychczas, wahania jej zawartości w ciągu roku nie były przedmiotem zainteresowania ekologów.

Ilość detrytusy wydostającej się potokami z jezior tatrzańskich, jak i jego osadzanie się na dnie badanych wypływów jest niewielka. Najmniejsza była w czerwcu, gdy przepływ wody powstałej z topniejącego lodu i śniegu był największy, co bardzo utrudniało osadzanie się materii na dnie. Wartości maksymalne BOM (5,4 mg AFDM m⁻²) zanotowano w lipcu w wypływie z Zadniego Stawu, a w wypływie z Czarnego Stawu w sierpniu (14,4 mg AFDM m⁻²) (Ryc. 33). W całej puli BOM udział frakcji FPOM był wysoki, podobnie jak w progłacialnym alpejskim potoku Plima (Galas, mat. niepubl.), gdzie w jego otoczeniu również brak drzew i krzewów.



Ryc. 33. Zawartości BOM (+SD) w wypływie z Zadniego Stawu (A) (1994 n = 4) oraz w wypływie z Czarnego Stawu (B) (1993 n = 4) (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 33. BOM values (+SD) in the outlet of the Zadni Staw lake (A) (1994 n = 4) and Czarny Staw lake outlet (B) (1993 n = 4) (Galas unpubl.).

Porównując ilości materii organicznej w wypływach tatrzańskich i alpejskich zawartość frakcji unoszonej VFPOM w wodzie dwu badanych potoków wypływających z jezior Tatr była dziesięciokrotnie większa niż w wypływach alpejskich, podczas gdy ilość BOM była mniejsza niż w alpejskich. Jednak w Tatrach dotychczas zbadano zbyt małą ich liczbę, aby można było przeprowadzić analizę statystyczną pozwalającą na wyciągnięcie wiążących wniosków.

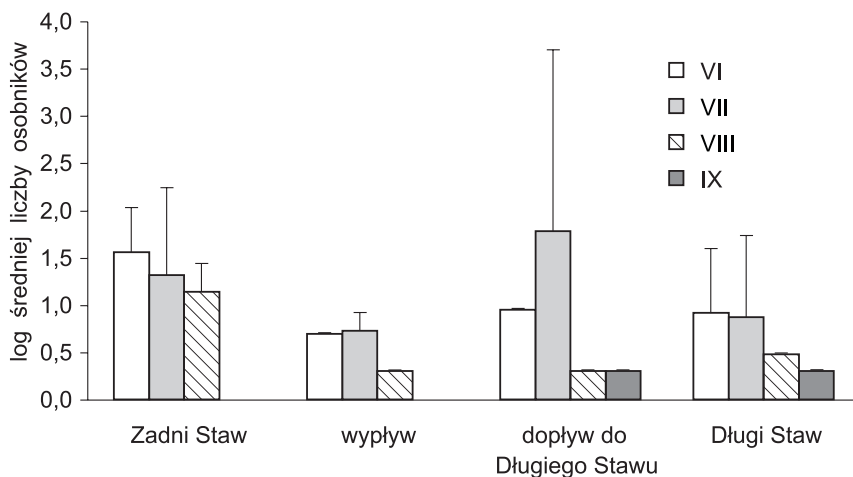
Porównanie sezonowych zmian zawartości chlorofilu *a* w peryfitonie w stałych i okresowych wypływach z jezior wysokogórskich w Szwajcarii wykazało względnie stałą jego zawartość w tych pierwszych (25–40 mg AFDM m⁻²), a zmiany nawet o rząd wielkości w ciągu roku w wypływach okresowych (maksymalna wartość 231 mg AFDM m⁻² w lecie) (Donath i Robinson 2001). Wtedy to zarówno najwyższa temperatura wody (>15°C), jak i najniższy jej poziom i prędkość przepływu w potoku pobudza masowy rozwój glonów.

Struktura zespołów bentosowych w potokach wypływających z jezior różni się od struktury stwierdzanej w potokach typu ritral (Tab. 33). W potokach okresowych wypływających z jezior żyją specyficzne zespoły organizmów. Pomimo podobnego zagęszczenia w wypływach okresowych i stałych, liczba taksonów makrobezkręgowców jest dwukrotnie większa w tych drugich. W wypływach okresowych zazwyczaj pospolicie występują Simuliidae, Oligochaeta i Chironomidae, które są w stanie zakończyć w nich swój pełny rozwój. Aby dokończyć cykl życiowy larwy jętek, widelnic i większości chrzączków wymagają czasu dłuższego niż kilka miesięcy, kiedy płynie okresowy potok – wypływ, dlatego są w nich rzadko spotykane. Pojawiające się czasami pod koniec sezonu wegetacyjnego, młodociane formy jętek nie zdążą już przejść pełnego przeobrażenia i giną w chwili wyschnięcia wody. W okresowym potoku, łączącym Zadni Staw i Długi Staw oraz w strefie litoralowej obu tych stawów, stwierdzono masowe występowanie larw chrzączki *Allogamus* sp. (Ryc. 34). Gatunki z rodzaju *Allogamus*, szczególnie *Allogamus starmachi* Szczęsny, związane są z potokami okresowymi, jak również z najpłytszym litoralem stawów górskich. Ich cykl życiowy jest dość krótki

Tabela 33. Charakterystyka potoków wypływających z jezior wysokogórskich i potoków typu ritral (wg Hieber i in. 2002), E – jętki, P – widelnice, T – chrzączki i D – muchówki, NTU – nefelometryczna jednostka mętności.

Table 33. Characteristics of the high mountain lake outflows and streams of the rhithral type (acc. to Hieber i in. 2002), E – Ephemeroptera, P – Plecoptera, T – Trichoptera and D – Diptera, NTU – Nephelometric Turbidity Units.

Parametr Parameter	Wypływ z jeziora Lake outflow	Potok typu Ritral Rhithral stream
Roczne wahania temperatury (°C)	0–17	0–13
Dzienne wahania temperatury	średnie	wysokie
Sezonowe wahania przepływu	średnie	wysokie
Przezroczystość (NTU)	0–10	0–3
Organizmy autotroficzne	okrzemki, sinice, mchy	okrzemki, glon <i>Hydrurus foetidus</i> , sinice
Makrobezkręgowce	Chironomidae, Simuliidae i Oligochaeta, spordyczne larwy E, P, T	różne larwy E, P, T, D i nie owady



Ryc. 34. Sezonowe zmiany średniej liczebności (+SD) larw chruścika *Allogamus* sp. w potoku wypływającym z Zadniego Stawu i wpływającym do Długiego Stawu oraz w strefie przybrzeżnej Zadniego i Długiego Stawu (Galas, mat. niepubl.).

Fig. 34. The seasonal changes of the mean number of individuals (+SD) of Trichoptera *Allogamus* sp. in the Zadni Staw outlet, Długi Staw inflow and the littoral zone of those two lakes (Galas unpubl.).

i dostosowany do okresowego wysychania lub wymarzania potoku, co może być przystosowaniem jeszcze do warunków z okresu zlodowaceń. Samice składają jaja w jesieni (IX, X) pod kamieniami na dnie potoku. Jaja przechodzą diapauzę w zimie w temperaturze poniżej zera, larwy pojawiają się już w czasie pierwszych wczesnych wiosennych roztopów, przepoczwarczają się latem, a postacie dojrzałe pojawiają się jesienią. Larwy odżywiają się mieszaniną bakterii i sinic (Szczęsny 1992).

Widłonogi i wioślarki, których zagęszczenie w bentosie potoków wypływających z jezior może być duże, np. 11,4 osob. m⁻² (Donath i Robinson 2001), zawsze pochodzą z jeziora. Organizmy te po dostaniu się do potoku wysokogórskiego powodują, że wzrasta złożoność jego łańcucha troficznego. Szybko jednak giną, stanowiąc dodatkowe, bogate źródło materii organicznej dla makrobezkręgowców (Robinson i Minshall 1990). Materia alochtoniczna frakcji VFPOM pochodzenia jeziornego stanowi źródło pokarmu dla bezkręgowców filtrujących, takich jak Simuliidae i niektóre gatunki Trichoptera (Richardson i Mackay 1991).

9. Wpływ zmienionych warunków hydrodynamicznych na dynamikę materii organicznej w potokach tatrzańskich

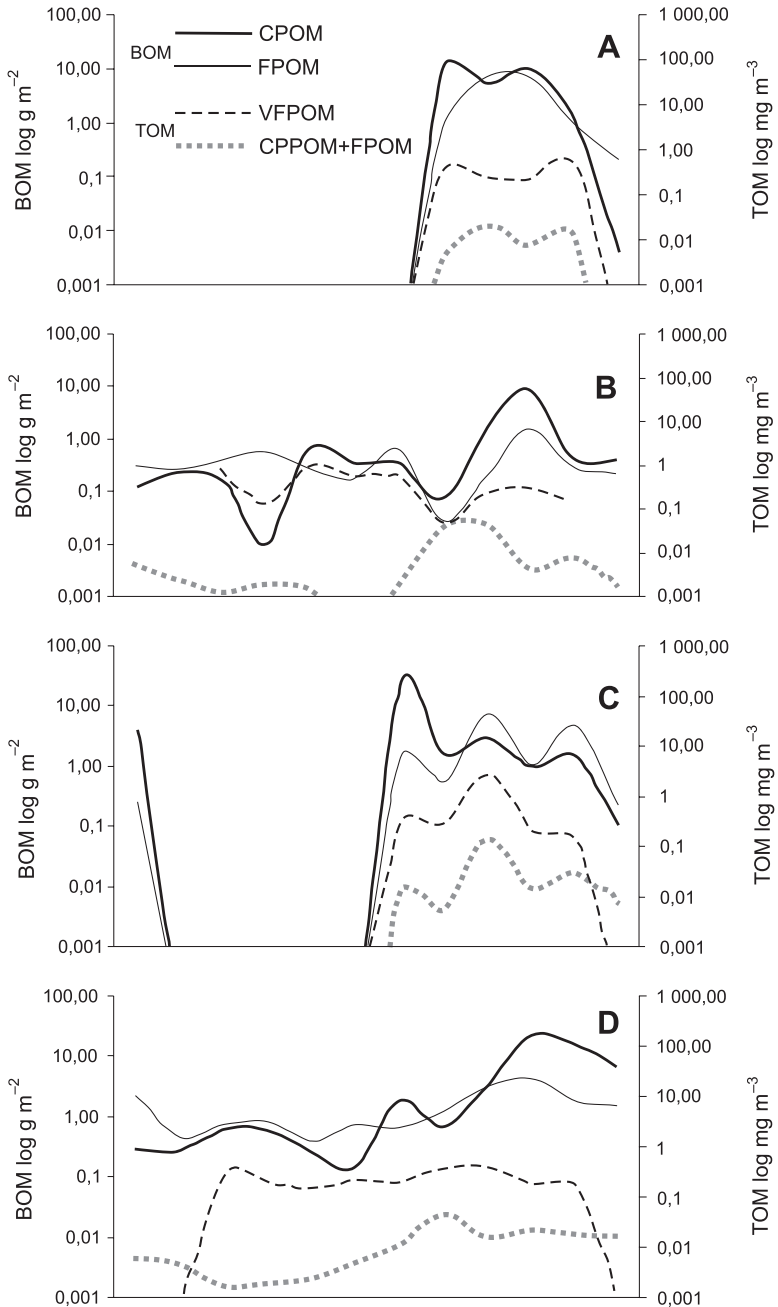
W biegu potoków górskich mogą występować różnorodne czynniki, zarówno naturalne, jak i wprowadzone przez człowieka, wpływające na zmiany wielkości przepływu wody, co powoduje, że dynamika ilości zarówno BOM jak i TOM może odbiegać od tej występującej w potokach bez takich przeszkód.

Okresowość płynięcia wody i jej wpływ na funkcjonowanie ekosystemu potokowego jest zjawiskiem, które często było przedmiotem zainteresowania ekologów. Zjawisko okresowości potoku występuje w naturze samoistnie i człowiek nie ma wpływu ani na czas jego pojawienia się ani na siłę działania (Lake 2000). Zarówno brak wody, jak i jej ponowne pojawienie się, istotnie wpływają na zmiany gromadzenia się detrytusy na dnie, a następnie jego wymywanie oraz skład i strukturę zespołów fauny bentosowej (Townsend 1985, Boulton i in. 1992, Matthaei i in. 1997). Potoki okresowe (sezonowe), płynące regularnie w czasie opadów i wysychające w porze suchej, powstają w górach po silnych deszczach czy roztopach, jak ma to miejsce np. w wielu potokach lub ich odcinkach w Australii (Townsend 1985, Boulton i Lake 1990, Lake 1995). W efekcie wysychania następuje przerwanie normalnej ciągłości potoku i wszystkie dotychczasowe zależności czasowe i przestrzenne ulegają zaburzeniu.

9.1. Potoki okresowe

Czasowe zanikanie wody (wysychanie) jest częstym zjawiskiem w niektórych potokach Tatr Wysokich (Rozdział 2). W okresach niskich stanów woda płynie jedynie pod ziemią, a ponowny jej przepływ po powierzchni następuje dopiero po ulewnych deszczach. Przykładem takiego potoku jest Sucha Woda, gdzie na czterech stanowiskach (dwóch okresowo wysychających i dwóch o stałym przepływie) badano dynamikę ilości materii organicznej osadzonej na dnie i unoszonej w wodzie (Galas 1993, 1996). Na pierwszym stanowisku okresowo wysychającym, usytuowanym w piętrze kosodrzewiny (1600 m n.p.m.), woda płynie po powierzchni od maja do listopada, a na stanowisku położonym 50 m poniżej, które jest zasilane przez silne źródła, woda płynie przez cały rok. Drugie stanowisko, okresowo (od grudnia do kwietnia) wysychające położone jest w potoku Sucha Woda w piętrze regla dolnego na wysokości 1000 m n.p.m., podczas gdy na stanowisku usytuowanym poniżej (800 m n.p.m.) woda płynie przez cały rok. Na wymienionych czterech stanowiskach badano zawartość BOM i jej dwie frakcje: FPOM i CPOM oraz TOM i jej dwie frakcje: VFPOM i FPOM + CPOM. Wyniki przedstawiające koncentracje wymienionych frakcji w ciągu roku zostały przedstawione na rycinie 35 A i C (stanowiska wysychające) oraz 35 B i D (stanowiska gdzie woda płynie cały rok).

Na stanowisku okresowo wysychającym (piętro kosodrzewiny), w czerwcu – kiedy woda już płynie po powierzchni, ilość materiału zgromadzonego na dnie, szczególnie frakcji CPOM, była wysoka i utrzymywała się na podobnym poziomie przez kolejne



Ryc. 35. Dynamika ilości BOM i TOM na stanowiskach badawczych A – okresowo wysychającym (piętro kosówki) i B – płynącym cały rok (piętro kosówki) oraz C – okresowo wysychającym (piętro regla dolnego) i D – płynącym cały rok (piętro regla dolnego) w potoku Sucha Woda.

Fig. 35. The changes of BOM and TOM values at the sampling stations: A – temporary drying and B – permanent station (submontane belt) and C – temporary drying and D – permanent station (montane belt) in the Sucha Woda stream.

2–4 miesiące (ok. 10 g CPOM m⁻² i ok. 6 g FPOM m⁻²) (Ryc. 35 A). Zawartość frakcji VFPOM materii unoszonej w wodzie wzrastała od 0,3 w czerwcu do 0,5 mg AFDM l⁻¹ we wrześniu, podczas gdy ilość frakcji FPOM + CPOM była najwyższa w lipcu. Okresowy charakter tego odcinka potoku wpływał na niską zawartość chlorofilu *a*, która od VI do X wynosiła jedynie od 2 do 16 mg m⁻² (Szarek 1994, Kownacki i in. 1993). Na stanowisku usytuowanym poniżej, gdzie woda płynie przez cały rok, wartości BOM były zwykle niskie, a wysokie jedynie w sierpniu (Ryc. 35 B). Było to skutkiem silnych opadów i zwiększonego przepływu wody, co spowodowało wynoszenie detrytus z wyżej położonych odcinków potoku. W lutym i czerwcu stwierdzono szczególnie niskie wartości obu frakcji BOM, jako efekt zarówno niewielkiego dopływu materii alochtonicznej w zimie z porośniętych kosówką brzegów jak i niskiego jeszcze stanu wody.

Na stanowisku wysychającym położonym w piętrze regla dolnego woda zaczynała płynąć w maju, a wysoka ilość BOM (głównie frakcji CPOM, ok. 25 g AFDM m⁻², Ryc. 35 C) była skutkiem nagromadzenia detrytus w suchym korycie potoku w okresie braku wody. Zawartość TOM była początkowo niska i wzrastała osiągając najwyższe wartości w lipcu, tj. 2,7 mg AFDM l⁻¹ (VFPOM) i 0,13 mg AFDM l⁻¹ (CPOM + FPOM). Na stanowisku położonym niżej, o stałym przepływie, ilość BOM (FPOM i CPOM) osiągnęła maksymalne wartości w sierpniu (ponad 20 g m⁻²), podobnie jak na stanowisku o stałym przepływie wody położonym w piętrze kosodrzewiny. Zawartość materii unoszonej frakcji VFPOM była najwyższa w lipcu (0,42 mg AFDM l⁻¹), a frakcji FPOM + CPOM w czerwcu (0,047 mg AFDM l⁻¹) (Ryc. 35 D). Zwiększona ilość frakcji CPOM osadzonej na dnie w maju (1,8 g AFDM m⁻²) w porównaniu do wartości obserwowanych w zimie mogła być związana z maksymalną ilością CPOM płynącą ze stanowiska okresowego, usytuowanego powyżej, gdzie w tym czasie zaczęła płynąć woda.

Średnie roczne ilości BOM Potoku Sucha Woda o stałym przepływie wody wynosiły w górnym biegu 5 g AFDM m⁻², w środkowym ponad 10 g m⁻², a w dolnym około 35 g AFDM m⁻², natomiast w odcinku o okresowym przepływie ilość ta wynosiła 17 g AFDM m⁻² (Kownacki i in. 1993). Wysoka wartość BOM na obu stanowiskach okresowo wysychających, w czasie kiedy woda ponownie zaczyna płynąć w potoku, a następnie spadek jej ilości na skutek wymywania przez wodę przy wzrastającym przepływie, był obserwowany także w okresowym potoku w Australii (Boulton i Lake 1990). Nagromadzona w okresie suchym znaczna ilość materii alochtonicznej to głównie frakcja CPOM, która jeszcze nie uległa procesom rozkładu. Niewiele wiadomo o dalszych losach tej sporej dawki potencjalnego źródła energii, jakkolwiek jest bardziej prawdopodobne, że zostanie ona w pełni wykorzystana przez faunę potokową (Bilby 1981), dzięki różnym efektywnym mechanizmom i „urządzeniom retencyjnym” potoku (Bilby i Likens 1980), niż, że spłynie z jego biegiem.

W potokach okresowo wysychających występują zarówno gatunki fauny bentosowej dobrze przystosowane do suszy, o stosunkowo krótkich cyklach życiowych, jak i organizmy, których formy larwalne są znoszone (dryf) z miejsc o stałym przepływie

(Kownacki 1985). W okresie kiedy w odcinku okresowo wysychającym płynie woda, liczne owady zalatujące z miejsc położonych niżej mogą składać jaja na dnie (Kownacki 1985). Wysychanie i zamarzanie pewnych odcinków potoków istotnie wpływa na strefowe rozmieszczenie fauny w potokach wysokogórskich i górskich (Kownacka i Kownacki 1972).

9.2. Jaskinia i ujęcie wody

W biegu kilku potoków tatrzańskich występują trwałe „przeszkody”, które wpływając na warunki hydrodynamiczne mogą stanowić element zwiększający lub hamujący procesy osadzania się materii organicznej. Istnieją dwie możliwości zaburzeń biegu potoku: antropogenne, jak zabudowy hydrotechniczne oraz naturalne, takie jak przepływ wody potoku przez jaskinie, czy też progi skalne.

W Tatrach Polskich badany był wpływ jaskini Wodnej pod Pisaną na Potoku Kościeliskim oraz ujęcia wody dla wodociągów w Zakopanem na potoku Bystra Woda na procesy gromadzenia się materii alochtonicznej na dnie przed (stanowisko 1) oraz za taką przeszkodą (stanowisko 2) (Galas 2003). Badania te prowadzono w czterech kolejnych porach tego samego roku.

Oba badane stanowiska na Potoku Kościeliskim znajdują się na wysokości 1020 m n.p.m., ok. 50 m przed jaskinią i 100 m poniżej (Ryc. 11). Jedynie część wody potoku (40%) wpływa do jaskini, do której dopływają także wody podziemne spływające z masywu Czerwonych Wierchów. Ujęcie wody na potoku Bystra Woda w Tatrach Zachodnich położone jest na wysokości 1050 m n.p.m. (Ryc. 13). Około 150 m powyżej niego znajdują się obfite wywierzyska Bystrej i Goryczkowej o stałej temperaturze wody 4-4,5°C. Badane stanowiska usytuowane były 100 m powyżej i 50 m poniżej ujęcia wody.

Oba badane potoki mają podobne cechy morfometryczne, różnią się jedynie powierzchnią zlewni (Tab. 34). Skład jonowy wody na stanowisku 1 i 2 Potoku Kościeliskiego był różny, co związane jest ze wzrostem zmineralizowania wód przepływających przez jaskinię, przejawiającym się wyższymi wartościami przewodności elektrolitycznej, stężenia wapnia, magnezu i siarczanów w wodzie potoku za przeszkodą (Tab. 34). Natomiast woda obu stanowisk na potoku Bystra Woda miała podobny skład jonowy.

Ilości drobnocząsteczkowej (FPOM) jak i grubocząsteczkowej materii organicznej (CPOM) osadzonej na dnie Potoku Kościeliskiego wahały się w zależności od sezonu, co związane było z różną ilością i prędkością przepływającej wody. Ilość detrytus gromadzona na dnie Potoku Kościeliskiego, zarówno przed jak i za jaskinią, wykazywała wyraźne zmiany sezonowe z maksimum w czerwcu, wyraźniej zaznaczonym przed jaskinią (22 g AFDM m⁻²) w porównaniu do stanowiska za jaskinią (11 g AFDM m⁻²) (Ryc. 36). Ilości badanych frakcji materii organicznej osadzonej na dnie Potoku Kościeliskiego różniły się statystycznie na obu stanowiskach (test-*t*, *p*<0,05). Jaskinia, będąc częściową przeszkodą w biegu potoku, stanowiła pułapkę dla części materii organicznej.

Tabela 34. Porównanie parametrów morfometrycznych i chemicznych wód Potoku Kościeliskiego i Bystra Woda na badanych stanowiskach.

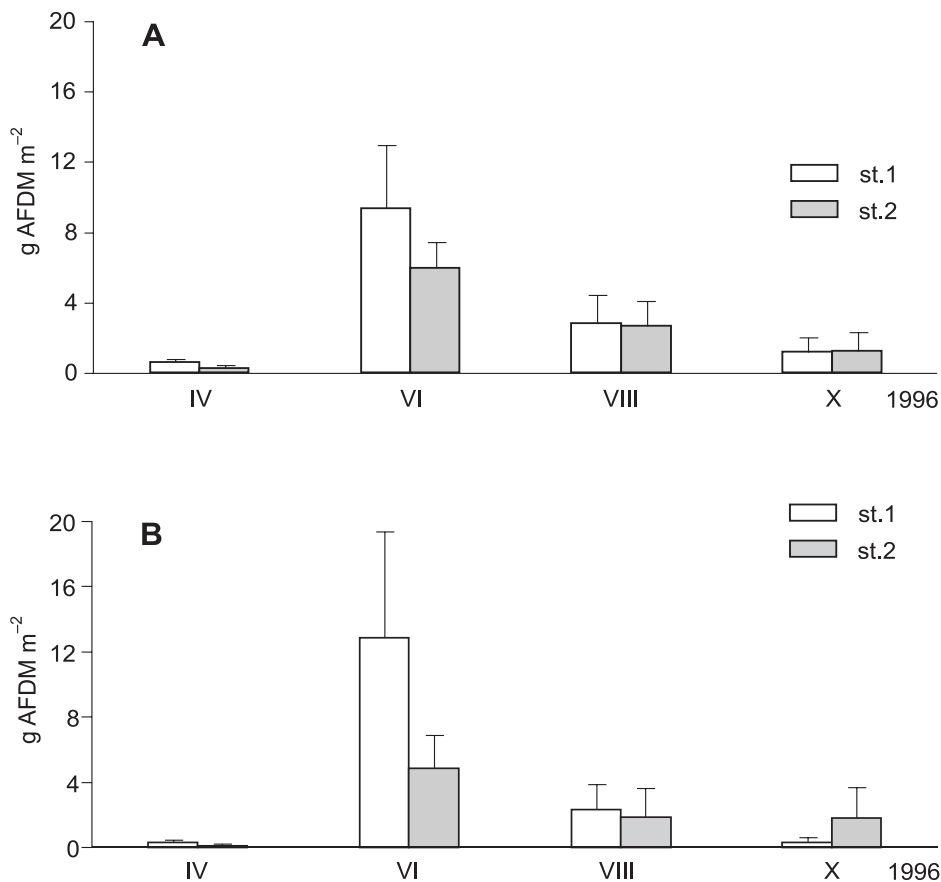
Table 34. Comparison between morphometric and chemical parameters of the water of Kościeliski and the Bystra Woda stream at the studied stations.¹

Czynnik Parameter	Potok Kościeliski ¹ Kościeliski stream		Potok Bystra Woda ² Bystra Woda stream	
	Stanowisko przed jaskinią Station above the cave	Stanowisko za jaskinią Station below the cave	Stanowisko przed ujęciem wody Station above water intake	Stanowisko za ujęciem wody Station below water intake
Długość potoku ³	10,9		7,3	
Wysokość ³ (m)	1317-878		1220-813	
Średnie nachylenie stoku ³ (%)	4,0		5,6	
Powierzchnia zlewni ⁴ (km ²)	34,5		16,2	
Przepływ (min-maks, średnia) (m ³ sec ⁻¹)	44-0,15, 1,6		76-0,04, 1,15	
Położenie badanych stanowisk (m)	1020	870	1150	1000
Nasylenie tlenem (%)	88,7-136,3	88,9-117,7	89,2-131,2	88,4-105,4
BZT ₅ (mg O ₂ l ⁻¹)	1,1-4,6	1,2-4,4	0,8-1,8	0,9-1,4
Przewodnictwo (μS 18°C)	83,1-122,5	100,3-202,6	100-211,3	98,6-117,4
Siarczany (mg l ⁻¹)	10,2-12,8	10,2-41,9	5,5-12,9	4,1-10,6
Wapń (mg l ⁻¹)	11,4-15,7	14,9-26,6	15-16,4	15,4-16,1
Magnez (mg l ⁻¹)	3,3-7,4	3,9-11,6	4,1-5,4	3,9-5,5

Galas i Dumnicka (1998), ² Galas (mat. niepubl.) ³ Wit i Ziemońska (1960), ⁴ Łajczak (1996)

Ilość materii organicznej osadzanej na dnie potoku Bystra Woda na obu stanowiskach była dużo niższa niż w Potoku Kościeliskim, średnia roczna wynosiła 1,5 g AFDM m⁻² (Ryc. 37). CPOM na stanowisku 2 potoku Bystra Woda osiągnęła wysoką wartość (11 g AFDM m⁻²) jedynie w październiku, tj. w okresie opadania liści. Ilość materii organicznej osadzanej na dnie tego potoku była podobna w badanych sezonach i zawsze wyższa na stanowisku za ujęciem wody.

Zaburzenia warunków hydrodynamicznych miały zatem różny wpływ na stopień gromadzenia detrytusu na dnie potoku. W wodzie płynącej przez jaskinię ilość niesionej materii organicznej zmniejsza się na skutek osadzania się materii gruboziarnistej i dopływu wód podziemnych z minimalną ilością materii, stąd na dnie stanowiska położonego poniżej jaskini było jej mniej. Z kolei w potoku Bystra Woda

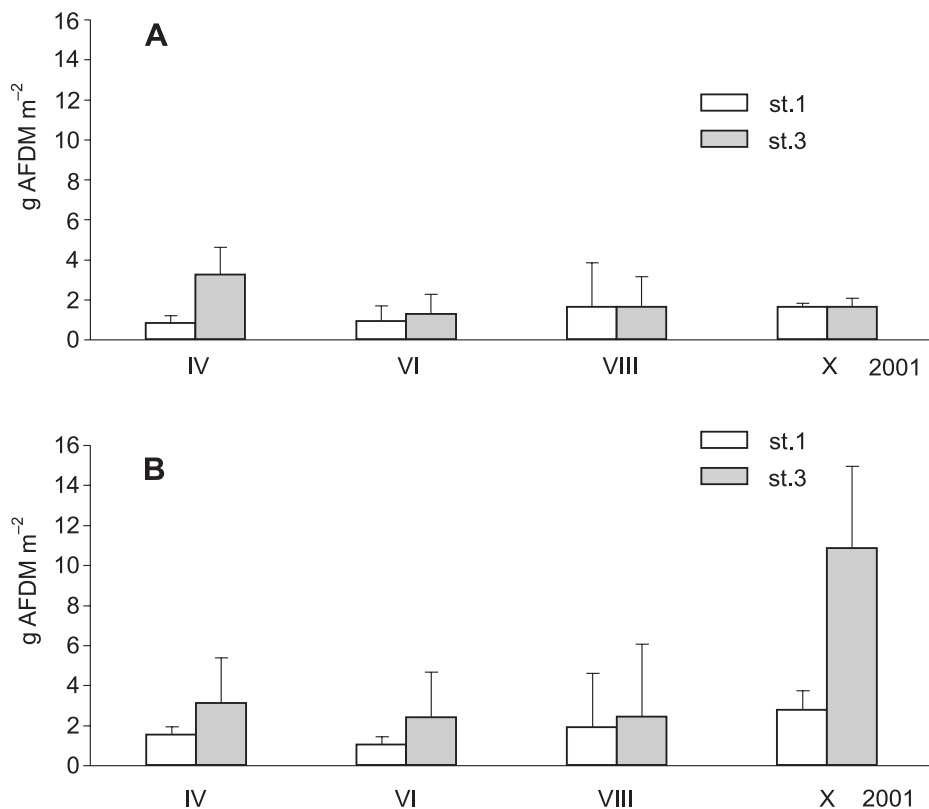


Ryc. 36. Porównanie ilości materii organicznej dennej (+SD) na stanowisku przed (st. 1) i za jaskinią Wodną pod Pisaną (st. 2) na Potoku Kościeliskim A – FPOM, B – CPOM.

Fig. 36. The comparison of BOM (+SD) at the sampling station above (st. 1) and below the cave Wodna pod Pisaną (st. 2) on the Kościeliski stream A – FPOM, B – CPOM.

częste wahania poziomu wody, spowodowane różną intensywnością jej pobierania przez wodociągi mogły powodować wzrost ilości transportowanej materii organicznej, która osadzała się na stanowisku poniżej ujęcia.

Wydaje się, że zarówno dopływ dodatkowej ilości wody (pochodzącej z masywu Czerwonych Wierchów) do Potoku Kościeliskiego, jak i wahania poziomu wody w potoku Bystra Woda (spowodowane ujęciem wody dla wodociągów), nie wpływają znacząco na funkcjonowanie ekosystemów obu badanych potoków. Najwyraźniej wielkość obu tych zmian hydrodynamicznych nie była tak istotna, aby spowodować poważne zmiany liczebności i składu fauny bentosowej w tych dwóch potokach (Galas, mat. niepubl.). Przeciwnie zjawiska są obserwowane w niektórych potokach alpejskich, gdzie pewien typ konstrukcji ujęcia wody powodował „sztuczne powodzie”, a w efekcie istotne zaburzenia struktury i zagęszczenia fauny dennej (Kownacki i in. 2006) oraz praw-



Ryc. 37. Porównanie ilości BOM (+SD) na stanowisku badawczym przed (st.1) i za ujęciem wody dla wodociągów (st. 2) na potoku Bystra Woda A – FPOM, B – CPOM.

Fig. 37. The comparison of BOM (+SD) at the sampling station above (st.1) and below the water intake (st. 2) on the Bystra Woda stream A – FPOM, B – CPOM.

dopodobnie w gromadzeniu się na dnie organicznej materii alochtonicznej. Poważne zakłócenia struktury zespołów organizmów dennych były obserwowane w przypadku całkowitego przerwania ciągłości potoku obecnością zbiornika zaporowego (Kubiček i in. 1999). Zabudowa taka istotnie modyfikowała wielkość przepływu wody i jej termikę oraz charakter dna, co w efekcie wpływało m.in. na zmianę składu i struktury fauny dennej (Cobb i in. 1992).

Podsumowanie

Potoki alpejskie (mające swoje źródła i płynące powyżej górnej granicy lasu) oraz potoki płynące w piętrze regla mają wiele cech wspólnych. Należą do nich: pokrycie dna głazami i kamieniami, szybki prąd wody, jej turbulentny przepływ oraz wysoka zawartość tlenu w wodzie. W obu typach potoków nie występują makrofity ani plankton. Różnice pomiędzy potokami alpejskimi a reglowymi dotyczą czynników środowiskowych, rodzaju roślinności nadbrzeżnej i stanu troficznego, który z kolei związany jest z ilością biogenów w wodzie potoku, wielkością produkcji materii autochtonicznej oraz ilością BOM i TOM (Tabela 35).

Tabela 35. Różnice pomiędzy potokami wysokogóorskimi i reglowymi.

Table 35. The differences between high mountain and forested mountain streams.

Cechy różniące oba typy potoków Contrasting features	Potok wysokogórski High mountain stream	Potok reglowy Forested mountain stream
Pokrywa śnieżna	mała lub jej brak	głęboka
Przejrzystość wody	różna	wysoka
Dostępność światła	duża	zależnie od stopnia zacienienia koronami drzew
Zawartość biogenów w wodzie	mała	mała lub umiarkowana
Stan troficzny	autotrofia lub heterotrofia	heterotrofia
Produkcja autotroficzna	ograniczana przez temperaturę i biogeny	ograniczana przez światło i biogeny
Roślinność nad brzegiem	brak lub łąka alpejska	krzewy i drzewa
Sezon wegetacyjny	krótszy	dłuższy
Opadłe liście i szpilki	brak	główne źródło energii
Detrytus osadzony na dnie	bardzo mało	więcej
Materia unoszona w wodzie	bardzo mało	więcej
Duże kawałki drewna	brak	istotne siedlisko

Zróznicowanie potoków zależy też od wysokości nad poziomem morza, rodzaju zasilania w wodę, temperatury, składu podłoża, typu koryta oraz składu chemicznego wody. Wszystkie te czynniki, łącznie z hydrologią potoku, na którą ma bezpośredni wpływ klimat, sezonowe zmiany ilości opadów atmosferycznych, geologia zlewni i roślinność brzegowa, wpływają na ilość materii alochtonicznej zarówno osadzonej na dnie jak i unoszonej w wodzie. Ilość ta zależy również od spadku, rzędu cieku i szerokości potoku. Badania ilościowe materii organicznej (auto- i alochtonicznej) w potokach wysokogórskich i górskich, prowadzone w wielu regionach świata oraz po raz pierwszy wykonane przez autorkę w potokach Polskich Tatr, dostarczyły danych pozwalających na lepsze poznanie pochodzenia i wykorzystania zasobów materii organicznej w potokach tego typu. Porównując wyniki uzyskane przez różnych autorów trzeba zawsze uwzględniać różnice w zastosowanych metodach poboru, podziale BOM jak i TOM na

frakcje o różnej wielkości, jak i to, w jakich porach roku prowadzono badania dynamiki materii organicznej.

Materia organiczna pochodzenia alochtonicznego ma istotny wpływ na większość procesów zachodzących w potokach górskich – od alpejskich, po te płynące przez regiel dolny. Poznanie zachodzących tam zmian zawartości materii organicznej w cyklu rocznym, w różnych piętrach roślinnych oraz w różnych siedliskach pozwoli na wyjaśnienie wielu zagadnień związanych z funkcjonowaniem tych ekosystemów. Części materii organicznej o różnej wielkości wykorzystywane są do produkcji wtórnej przez bezkręgowce denne. Dla wielu z nich detrytus stanowi również siedlisko, miejsce ucieczki i rozmnażania.

W potokach wysokogórskich ilość detrytus dostająca się do wody jest niewielka. W potokach alpejskich typu ritral ilość materii organicznej osadzonej na dnie jest wyższa niż w potokach typu kryal. Dla tych ostatnich charakterystyczne są duże wahania dobowe i sezonowe przepływu wody. Wody potoków tego typu niosą większe ilości drobnocząsteczkowej materii organicznej, głównie pochodzącej z topniejącego lodowca, co powoduje, że zawartość materii unoszonej w ich wodzie jest dużo wyższa niż w potokach wysokogórskich pozostałych typów. Jednakże rozkład tej frakcji materii i jej wykorzystanie przez bezkręgowce bentosowe jest stosunkowo szybkie, co powoduje, że w potokach alpejskich ilość TOM jest niewielka. Ze względu na dużą dostępność światła i małą głębokość tych cieków udział materii autochtonicznej w całości POM jest w tych potokach dużo większy niż w potokach płynących przez tereny leśne, chociaż produkcja materii autochtonicznej może zachodzić jedynie w krótkim okresie wegetacyjnym, przy największej stabilności koryta i niskim stanie wody.

W wysokogórskim odcinku potoku Sucha Woda, typu mieszanego ritral i krenal, ilość materii organicznej osadzonej na dnie, jak i unoszonej w wodzie, jest typowa dla potoków alpejskich i porównywalna do tej stwierdzonej w podobnych potokach w Alpach. Potoki wypływające z jezior wysokogórskich, jak potok wypływający z Zadniego Stawu i Czarnego Stawu, mają charakter „ekotonalny”. W takich potokach dominuje materia autochtoniczna, powstająca dzięki korzystnym warunkom siedliskowym, sprzyjającym rozwojowi glonów i mchów. Natomiast ilości zarówno BOM, jak i TOM są niższe niż te stwierdzone w innych typach potoków wysokogórskich. W stałych wypływach (np. z Czarnego Stawu) występują mniejsze ilości materii unoszonej w wodzie frakcji VFPOM, niż w wypływach okresowych (np. z Zadniego Stawu). Dynamika zmian ilości POM w całym potoku jest uzależniona od reżimu hydrologicznego w danym sezonie. Ilość i udział materii alochtonicznej w całej puli POM wzrasta, w miarę jak potok płynie przez kolejne piętra roślinne od kosodrzewiny, poprzez bór iglasty i las mieszany do liściastego. Wzrost stopnia zacienienia drzewami porastającymi jego brzegi wpływa hamująco na rozwój i biomasę glonów. Dopływ materii alochtonicznej do potoków regłowych zachodzi głównie w postaci CPOM (liście i gałązki), która stanowi podstawę łańcuchów pokarmowych. Natomiast eksport materii występuje w postaci frakcji FPOM, głównie cząsteczek o rozmiarach

<50 μm . Cząsteczki materii alochtonicznej o rozmiarach większych niż 100 μm są transportowane na krótkie odległości, gdzie mogą być deponowane i ulegać procesowi rozkładu, jak również stanowić siedlisko dla bezkręgowców dennych. Bardzo drobna materia organiczna VFPOM (cząsteczki o rozmiarach 0,45-100 μm), których procentowa zawartość w ciekach jest największa, zanim zostaną zmineralizowane, mogą być wynoszone na duże odległości. Udział frakcji drobno i grubocząsteczkowej (FPOM i CPOM) w materii unoszonej w wodzie potoków wysokogórskich i górskich jest dużo mniejszy niż frakcji VFPOM. Wody potoków płynących w piętrze regli niosą ilości TOM mniejsze od 2 mg l^{-1} , podczas gdy te, płynące przez las liściasty, ilości większe niż 4 mg AFDM l^{-1} . W badanych potokach tatrzańskich ilość TOM (FPOM i CPOM) była dużo mniejsza niż podawana w pracach wykonanych na porównywalnych górskich potokach północnoamerykańskich. Różnica ta może być jednak pozorna ze względu na to, że zakres wielkości cząsteczek oznaczanych przez autorkę jako TOM nie obejmował cząsteczek mniejszych niż 300 μm , które jednak były uwzględniane w badaniach prowadzonych przez niektórych innych autorów.

Wahania wielkości współczynnika CPOM/FPOM uzależnione są od jakości dostarczanego do potoku materiału alochtonicznego, możliwości jego przetwarzania i rzędowości potoku. W potokach alpejskich przeważała frakcja FPOM (współczynnik <1), podczas gdy w potokach tatrzańskich, w piętrze kosodrzewiny i regli, przeważała frakcja CPOM (współczynnik >1).

Sezonowe zmiany ilości BOM w potokach niskiego rzędu Europy, Ameryki Północnej, Afryki i Nowej Zelandii, płynących przez tereny zalesione, związane są z ich reżimem hydrologicznym oraz okresowym opadem liści (jesień w klimacie umiarkowanym, lato w klimacie suchym). Na efekt sezonowego opadania liści i zwiększenia puli BOM w potoku nakłada się zarówno wpływ niskiego stanu wody, który sprzyja osadzaniu się materii alochtonicznej na dnie, jak i wpływ silnych opadów, powodujących wezbrania, co prowadzi do jej wymywania.

Rodzaj bazy pokarmowej determinuje występowanie określonych grup troficznych bezkręgowców wzdłuż biegu potoku wysokogórskiego i górskiego. W przeciwieństwie do przewidywań wynikających z teorii ciągłości rzeki (RCC) ilość materii alochtonicznej w potokach tatrzańskich była niska i występowała głównie w postaci frakcji CPOM, powstałej ze szpilek kosodrzewiny i świerka. Pokarm taki nie jest preferowany przez detrytusożerców, dlatego było ich mało, a tempo jego rozkładu było powolne. W piętrze alpejskim głównym źródłem pokarmu dla fauny dennej – zdrapywaczy jest peryfiton, a w faunie dennej dominowali roślinożercy, podczas gdy zgodnie z teorią RCC powinni dominować detrytusożercy. W potoku płynącym przez regiel dolny w całej puli POM przeważała frakcja VFPOM pochodzenia auto- i alochtonicznego, która stanowi pokarm dla filtratorów. Drapieżcy, występujący już na wysokości regla górnego, kontrolują liczebność populacji pozostałych bezkręgowców bentosowych.

W potokach wysokogórskich i górskich tempo rozkładu detrytusu uzależnione jest od czynników abiotycznych, takich jak położenie nad poziomem morza, typ potoku

i temperatura. Zależy ono także od rodzaju liści i ilości mikro- i makroorganizmów biorących udział w tym procesie. Dlatego tempo rozkładu szpilek kosodrzewiny jest istotnie wolniejsze od tempa rozkładu liści jarzębiny. Wykazano, że brak bezkręgowców – zgryzaczy w płytkim zbiorniku w górskiej jaskini powoduje istotne wydłużenie czasu dekompozycji liści olszy, które w potoku reglowym rozkładane są szybko. Znaczący udział w rozkładzie detrytusu ma fragmentacja mechaniczna, szczególnie w potokach typu kryal i w nurcie pozostałych typów potoków oraz w wypływach z jezior wysokogórskich.

Wahania poziomu wody w potokach związane z okresowym wysychaniem istotnie wpływają na dynamikę zmian zawartości BOM i TOM. Odmienne warunki hydrodynamiczne, takie jak obecność jaskini i ujęcia wody na potokach tatrzańskich mają różny wpływ na stopień osadzania się detrytusu na ich dnie.

W obecnej pracy po raz pierwszy zebrane zostały dane ilościowe dotyczące detrytusu zarówno osadzonego na dnie, jak i unoszonego w wodzie potoków tatrzańskich. Wyniki te mogą być podstawą do dalszych szczegółowych badań dotyczących funkcjonowania ekosystemów potoków alpejskich i górskich. Poznanie funkcjonowania wysokogórskich siedlisk lotycznych wymaga jednak jeszcze dalszych badań, szczególnie tych dotyczących słabo poznanej roli biofilmu.

Wnioski

1. Ilości materii organicznej osadzonej na dnie (BOM) i unoszonej w wodzie (TOM) w potokach tatrzańskich zależą istotnie od wysokości bezwzględnej i wielkości spadku podłoża, podobnie jak w potokach alpejskich i górskich z innych regionów świata.
2. Typ zasilania potoków wysokogórskich w wodę wpływa istotnie na ilość BOM, TOM i biomasę peryfitonu.
3. Ilość BOM w potokach alpejskich jest mniejsza niż w potokach tatrzańskich płynących w piętrze alpejskim; odwrotnie proporcjonalna do wysokości bezwzględnej, a wprost proporcjonalna do rzędu potoków i spadku ich koryt.
4. Zawartość BOM i TOM w potokach tatrzańskich wykazuje wyraźną zmienność sezonową z maksimum w okresie letnich wysokich przepływów wody.
5. Ilość TOM w wodzie potoków tatrzańskich zależy od typu potoku (kryal vs ritral) i jest mniejsza niż w potokach wysokogórskich w Alpach oraz reglowych w Ameryce Północnej.
6. Ilość TOM (drobno i grubocząsteczkowej materii organicznej) w potokach tatrzańskich zależy istotnie od ich szerokości i rzędu.
7. W okresowych wypływach z jezior tatrzańskich średnie ilości BOM są niższe niż w potokach stałych, natomiast ilość VFPOM (bardzo drobna materia organiczna) jest wyższa od ilości stwierdzanych w wypływach z jezior alpejskich.
8. Tempo rozkładu liści różnych gatunków drzew w potokach tatrzańskich i wodach jaskini zależy zarówno od ich gatunku (olsza vs kosodrzewina) jak i obecności lub braku makrobezkręgowców – zgryzaczy (potok vs jaskinia). Jest ono podobne do stwierdzanego na analogicznych wysokościach w potokach alpejskich i reglowych.
9. W przeciwieństwie do przewidywań wynikających z teorii ciągłości rzeki (RCC) ilość materii allochtonicznej w potokach tatrzańskich jest niska i występuje ona głównie w postaci frakcji CPOM, powstałej ze szpilek kosodrzewiny i świerka. Pokarm taki nie jest preferowany przez detrytusożerców, dlatego jest ich mało, a tempo jego rozkładu jest powolne. Obfite występowanie peryfitonu i mchu jest charakterystyczne dla górnych odcinków potoków (kosodrzewina i regiel górny), gdzie w faunie dennej dominują roślinożercy, podczas gdy zgodnie z teorią ciągłości rzeki powinni tam dominować detrytusożercy.
10. Okresowe wysychanie niektórych odcinków potoku tatrzańskiego modyfikuje sezonową dynamikę nagromadzonego na dnie detrytusu, którego największe ilości występują na wiosnę, po pojawieniu się wody w korycie potoku, a nie w jesieni jak ma to miejsce w potokach płynących stale.
11. Zmienione warunki hydrodynamiczne, spowodowane przez dopływ dodatkowej ilości wody do Potoku Kościeliskiego z jaskini oraz wahania poziomu wody w potoku Bystra Woda powodowane obecnością ujęcia wody dla wodociągów, nie wpływają znacząco na ilości materii osadzonej na dnie tych potoków.

Summary

Allochthonous organic matter plays a central role in low order streams, as well as alpine and mountain ones, mostly as the energy base that supports heterotrophic stream organisms such as microorganisms, invertebrates and fish. The quantity and quality of detrital materials entering the streams are important parameters, defining both density and composition of the stream biocoenosis and depends upon the adjacent riparian zone. Allochthonous material (leaves, wood and other material), which falls into the water can be stored on the bottom as benthic organic matter (BOM) or may be transported with water (TOM) (Fig. 1). There are many studies on the organic matter dynamics in mountain streams, where various fractions of detritus (Tab. 1) were determined and sampling methods of its benthic storage used (Tab. 2). In most papers two main particulate organic matter fractions were studied: Fine Particulate Organic Matter (FPOM) and Coarse Particulate Organic Matter (CPOM). BOM values are presented as g of AFDM (Ash Free dry Mass) per m² and TOM values as mg of AFDM per 1 liter of water.

Quantitative studies on auto- and allochthonous organic matter in high-mountain and mountain streams have been conducted in many regions of the world. In recent decades large number of works on autochthonous matter production, input, storage and transport were performed in high-mountain and mountain streams of the Northern Hemisphere, primarily in North America and Canada. There are also many studies dealing with these problems carried out on streams in Europe, North Africa and the Southern Hemisphere: South Africa, Australia and New Zealand (Fig. 2). This review for the first time provides data collected from Polish Tatra Mts streams and presents them in the light of results collected from other geographical regions. All those data should allow for a better understanding of particulate organic matter resources available to communities in streams, especially located in high-mountain and mountain ranges.

High-mountain or alpine streams refer to running waters of the alpine zone above the treeline, anywhere in the world, while Alpine streams refer to the running waters of the Alps, at any elevation. The alpine zone is present in all continents, treeline ranges in elevation from near the sea level at high latitudes to about 4000 m in tropical mountains (Fig. 3). Three primary stream types flow through alpine landscapes: kryal springs fed by glacial meltwater, krenal streams fed by groundwater, and rhitral streams fed by rainfall and snowmelt (Tab. 3). In this elaboration data on BOM and TOM from several alpine streams have been compared with those collected by the author from two Alpine streams (Tab. 4, Fig. 4).

The Tatra Mountains, located in the centre of the Western Carpathians, constitute the highest mountain massif within the whole Carpathian Range. Though they are much lower than the Alps, they display a typical alpine character and landscape. In the high-mountain zone the streams tend to be small, drain steeply sloping catchments

(sometimes bigger than 20%, with large rocks and boulders and that have high current velocities). Streams of the Tatra Mts are characterized by changeable water velocity (Fig. 5) and discharge (Fig. 6). The flow of the smaller streams reaches up to 100 l s^{-1} , and of the largest usually reaches $1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. The seasonal variations of the discharge revealed the highest values in summer, during the heavy rains. The Tatra Mts streams run through several vegetation belts and temperature zones: alpine, subalpine-dwarf pine, upper and lower montane (Fig. 7, 8). The streams studied by the author; namely the: Kościeliski, Biały and Bystra Woda streams are located in the Western Tatra, while Sucha Woda stream and an unnamed stream connecting two lakes: Zadni and Długi Staw Gąsienicowy, are situated in the High Tatra (Fig. 9-13). Their morphometrical features: length, altitude, mean gradient, discharge values and dominant vegetation in the catchments are presented in Tab. 5. Their water chemistry is strongly connected with substratum geology (Tab. 6). The annual air temperature in consecutive climatic zones ranges depends on altitude localization (Tab. 7).

Autochthonous organic matter in alpine streams is a very important energy source for macroinvertebrate communities. Chlorophyll *a* value in periphyton was much lower in kryal type streams than in rithral ones (Tab. 8) whereas periphyton biomass was higher in lake outflow streams when compared with kryal or rithral alpine streams (Tab. 9). High flow and turbidity during summer and snow cover in winter impeded algal growth, whereas relatively benign environmental conditions in spring and autumn favored primary production. The dominant algae species was the chrysophyte *Hydrurus foetidus*, a widely distributed cold water filamentous alga. The autochthonous organic matter content in Tatra streams at various vegetation belts changed from very low in the alpine zone to relatively high in the dwarf pine belt (Tab. 10). The chlorophyll *a* values of various streams periphyton in North America are given in Tab. 11 and depended strongly on the canopy shading degree.

The mean annual value of benthic organic matter in a variety of high-mountain streams ranged from $0,01 \text{ mg AFDM m}^{-2}$ in an Antarctic stream and increased up to 34 g AFDM m^{-2} in an alpine stream from the subalpine belt (Tab. 12). These values were extremely low when compared with other streams located below the treeline, flowing through coniferous or mixed forests. In the alpine zone riparian vegetation was sparse and the amount of BOM in alpine streams was also very low (Fig. 13). The origin of water (i.e. glacier vs. snow melt or groundwater) was an important factor affecting the amount of BOM values in alpine streams, which resulted in its higher standing crop in kryal than in rithral or krenal streams (Tab. 13, Fig. 14). In two Tatra Mts streams, flowing through the alpine and subalpine belt, the amount of BOM averaged 26 and $136 \text{ g AFDM m}^{-2}$, respectively (Tab. 14). In similar North American streams, which flow through various vegetation belts, the amount of benthic organic matter averaged from 600 to $2000 \text{ g AFDM m}^{-2}$ (Tab. 15). In North American streams, with steep-gradient and drainage dense, mixed forested watershed, the value of FPOM:CPOM ratio decreased from $2,3$ in the 1st order to $0,4$ in the 3rd order stream (Tab. 16). The altitude and

stream order correlated strongly with BOM values in the Tatra streams (Fig. 15). The amount of benthic detritus in streams depends on many factors such as the hydrologic regime, particle size, type of riparian vegetation and its abundance. The storage of BOM in streams is not only dependent on terrestrial organic matter input but is also related to channel morphometry and regulated by the retention structures such as debris dams. All these features potentially affecting BOM and its storage were significantly positively correlated with channel gradient (Fig. 16). Unexpectedly CPOM values in North American mountain streams were significantly negatively related to the stream order (Fig. 17), but within this calculation a large variety of streams in terms of size from very small to much larger was taken into account.

The river continuum concept (RCC) views entire fluvial systems as a continuously integrated series of physical gradients and the adjustments in the associated biota. It describes stream as longitudinal ecosystems linked by the downstream movement of water, inorganic nutrients and organic matter. RCC suggests that the CPOM should predominate in the headwaters of forested stream systems because of strong influence of riparian vegetation. Plots of the ratio of coarse to fine fractions of organic matter should show the predominance of CPOM which decreases downstream. This rule is not always so obvious in the case of many small mountain streams in the world including those located in the Tatra Mts. Annual changes in the percentage share of CPOM and FPOM fractions of the benthic organic matter in the Sucha Woda stream running in the submontane and upper montane belt, are presented in Fig. 18 and 19. The mean values of BOM in the studied Tatra Mts streams ranged from 100 to 398 g AFDM m⁻² (Tab. 17).

Channel morphometry affects both the stream power and retention structures creating erosional and depositional zones. The BOM distribution in pools and riffle showed significant differences: more detritus was found deposited in pools than in erosional riffles (Tab.18, Fig. 20, 21, 22). However, because depositional areas accounted for no more than a few percent of the total stream bottom, their impact on the area-weighted average was small.

In Tatra Mts stream flowing in the alpine belt, changes in BOM values during the vegetation season (VI to VIII) are presented in Fig. 23. The comparison of benthic organic matter storage values during the year in three vegetation belts: alpine, dwarf pine and montane of the Sucha Woda stream showed the maximum in August, during the time of the heavy rains and maximum discharge value (Fig. 24).

The results of different storage of BOM within the year in various streams, presented in Tab. 19, revealed that the maximum was noted not only in the autumn, but also at other times in the year. The similar results were obtained for the studied Tatra Mts streams from the submontane and upper montane belts, where the highest BOM value was observed in various months of the year (Tab. 20).

The seasonal variability in BOM in low order and high gradient, mountain streams in Europe, North America, Africa, and New Zealand, running through the forested area,

are related with hydrological regime and with periodical shedding of leaves (in autumn in temperate zones and in summer in dry climates). The ever-green vegetation, growing in catchments of the low order, mountain streams in Southern Hemisphere, supplies much smaller amounts of leaf litter when compared with the leaf litter in the catchments of the mountain stream in the Northern Hemisphere (Tab. 21).

The transport of organic material links upstream and downstream communities trophically into an integrated ecosystem. Most POM transported in streams is a very fine material (VFPOM) which passes through a 250 μm sieve. Coarse material (leaves and wood) tends to be retained near its point of entry, especially in smaller streams. Terrestrial vegetation controls benthic and also transported organic matter across a range of streams: from high-mountain to running in the montane belt. Alpine, non-forested streams exhibited very low TOM concentration. The amount of VFPOM in two streams in Alps studied by the author, was similar to that published in the literature (Tab. 22, Fig. 25). Organic material exported with stream water was significantly linked to stream gradient (Fig. 26). Low-gradient streams generally exported more TOM than high-gradient ones, which have relatively small source area so limiting the availability of material to be transported.

The VFPOM values of TOM in Tatra Mts streams and littoral zone (close to the outlet and inlet) of two lakes were very low and similar to those present in Alpine streams (Tab. 23, 24). The TOM (CPOM and FPOM fractions) studied in the Bystra Woda stream during the year, revealed maximum values in September (Fig. 27). For the Tatra Mts and North American streams, the TOM values were negatively correlated with stream gradient (Fig. 28 A, B) while positively correlated with stream width and order (Fig. 29). The value of transported organic matter in the Northern American mountain streams running through the coniferous forests was lower than 2 mg l^{-1} , while in streams flowing through the deciduous forests, the TOM values were higher than 4 mg l^{-1} (Tab. 25). In comparing the TOM in mountain streams of North America and the Tatras, the latter have much lower value of transported organic matter (FPOM and CPOM fractions). This difference might result from organic particles of different ranges taken into account by various authors. In the Polish Tatra streams only particles bigger than 300 μm were studied, while the smallest ones (omitted in the presented research) make up the highest part of TOM in mountain streams.

The exponential breakdown rate (k) of leaves and needles of various tree species in the waters of alpine and mountain streams revealed that this process proceeds in a similar manner at various altitudes but in low water temperature (Tab. 26). This rate depends not only on the detritus type (tree species) but also on the amount of micro- and macroorganisms taking part in the decomposition process. The k value for alder and sorbs leaves in 0,3 mm mesh bags did not differ statistically for those in the shallow cave mountain water and mountain streams (Tab. 27), while it was statistically different when leaves of the same tree species were placed in the 5 mm mesh bags (Fig. 30). The presence of shredders among macroinvertebrates resulted in a higher decomposition

rate of *Alnus incana* leaves in mountain streams, while significant increase in the decomposition time of these leaves resulted from their absence in the shallow cave mountain water. The experimental data revealed that decomposition rate of dwarf pine needles in mountain stream of submontane belt was significantly slower (t -test, $p < 0,001$) than that for alder and sorb leaves (Tab. 27).

The mechanical fragmentation is a meaningful factor in detritus decomposition, particularly in kryal streams as well as in riffle habitat of other alpine streams and in high-mountain lake outlets.

The consumption of coarse detritus by benthic macroinvertebrates and breakdown of this material into fine detritus, is the key process in the functioning of a stream ecosystem. In many mountain streams, Tipulidae larvae (Chironomidae) represent shredders, the trophic group which feeds on whole leaves. In the Polish Tatra Mts streams, this group was represented by Trichoptera larvae from the family Limnephilidae and Plecoptera from the family Nemouridae (Tab. 28). Their action resulted in FPOM formation, which constitutes the food source for invertebrates-filtrators such as larvae of some Trichoptera and Simuliidae such as *Prosilimum* sp. (Tab. 28), which are especially very numerous in high-mountain lakes outlets. Species of Ephemeroptera (*Baetis alpinus* and *Rhitrogena* sp.), Trichoptera (*Allogamus* sp.) (Tab. 28) and also Nematoda and Oligochaeta also belong to this trophic group. The larvae of some Ephemeroptera such as *Ameletus inopinatus*, *Drusus* sp. and Chironomidae larvae *Diamesa* spp. belong to the group of scrapers, which are organisms that feed on periphyton. The Ephemeroptera species found in the Biały stream (Western Tatra Mts) are an example of scrapers and gatherers (Tab. 29). Turbellaria, some Plecoptera (*Perlodes intricata* Pictet) and Trichoptera from the genus *Rhyacophila* sp. together with the fish Alpine bullhead (*Cottus poecilopus* Heckel) are the predators.

BOM and TOM in high-mountain lake-outlet streams have been studied only rarely (Tab. 30 and 31). Benthic and transported organic matter in two Tatra Mts lake outlet streams, temporary and permanent one, was studied (Tab. 32, Fig. 31, Fig. 32, Fig. 33). Seasonal changes in the number of Trichoptera *Allogamus* sp. individuals in an alpine stream connecting Zadni and Długi Gąsienicowy lakes are shown in Fig. 34. The characteristic features of rithral and outlet stream are given in Tab. 33.

The dynamics of TOM (VFPOM, FPOM and CPOM) and BOM (FPOM and CPOM) in two temporary sampling stations on Such Woda stream: one in the submontane belt and the second in the montane belt was studied (Fig. 35).

In the Tatra Mts some streams have their hydrodynamics changed by an obstacle such as the Wodna Cave under the Pisana on the Kościeliski stream and water intake on the Bystra Woda stream in the Tatra Mts. The morphology and water chemistry features of these streams are given in Tab. 34. The studies on BOM storage above and below such an obstacle are presented on Fig. 36 and 37.

Alpine streams share a common suite of environmental attributes that distinguish them from forested high-mountain stream ecosystems (Tab. 35). In contrast to dense

riparian vegetation of forested streams, alpine stream banks consist of a bedrock devoid of higher plants. The only vegetation is herbaceous plants and low-growing shrubs. Therefore in alpine streams the leaf litter, which are abundant in forested stream, are sparse or lacking. Autotrophic production is more intense in alpine streams while in heavily canopied forested areas it is restricted by the limited light.

Piśmiennictwo

- Allan J.D. 1995. Stream ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall, pp.1-388.
- Angradi T.R. 1991. Transport of coarse particulate organic matter in an Idaho river, USA. *Hydrobiologia* 211: 171-183.
- Angradi T.R. 1996. Inter-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 15: 42-63.
- Anderson N.H., Sedell J.R. 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annu. Rev. Entomol.* 24: 351-377.
- APHA 1992. Standard Methods (For the examination of water and wastewater). American Public Health Association, Washington DC.
- Bärlocher F.R. 1992. The ecology of aquatic hyphomycetes. Springer-Verlag, Berlin, pp. 1-225.
- Bärlocher F.R., Kendrick B., Michaelides J. 1978. Colonization and conditioning of *Pinus resinosa* needles by aquatic hyphomycetes. *Arch. Hydrobiol.* 81: 462-474.
- Benfield E.F. 1997. Comparisons of litterfall input to streams. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). Stream organic matter budgets. *N. Am. Benthol. Soc.* 16: 104-108
- Benfield E.F., Webster J.R. 1985. Shredder abundance and leaf breakdown in an Appalachian Mountain stream. *Freshwater Biol.* 15: 113-120.
- Benfield E.F., Webster J.R., Golladay S.W., Peters G.T., Stout B.M. 1991. Effects of forest disturbance on leaf breakdown in southern Appalachian streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1687-1690.
- Bilby R.E. 1981. Role of organic debris dams in regulating the export of dissolved and particulate organic matter from a forested watershed. *Ecology* 62: 1234-1243.
- Bilby R.E., Likens G.E. 1979. Effects of hydrological fluctuations on the transport of fine particulate organic matter in a small stream. *Limn. Oceanogr.* 24: 69-76.
- Bilby R.E., Likens G.E. 1980. Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology* 61: 1107-1113.
- Blackburn W.M., Petr T. 1979. Forest litter decomposition and benthos in a mountain stream in Victoria, Australia. *Arch. Hydrobiol.* 86: 453-498.
- Boling R.H., Goodman E.D., Van Sickle J., Zimmer J.O., Cummins K.W., Petersen R.C., Reice S.R. 1975. Toward a model of detritus processing in a woodland stream. *Ecology* 56: 141-151.
- Bombówna M. 1968. Hydrochemical characteristics of the Białka Tatrzańska stream. *Acta Hydrobiol.* 10: 27-37.
- Bombówna M. 1971. The chemical composition of the water of streams of the Polish High Tatra Mts, particularly with regard to the stream Sucha Woda. *Acta Hydrobiol.* 13: 379-391.
- Bombówna M. 1977. Biocenosis of a high mountain stream under the influence of tourism. 1. Chemism of the Rybi Potok waters and the chlorophyll content in attached algae and seston in relation to the pollution. *Acta Hydrobiol.* 19: 243-255.
- Boulton A.J., Lake P.S. 1990. The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. I. Multivariate analyses of physicochemical features. *Freshwater Biol.* 24: 123-141.
- Boulton A. J., Boon P. I. 1991. A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: time to turn over an old leaf? *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 42: 1-43.
- Boulton A. J., Peterson C. G., Grimm N. B., Fisher S. G. 1992. Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime. *Ecology* 73: 2192-2207.

- Bourassa N., Cattaneo A. 2000. Responses of a lake outlet community to light and nutrient manipulation: effects on periphyton and invertebrate biomass and composition. *Freshwater Biol.* 44: 629-639.
- Braioni M.G., Cortivo M.D., Salmoiraghi G. 2004. Leaf litter breakdown processing in the functional monitoring of a mountain stream. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 89: 536-550.
- Bretschko G. 1990. The dynamic aspect of coarse particular organic matter (CPOM) on the sediment surface of a second order stream free of debris dams (RITRODAT-LUNZ study area). *Hydrobiologia* 203: 15-28.
- Bretschko G., Leichtfried M. 1987. The determination of organic matter in river sediments. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 68: 403-417.
- Bretschko G., Leichtfried M. 1988. Distribution of organic matter and fauna in a second order, alpine gravel stream (Ritrodatt – Lunz study area, Austria). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 1333-1339.
- Bretschko G., Moser H. 1993. Transport and retention of matter in riparian ecotones. *Hydrobiologia* 251: 95-101.
- Britton D.L. 1990. Fire and the dynamics of allochthonous detritus in a South African mountain stream. *Freshwater Biol.* 24: 347-360.
- Brooks P.D., Williams M.W. 1999. Snow pack controls on nitrogen cycling and export in seasonally snow-covered catchments. *Hydrol. Process.* 13: 2177-2190.
- Brookshire E.N.J., Dwire K.A. 2003. Controls on patterns of coarse organic particle retention in headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 22: 17-34.
- Brönmark C., Malmqvist B. 1984. Spatial and temporal patterns of lake outlet benthos. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1986-1991.
- Casas J.J. 1996. Environmental patchiness and processing of maple leaf litter in a backwater of a mountain stream: riffle area vs. debris dams. *Arch. Hydrobiol.* 136: 489-508.
- Cobb D.G., Galloway T.D., Flannagen J.F. 1992. Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1788-1795.
- Connors M.E., Naiman R.J. 1984. Particulate allochthonous inputs: relationships with size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 41: 1473-1484.
- Corkum L.D. 1992. Relationships between density of macroinvertebrates and detritus in rivers. *Arch. Hydrobiol.* 125: 149-166.
- Cortes R.M., Graça M.A. S., Vingada J.N., Varandas de Oliveira S. 1995. Stream typology and dynamics of leaf processing. *Annlis Limnol.* 31: 119-131.
- Cowan C.A., Oswood M.W. 1983. Input and storage of benthic detritus in an Alaskan subarctic stream. *Polar Biol.* 2: 35-40.
- Cowan C.A., Oswood M.W., Buttimore C.A., Flanagan P.W. 1983. Processing and macroinvertebrate colonization of detritus in an Alaskan subarctic stream. *Holarctic Ecol.* 6: 340-348.
- Cuffney T.F., Wallace J.B. 1988. Particulate organic matter export from three headwater streams: discrete versus continuous measurements. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 2010-2016.
- Cuffney T.F., Wallace J.B., Lugthart G.J. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshwater Biol.* 23: 281-299.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18:193-206
- Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bio Science* 24: 631-641.
- Cummins K.W., Klug M.J., Ward G.M., Spengler G.L., Speaker R.W., Ovink R.W., Mahan D.C., Petersen R.C. 1981. Trends in particulate organic matter fluxes, community processes and macroinvertebrate functional groups along a Great Lakes drainage basin river continuum. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 21: 846-849.

- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. 1989. Shredders and riparian vegetation. Leaf litter that falls into streams influences communities of stream invertebrates. *BioScience* 39: 25-30.
- Cushing C.E. 1988. Allochthonous detritus input to a small, cold desert spring-stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23: 1107-1113.
- Cushing C.E., Minshall G.W., Newbold J.D. 1993. Transport dynamics of fine particulate organic matter in two Idaho streams. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1101-1115.
- D' Angelo D.J., Webster J.R. 1991. Phosphorus retention in streams draining pine and hardwood catchments in the southern Appalachian Mountains. *Freshwater Biol.* 26: 335-345.
- Dangles O., Gessner M.O., Guerold F., Chauvet E. 2004. Impact of stream acidification on litter breakdown: implication for assessing ecosystem functioning. *J. Appl. Ecol.* 41: 365-378.
- Darnell R.M. 1967. The organic detritus problem. W: Lauff G. N. (red.): *Estuaries*. Amer. Ass. Adv. Sci. Publ. 83: 374-375
- Davies B.R., O'Keeffe J.H., Snaddon C.D. 1995. River and stream ecosystems in Southern Africa: predictable unpredictable. W: Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. (red.): *Ecosystems of the world: River and stream ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, 22: 537-599.
- Donath U., Robinson C.T. 2001. Ecological characteristics of lake outlets in Alpine environments of the Swiss Alps. *Arch. Hydrobiol.* 150: 207-225.
- Dumnicka E., Galas. J. 1997. The relationship between Oligochaeta, particulate organic matter and environmental conditions in epigeal and hypogean parts of the mountain stream in Poland. *Mem. Biospeol.* 14: 9-14.
- Ehrman T.P., Lamberti G.A. 1992. Hydraulic and particulate matter retention in a 3rd-order Indiana stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11: 341-349.
- Eriksson A.I. 2001. Longitudinal changes in the abundance of filter feeders and zooplankton in lake-outlet streams in northern Sweden. *Ann. Limnol.* 37: 199-209.
- Escudero A., Sanz S., Del Arco J. M., Garrido M. V. 1991. Leaf litter decomposition in a mountain stream. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1987-1993.
- Fabre E., Chauvet E. 1998. Leaf breakdown along an altitudinal stream gradient. *Arch. Hydrobiol.* 141: 167-179.
- Findlay S., Likens G.E., Hedin L., Fisher S.G., McDowell W.H. 1997. Organic matter dynamics in Bear Brook, Hubbard Brook Experimental Forest, New Hampshire, USA. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). *Stream organic matter budgets*. N. Am. Benthol. Soc. 16: 43-46.
- Fisher S.G. 1995. Stream ecosystems of the Western United States. W: Cushing C.E., Cummins K.W.G., Minshall W. (red.): *Ecosystems of the world. River and stream ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, 22: 61-87.
- Fisher S.G., Likens G.E. 1973. Energy flow in Bear Brook, New Hampshire: an integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecology* 43: 421-439.
- Fleituch T. 2001. Beech leaf breakdown and POM storage along an altitudinal stream gradient. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 86: 515-525.
- France R.L. 1995. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 651-656.
- Fry B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology*: 72: 2293-2297.
- Füreder L., Schütz C., Wallinger M., Burger R. 2001. Physico-chemistry and aquatic insects in a glacier-fed and a spring-fed alpine stream. *Freshwater Biol.* 46: 1673-1690.
- Füreder L., Welter C., Jackson J.K. 2003a. Dietary and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses in alpine stream insects. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 88: 314-331.

- Füreder L., Welter C., Jackson J. K. 2003b. Dietary and stable isotope ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) analyses in alpine Ephemeroptera and Plecoptera. W: Gaino E. (red.). Research update on Ephemeroptera & Plecoptera. Università de Perugia, p. 11-18.
- Galas J. 1993. Particulate organic matter in the high mountain stream Sucha Woda (the High Tatra Mts, Poland). *Acta Hydrobiol.* 35: 203-212.
- Galas J. 1995. Alder, *Alnus incana* (L.) Mnh., leaf decomposition in a high mountain stream. *Acta Hydrobiol.* 37: 197-203.
- Galas J. 1996. Depositional processes and suspension of particulate organic matter in a high mountain stream above the timber line. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 47: 449-454.
- Galas J. 2003. Wpływ warunków hydrodynamicznych na materię organiczną i faunę bezkręgowców w potokach tatrzańskich – eksperyment terenowy. *Idee Ekologiczne*, tom 15, ser. Szkice nr 8, 55-56.
- Galas J., Bednarz T., Dumnicka E., Starzecka A., Wojtan K. 1996. Litter decomposition in a mountain cave water. *Arch. Hydrobiol.* 138: 199-211.
- Galas J., Dumnicka E. 1998. Seasonal changes of benthos and organic matter in a high mountain stream passing through a cave. W: Bretschko G., Helešic J. (red.). *Advances in river bottom ecology*. Backhuys Publishers, Leiden, 163-170.
- Galas J., Dumnicka E. 2003. Organic matter dynamics and invertebrate functional groups in a mountain stream in the West Tatra Mountains, Poland. *Int. Revue Hydrobiol.* 88: 362-371.
- Gessner M.O. 1991. Difference in processing dynamics of fresh and dried leaf litter in a stream ecosystem. *Freshwater Biol.* 26: 387-398.
- Gessner M.O., Robinson C.T., Ward J.V. 1998. Leaf breakdown in streams of an alpine glacial floodplain: dynamics of fungi and nutrients. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 17: 403-419.
- Gessner M.O., Chauvet E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecological Applications* 12: 498-510.
- Gieysztor J. 1961. Życie zwierzęce w wodach tatrzańskich. W: Szafer W. (red.). *Tatrzański Park Narodowy. Zakład Ochrony Przyrody, Kraków*, p. 485-522.
- Gieysztor I. 1961. Studia hydrologiczne nad potokami tatrzańskimi. *Prace Geograficzne PAN* 26: 1-80.
- Golladay S.W. 1997. Suspended particulate organic matter concentration and export in streams. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). *Stream organic matter budgets*. *N. Am. Benthol. Soc.* 16: 122-131.
- Golladay S.W., Webster J.R. 1988. Effects of clear-cut logging on wood breakdown in Appalachian Mountain streams. *Am. Midl. Natur.* 119: 143-155.
- Golladay S.W., Webster J.R., Benfield E.F. 1989. Changes in stream benthic organic matter following catchment disturbance. *Holarctic Ecol.* 12: 96-105.
- González E., Pozo J. 1996. Longitudinal and temporal patterns of benthic coarse particulate organic matter in the Agüera stream (northern Spain). *Aquat. Sci.* 58: 355-366.
- Gosz J.R., Likens G.E., Bormann F.H. 1972. Nutrient content of litter fall on the Hubbard Brook experimental forest, New Hampshire. *Ecol. Monograph.* 53: 769-784.
- Graża M.A.S. 1993. Patterns and processes in detritus-based stream systems. *Limnologica* 23: 107-114.
- Graża M.A.S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams – a review. *Int. Revue Hydrobiol.* 86: 383-393.
- Griffith M.B., Perry S.A. 1991. Leaf pack processing in two Appalachian mountain streams draining catchments with different management histories. *Hydrobiologia* 220: 247-254.

- Griffith M.B., Perry S.A. 1995. Between-year variation of periphyton community structure in two Appalachian headwater streams. *Hydrobiologia* 302: 1-9.
- Grodzińska-Jurczak M., Krywult M. 1992. Acidification of the Waksmundzki stream (the Polish Tatra Mountains) affected by atmospheric pollution. *Acta Hydrobiol.* 34: 19-28.
- Grzybkowska M., Pakulska D., Jakubowski H. 1990. Drift of coarse particulate organic matter (CPOM) in the lower course of two lowland rivers of central Poland: Widawka i Grabia. *Ekol. Pol.* 38: 303-322.
- Gustina G.W., Hoffmann J.P. 2000. Periphyton dynamics in a subalpine mountain stream during winter. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 32: 127-134.
- Hall R.O. Jr., Wallace J.B., Eggert S.L. 2000. Organic matter flow in stream food webs with reduced detrital resource base. *Ecology* 81: 3445-3463.
- Harding J.S. 1992. Physico-chemical parameters and invertebrate faunas of three lake inflows and outlets in Westland, New Zealand. *N. Z. J. Marine Freshwater Res.* 26: 95-102.
- Harrison P.G., Mann K.H. 1976. Detritus formation from seagrass (*Zostera marina* L.): the relative effects of fragmentation, leaching, and decay. *Limnol Oceanogr.* 20: 924-934.
- Hess M. 1965. Piętra klimatyczne w polskich Karpatach Zachodnich. *Zesz. Nauk. UJ, Prace geogr.* 11: 1-267.
- Hieber M., Robinson C.T., Rushforth S.R., Uehlinger U. 2001. Algal communities associated with different alpine stream types. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* 33: 447-456.
- Hieber M., Gessner M.O. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83: 1026-1038.
- Hieber M., Robinson C.T., Uehlinger U., Ward J.V. 2002. Are alpine lake outlets less harsh than other alpine streams? *Arch. Hydrobiol.* 154: 199-223.
- Hieber M., Robinson C.T., Uehlinger U., Ward J.V. 2003. Seasonal and diel patterns of invertebrate drift in different alpine stream types. *Freshwater Biol.* 48: 1078-1092.
- Hieber M., Robinson C.T., Uehlinger U., Ward J.V. 2005. A comparison of benthic macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams. *Freshwater Biol.* 50: 2087-2100.
- Hoffsten P.-O. 1999. Distribution of filter-feeding caddisflies (Trichoptera) and plankton drift in a Swedish lake - outlet stream. *Aquat. Ecol.* 33: 377-386.
- Huryn A.D., Wallace J.B. 1987. Local geomorphology as a determinant of macrofaunal production in a mountain stream. *Ecology* 68: 1932-1942.
- Jones J. B. 1997. Benthic organic matter storage in streams: influence of detrital import and export, retention mechanisms, and climate. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). *Stream organic matter budgets*. N. Am. Benthol. Soc. 16: 109-119.
- Jones J. B., Smock L.A. 1991. Transport and retention of particulate organic in two low-gradient headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 10: 115-126.
- Kaszowski L. 1973. Morphological activity in the mountain streams (with Biały Potok in the Tatra Mts. as example). *Prace Geograficzne UJ* 31:1-105.
- Kaushik N.K., Hynes H.B.N. 1971. The fate of the dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465-515.
- Kawecka B. 1965. Communities of benthic algae in the river Białka and its Tatra tributaries the Rybi Potok and Róztoka. PAN, Wydział Nauk Rolniczych i Leśnych, Komitet Zagospodarowania Ziemi Górskich, 11: 113-129.
- Kawecka B. 1971. Zonal distribution of alga communities in streams of the Polish High Tatra Mts. *Acta Hydrobiol.* 13: 393-414.

- Kawecka B. 1977. The food of dominant species of bottom fauna larvae in the River Raba (Southern Poland). *Acta Hydrobiol.* 19: 191-213.
- Kawecka B. 1980. Sessile algae in European mountain streams. 1. The ecological characteristics of communities. *Acta Hydrobiol.* 22: 361-420.
- Kawecka B. 1981. Sessile algae in European mountain streams. 2. Taxonomy and autecology. *Acta Hydrobiol.* 23: 17-46.
- Kawecka B. Biodiversity of the diatom flora in the streams of Tatra National Park (Poland) and its bioindicative significance. *Diatom Monographs*, Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Niemcy (w druku).
- Kawecka B., Kownacka M., Kownacki A. 1971. General characteristics of the biocenosis in the streams of the Polish High Tatras. *Acta Hydrobiol.* 13: 465-476.
- Kawecka B., Kownacki A., Kownacka M. 1978. Food relations between alga and bottom fauna communities in glacial streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 1527-1530.
- Kawecka B., Eloranta P. 1987. Communities of sessile algae in some small streams of Central Finland. Comparison of the algae of the high mountains of Europe and those of its northern regions. *Acta Hydrobiol.* 29: 403-415.
- Kawecka B., Eloranta P.V. 1994. *Zarys ekologii glonów wód słodkich i środowisk lądowych*. PWN, Warszawa, pp. 1-252.
- Kiffney P.M., Richardson J.S., Feller M.C. 2000. Fluvial and epilithic organic matter dynamics in headwater streams of southwestern British Columbia, Canada. *Arch. Hydrobiol.* 149:109-129.
- King J.M., Day J.A., Davies B.R., Henshall-Howard M-P. 1987. Particulate organic matter in a mountain stream in the south-western Cape, South Africa. *Hydrobiologia* 154: 165-187.
- Kirby J.M., Webster J.R., Benfield E.F. 1983. The role of shredders in detrital dynamics of permanent and temporary streams. W: Fonatine T.D., Bartell S.M. (red.). *Dynamics of lotic ecosystems*. Ann Arbor Press, Michigan, p. 425-435.
- Klimaszewski M. 1978. *Geomorfologia*. PWN, Warszawa, pp. 1-1098.
- Klimaszewski M. 1996. *Geomorfologia*. W: Mirek Z. (red.) *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, p. 97-124.
- Kondracki J. 1978. *Karpaty*. Wydawnictwo Szkolne i Pedagogiczne. Warszawa, pp. 1-273.
- Kownacka M., Kownacki A. 1972. Vertical distribution of zoocenosis in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkans Mts. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 2069-2072.
- Kownacki A. 1985. Effect of droughts on the invertebrate communities of high mountain streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 2069-2072.
- Kownacki A. 1991. Zonal distribution and classification of the invertebrate communities in high mountain streams in South Tirol (Italy). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 2010-2014.
- Kownacki A. 1994. Diurnal periodicity in the drift of high mountain stream invertebrates (South Tirol, Italy). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 1768-1772.
- Kownacki A. 1996. *Fauna Potoków*. W: Mirek Z. (red.) *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, 555- 573.
- Kownacki A., Galas J., Kawecka B., Szarek E., Wojtan K. 1993. *Struktura i funkcjonowanie ekosystemów potokowych w Tatrzańskim Parku Narodowym*. W: Radwan S., Karbowski Z., Sołtys M. (red.). *Ekosystemy wodne i torfowiskowe w obszarach chronionych*. PTH, AR w Lublinie, Tow. Wolnej Wszechnicy Polskiej, Poleski PN, Lublin, p. 40-43.
- Kownacki A., Dumnicka E., Galas J., Kawecka B., Wojtan K. 1997. Ecological characteristics of a high mountain lake-outlet stream (Tatra Mts, Poland). *Arch. Hydrobiol.* 139: 113-128.

- Kownacki A., Margreiter M., Kraus H. 2006. Wpływ wodnych ujęć w alpejskich potokach na zespoły bezkręgowców (Tyrol, Austria). *Mat. XIII Ogólnopolskich Warsztatów Bentologicznych PTH, Ochotnica – Kraków*, 18-20. 05. 2006, p. 95-96.
- Körner C. 1999. Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer, pp. 1-338.
- Kubiček F., Helešic J., Vojtišková D., Zahrádková S. 1999. The impact of the Vranov reservoir hydropower station operation on the bottom biota of the Dyje River (Czech Republic). *Folia Fac. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia* 102: 7-94.
- Krzemień K. 1991a. Struktura i dynamika koryt potoków Plima i Madricco w Masywie Ortles-Cevedale (Alpy Włoskie). *Prace Geograficzne UJ* 83: 7-29
- Krzemień K. 1991b. Dynamika wysokogórskiego systemu fluwialnego na przykładzie Tatr Zachodnich. *UJ, Rozprawy Habilitacyjne* nr 215, pp. 1-160.
- Krzemień K. 1999. Structure and dynamics of the high-mountain channel of river Plima in the Ortler-Cevedale massif (South Tirol). *Prace Geograficzne* 104: 41-55.
- Lake P.S. 1995. Of floods and droughts: river and stream ecosystems of Australia.. W: Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. (red.) *Ecosystems of the world. River and stream ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, 22: 659-694
- Lake P.S. 2000. Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 573-592.
- Leichtfried M. 1995. Organic matter in bedsediments – an energy source for lotic ecosystems (a compilation of a long term study). *Folia Fac. Nat. Univ. Masarykianae Brunensis, Biologia* 91: 77-93.
- Lugthart G.J., Wallace J.B. 1992. Effects of disturbance on benthic functional structure and production in mountain streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11: 138-164.
- Łajczak A. 1996. *Hydrologia*. W: Mirek Z. (red.). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, p. 169-196.
- Łajczak A., Soja R. 1997. *Zasoby wodne Tatrzańskiego Parku Narodowego* W: Kownacki A., Łajczak A. (red.). *Operat ochrony zasobów wodnych Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN Kraków, p. 27-95.
- Maamri A., Chergui H., Pattee E. 1994. Allochthonous input of coarse particulate organic matter to a Moroccan mountain stream. *Acta Oecologica* 15: 495-508.
- Maciolek J.A., Tunzi M.G. 1968. Microseston dynamics in a simple Sierra Nevada lake-stream system. *Ecology* 49: 60-75.
- Magana A.M., Bretschko G. 2003. Retention of coarse particulate organic matter on the sediments of Njoro River, Kenya. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 88: 414-426.
- Malmqvist B., Nilsson L.M., Svensson B.S. 1978. Dynamics of detritus in a small stream in southern Sweden and its influence on the distribution of the bottom animal communities. *Oikos* 31: 3-16.
- Malmqvist B., Brönmark C. 1984. Functional aspects of lake outlet versus a springfed stream ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1992-1996.
- Maridet L., Wasson J.G., Philippe M., Amoros C. 1995. Benthic organic matter dynamics in three streams: riparian vegetation or bed morphology control? *Arch. Hydrobiol.* 132: 415-425.
- Marshall K.E. (red.) 1984. *Microbial adhesion and aggregation*. Life Sciences Research Reports 31, Springer Verlag, 1-56.
- Matthaei C.D., Uehlinger U., Frutiger A. 1997. Response of benthic invertebrates to natural versus experimental disturbance in a Swiss prealpine river. *Freshwater Biol.* 37: 61-77.
- McKnight D.M., Tate C.M. 1997. Canada stream: a glacial meltwater stream in Taylor Valley, South Victoria Land, Antarctica. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). *Stream organic matter budgets*. N. Am. Benthol. Soc. 16: 14-23.

- Meegan S.K., Perry S.A. 1996. Periphyton communities in headwater streams of different water chemistry in the Central Appalachian Mountains. *J. Fresh. Ecol.* 11: 247-256.
- Melillo J.M., Naiman R.J., Aber J.D., Links A.E. 1984. Factor controlling mass loss and nitrogen dynamics of plant litter decaying in northern streams. *Bull. Marine Sci.* 35: 341-356.
- Meyer J.L., O'Hop J. 1983. Leaf-shredding insects as a source of dissolved organic carbon in headwater streams. *Am. Midl. Natur.* 109: 175-183.
- Milner A.M., Petts G.E. 1994. Glacial rivers: physical habitat and ecology. *Freshwater Biol.* 32: 295-307.
- Minshall G.W., Brock J.T., La Point T.W. 1982. Characterization and dynamics of benthic organic matter and invertebrate functional feeding group relationships in the Upper Salmon River, Idaho (USA). *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 67: 793-820.
- Minshall G.W., Petersen R.C., Cummins K.W., Bott T.L., Sedell J.R., Cushing C.E., Vannote R.L. 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. *Ecol. Monograph.* 53: 1-25.
- Minshall G.W., Thomas S.A., Newbold J.D., Monaghan M.T., Cushing C.E. 2000. Physical factors influencing fine organic particle transport and deposition in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 1-16.
- Mirek Z. 1996. Tatry i Tatrzański Park narodowy – wiadomości ogólne. W: Mirek Z. (red.). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, p. 18-26.
- Mollá S., Robles S., Casado C. 2006. Seasonal variability of particulate organic matter in a mountain stream in Central Spain. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 91: 406-422.
- Monaghan M.T., Thomas S.A., Minshall G.W., Newbold J.D., Cushing C.E. 2001. The influence of filter feeding benthic macroinvertebrates on the transport and deposition of particulate organic matter and diatoms in two streams. *Limnol. Oceanogr.* 46: 1091-1099.
- Moore J.C., Berlow E.L., Coleman D.C., de Ruiter P.C., Dong Q., Hastings A., Johnson N.C., McCann K.S., Melville K., Morin P.J., Nadelhoffer K., Rosemond A.D., Post D.M., Sabo J.L., Scow K.M., Vanni M.J., Wall D.H. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7: 584-600.
- Moser H. 1991. Input of organic matter (OM) in a low order stream (Ritrodat-Lunz study area, Austria). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1913-1916.
- Mróz K. 2006. Prawidłowości wykształcenia systemu korytowego Sucheje Wody (Tatry). *Praca Magisterska*, Instytut Geografii i Gospodarki Przestrzennej UJ.
- Mutch R.A., Steedman R.J., Berte S.B., Pritchard G. 1983. Leaf breakdown in a mountain stream: a comparison of methods. *Arch. Hydrobiol.* 97: 89-108.
- Naiman R.J., Sedell J.R. 1979a. Characterization of particulate organic matter transported by some Cascade Mountain streams. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36: 17-31.
- Naiman R.J., Sedell J.R. 1979b. Benthic organic matter as a function of stream order on Oregon. *Arch. Hydrobiol.*, 87: 404-422.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Lock M.A., Ford T.E., Reice S.R. 1987. Longitudinal patterns of ecosystem processes and community structure in a subarctic river continuum. *Ecology* 68: 1139-1156.
- Nakamura F., Swanson F.J. 1994. Distribution of coarse woody debris in a mountain stream, western Cascade Range, Oregon. *Can. J. Forest Res.* 24: 2395-2403.
- Newbern L.A., Webster J.R., Benfield E.F., Kennedy J.H. 1981. Organic matter transport in an Appalachian Mountain river in Virginia, USA. *Hydrobiologia* 83: 73-83.
- Newbold J.D., Thomas S.A., Minshall G.W., Cushing C.E., Georgian T. 2005. Deposition, benthic residence, and resuspension of fine organic particles in a mountain stream. *Limnol. Oceanogr.* 50: 1571-1580.

- Odum E.P. 1969. The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-279.
- Odum E.P. 1983. *Basic Ecology*. Hold Saunders International Editions, CBS College Publishing, pp. 1-613.
- Odum, E.P., de la Cruz A.A. 1963. Detritus as a major component of ecosystems. *Amer. Inst. Biol. Sci. bul.* 13: 39-40.
- Odum E.P., Biever L.J. 1984. Resource quality, mutualism, and energy partitioning in food chains. *Amer. Nat.* 124: 360-376.
- O'Hop J., Wallace J.B. 1983. Invertebrate drift, discharge, and sediment relations in a southern Appalachian headwater stream. *Hydrobiologia* 98: 71-84.
- Oleksynowa K. 1970. Geochemiczna charakterystyka wód Tatrzańskich. *Acta Hydrobiol.*, 12: 1-110.
- Oleksynowa K., Komornicki T. 1996. *Chemizm wód*. W: Mirek Z. (red.). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, p. 197-214.
- Oswood M.W., Irons III J.G., Milner A.M. 1995. *River and stream ecosystems of Alaska*. W: Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. (red.). *Ecosystems of the world. River and stream ecosystems*. Elsevier Science, Amsterdam, 22: 9-32.
- Paschalski J. 1963. Próba charakterystyki wód tatrzańskich na podstawie zdolności buforowych. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 11: 349-382.
- Pasternak K. 1971. The physiography and character of the substratum of the drainage areas of the streams of the Polish high Tatra Mts. *Acta Hydrobiol.* 13: 363-378.
- Paul M.J., Hall R.O. Jr. 2002. Particle size and transient storage along a stream-size gradient in the Hubbard Brook Experimental Forest. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 21: 195-205.
- Pearson R.G., Tobin R.K., Smith R.E.W., Benson L.J. 1989. Standing crop and processing of rainforest litter in a tropical Australian stream. *Arch. Hydrobiol.* 115: 481-498.
- Petersen R.C., Cummins K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshwater Biol.* 4: 343-368.
- Piękoś- Mirkowa H., Mirek Z. 1996. *Zbiorowiska roślinne*. W: Mirek Z. (red.). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego*. TPN, Kraków-Zakopane, p. 237-274.
- Pozo J. 1993. Leaf litter processing of alder and eucalyptus in the Agüera stream system (North Spain) I. Chemical changes. *Arch. Hydrobiol.* 127: 299-317.
- Prochazka K., Steward B.A., Davies B.R. 1991. Leaf litter retention and its implications for shredder distribution in two headwater streams. *Arch. Hydrobiol.* 120: 315-325.
- Pugsley C., Hynes H.B.N. 1983. A modified freeze-core technique to quantify the depth distribution of fauna in stony streambeds. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 14: 637-643.
- Raikow D.F., Grubbs S.A., Cummins K.W. 1995. Debris dam dynamics and coarse particulate organic matter retention in an Appalachian Mountain stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14: 535-546.
- Richardson J.S. 1984. Effects of seston quality on the growth of a lake-outlet filter feeder. *Oikos* 43: 386-390.
- Richardson J.S. 1992a. Food, microhabitat, or both? Macroinvertebrate use of leaf accumulations in a montane stream. *Freshwater Biol.* 27: 169-176.
- Richardson J.S. 1992b. Coarse particulate detritus dynamics in small, montane streams of southwestern British Columbia. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 49: 337-346.
- Richardson J.S., Neill W.E. 1991. Indirect effects of detritus manipulations in a montane stream. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 48: 776-783.
- Richardson J.S., Mackay R.J. 1991. Lake outlets and the distribution of filter feeders: an assessment of hypotheses. *Oikos* 62: 370-380.

- Robinson C.T., Minshall G.W. 1990. Longitudinal development of macroinvertebrate communities below oligotrophic lake outlets. *Great Basin Nat.* 50: 303-311.
- Robinson C.T., Gessner M.O., Ward J.V. 1998. Leaf breakdown and associated macroinvertebrates in alpine glacial streams. *Freshwater Biol.* 40: 215-228.
- Robinson C.T., Burgherr P. 1999. Seasonal disturbance of a lake outlet benthic community. *Arch. Hydrobiol.* 145: 297-315.
- Robinson C.T., Gessner M.O. 2000a. Nutrient addition accelerates leaf breakdown in an alpine springbrook. *Oecologia* 122: 258-263.
- Robinson C.T., Gessner M.O. 2000b. Leaf breakdown in an alpine spring brook. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 27: 744-747.
- Robinson C.T., Gessner M.O., Callies K.A., Jolidon C., Ward J.V. 2000. Larch needle breakdown in contrasting streams of an alpine glacial floodplain. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 19: 250-262.
- Robinson C.T., Uehlinger U., Hieber M. 2001. Spatio-temporal variation in macroinvertebrate assemblages of glacial streams in the Swiss Alps. *Freshwater Biol.* 46: 1663-1672.
- Robinson C.T., Uehlinger U. 2002. Glacial streams in Switzerland: a dominant feature of alpine landscape. *EAWAG News* 54: 6-8.
- Robinson C.T., Tockner K., Burgherr P. 2002. Seasonal patterns in macroinvertebrate drift and seston transport in streams of an alpine glacial flood plain. *Freshwater Biol.* 47: 985-993.
- Robinson C.T., Kawecka B. 2005. Benthic diatoms of an alpine stream/lake network in Switzerland. *Aquat. Sci.* 67: 492-506.
- Robinson C.T., Jolidon C. 2005. Leaf breakdown and the ecosystem functioning of alpine streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 24: 495-507.
- Rodina A.G. 1967. Variety and destruction of lake detritus. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 16: 1513-1517.
- Rounick J.S., Gregory S.V. 1981. Temporal changes in periphyton standing crop during an unusually dry winter in the streams of the Western Cascades, Oregon. *Hydrobiologia* 83: 197-205.
- Scarsbrook M.R., Townsed C.R. 1993. Stream community structure in relation to spatial and temporal variation: a habitat templet study of two contrasting New Zealand streams. *Freshwater Biol.* 29: 395-410.
- Sedell J.R., Triska F.J., Triska N.S. 1975. The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams. I. Weight loss and associated invertebrates. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 1617-1627.
- Sedell J.R., Naiman R.J., Cummins K.W., Minshall G.W., Vannote R.L. 1978. Transport of particulate organic material in stream as a function of physical processes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 20: 1366-1375.
- Short R.A., Ward J.V. 1980. Leaf litter processing in a regulated Rocky Mountain Stream. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 37: 123-127.
- Short R.A., Canton S.P., Ward J.V. 1980. Detrital processing and associated macroinvertebrates in a Colorado mountain stream. *Ecology* 61: 727-732.
- Short R.A., Ward J.V. 1981. Benthic detritus dynamics in a mountain stream. *Holarctic Ecol.* 4: 32-35.
- Schütz C., Wallinger M., Burger R., Füreder L. 2001. Effects of snow cover on the benthic fauna in a glacier-fed stream. *Freshwater Biol.* 46: 1691-1704.
- Snaddon C.D., Steward B.A., Davies B.R. 1992. The effect of discharge on leaf retention in two headwater streams. *Arch. Hydrobiol.* 125: 109-120.
- Solada S.W., Perry S.A., Perry W.B. 1996. Leaf litter decomposition and elemental change in three Appalachian mountain streams of different pH. *Proceedings of 1995 Meeting of Northern Global Change Program* 161-164.

- Speaker R., Moore K., Gregory S. 1984. Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 1835-1841.
- Steffan A.W. 1971. Chironomid (Diptera) biocoenoses in Scandinavian glacier brooks. Canadian Entomologist 103: 477-486.
- Stewart B.A., Davies B.R. 1990. Allochthonous input and retention in a small mountain stream, South Africa. Hydrobiologia 202: 135-146.
- Suberkropp K., Klug M.J. 1980. The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. Can. J. Bot. 58: 1025-1031.
- Swan L. W. 1963. Aeolian zone. Science 140: 77-78.
- Szarek E. 1994. The effect of abiotic factors on chlorophyll a in attached algae and mosses in the Sucha woda stream (High Tatra, southern Poland). Acta Hydrobiol. 36: 309-322.
- Szczęsny B. 1992. *Allogamus starmachi* (Szczęsny 1967). W: Głowaciński Z. (red.). Polska czerwona księga zwierząt. PWRiL, Warszawa, p. 283-284.
- Šporka F., Krno I. 2003. Benthic invertebrates and metabolism of West Carpathian (Slovakia) rivers. Internat. Rev. Hydrobiol. 88: 274-283.
- Teeri J.A., Barrett P.E. 1977. Detrital transport by wind in a high arctic terrestrial ecosystem. Arctic, Antarctic and Alpine Research 7: 387-391.
- Tockner K., Malard F., Burgherr P., Robinson C.T., Uehlinger U., Zah R., Ward J.V. 1997. Physico-chemical characterization of channel types in a glacial floodplain ecosystems (Val Roseg, Switzerland). Arch. Hydrobiol. 140: 433-463.
- Tockner K., Malard F., Uehlinger U., Ward J.V. 2002. Nutrients and organic matter in a glacial river-floodplain system (Val Roseg, Switzerland). Limnol. Oceanogr. 47: 266-277.
- Towns D. R. 1985. Limnological characteristics of a South Australian intermittent stream, Brown Hill Creek. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 36: 821-837.
- Triska F.J., Sedell J.R., Buckley B. 1975. The processing of conifer and hardwood leaves in two coniferous forest streams. II. Biochemical and nutrient changes. Verh. Internat. Verein. Limnol. 19: 1628-1639.
- Uehlinger U. 1991. Spatial and temporal variability of the periphyton biomass in a prealpine river (Necker, Switzerland). Arch. Hydrobiol. 123: 219-237.
- Uehlinger U., Zah R., Gessner M., Robinson C. T. 2002. Organic matter dynamics in alpine streams. EAWAG News 54e: 18-19.
- Vadeboncoeur Y. 1994. Longitudinal dynamics of seston concentration and composition in a lake outlet stream. J. N. Am. Benthol. Soc. 13: 181-189.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. Can. J. Fish Aquat. Sci. 37: 130-137.
- Vavilova V.V., Lewis W.M. Jr. 1999. Temporal and altitudinal variations in the attached algae of mountain streams in Colorado. Hydrobiologia 390: 99-106.
- Velmirov B. 1991. Detritus and the concept of non-predatory loss. Arch. Hydrobiol. 121: 1-20.
- Velimirov B., Ott J.A., Novak R. 1981. Microorganisms on macrophyte debris: Biodegradation and its implication in the food web. Kieler Meeresforsch. Sonderh. 5: 333-344.
- Wallace J.B., Merritt R.W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. Annu. Rev. Entomol. 25: 103-132.

- Wallace J.B., Webster J.R., Cuffney T.F. 1982a. Stream detritus dynamics: regulation by invertebrate consumers. *Oecologia* 53: 197-200.
- Wallace J.B., Ross D.H., Meyer J.L. 1982b. Seston and dissolved organic carbon dynamics in a southern Appalachian stream. *Ecology* 63: 824-838.
- Wallace J.B., Whiles M.R., Eggert S., Cuffney T.F., Lughart G.J., Chung K. 1995. Long-term dynamics of coarse particulate organic matter in three Appalachian mountain streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 14: 217-232.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L., Webster J.R. 1997a. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102-104.
- Wallace J.B., Cuffney T.F., Eggert S.L., Whiles M.R. 1997b. Stream organic matter inputs, storage, and export for satellite Branch at Coweeta Hydrologic Laboratory, North Carolina, USA. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). Stream organic matter budgets. *N. Am. Benthol. Soc.* 16: 67-74.
- Wallace J.B., Merritt R.W. 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 25: 103-132.
- Ward J.V. 1986. Altitudinal zonation in a Rocky Mountain stream. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 74: 133-199.
- Ward J.V. 1992. Aquatic insect ecology 1. Biology and habitat. *J. Wiley & Sons, New York/Chichester/Brisbane/Toronto/Singapore*, pp. 1-438.
- Ward J.V. 1994. Ecology of alpine streams. *Freshwater Biol.* 32: 277-294.
- Waringer J.A. 1992. The drifting of invertebrates and particulate organic matter in an Austrian mountain brook. *Freshwater Biol.* 27: 367-378.
- Webster J.R., Waide J.B. 1982. Effects of forest clear cutting on leaf breakdown in a southern Appalachian stream. *Freshwater Biol.* 12: 331-344.
- Webster J.R., Golladay S.W. 1984. Seston transport in streams at Coweeta Hydrologic Laboratory, North Carolina, USA. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1911-1919.
- Webster J.R., Benfield E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.
- Webster J.R., Golladay S.W., Benfield E.F., D'Angelo D.J., Peters G.T. 1990. Effects of forest disturbance on particulate organic matter budgets of small streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 9: 120-140.
- Webster J.R., Covitch A.P., Tank J.L., Crockett T.V. 1994. Retention of coarse organic particles in streams in the southern Appalachian Mountains. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 13: 140-150.
- Webster J.R., Wallace J.B., Benfield E.F. 1995. Organic processes in streams of the eastern United States. W: Cushing C.E., Cummins K.W., Minshall G.W. (red.). *Ecosystems of the world. River and stream ecosystems.* Elsevier Science 22: 117-187.
- Webster J.R., Meyer J.L. 1997. Stream organic matter budgets – introduction. W: Webster J.R., Meyer J.L.J. (red.). Stream organic matter budgets. *N. Am. Benthol. Soc.* 16: 5-13.
- Webster J.R., Benfield E.F., Ehrman T.P., Schaeffer M.A., Tank J.L., Hutchness J.J., D'Angelo D.J. 1999. What happens to allochthonous material that falls into streams? A synthesis of new and published information from Coweeta. *Freshwater Biol.* 41: 687-705.
- Weigelhofer G., Waringer J.A. 1994. Allochthonous input of coarse particulate organic matter (CPOM) in a first to fourth order Austrian forest stream. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 79: 461-471.
- Wetzel R.G. 1983. *Limnology*, 2nd edn. Saunders, Philadelphia, pp. 1-860.
- Wetzel R.G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshwater Biol.* 33: 83-89.
- Wetzel R. 2001. *Limnology*, 3E. Lake and river ecosystems. Academic Press, San Diego, pp. 1-850.

- Winterbourn M.J. 1976. Fluxes of litter falling into a small beech forest stream. *N. Z. J. Marine Freshwater Res.* 10: 399-416.
- Winterbourn M.J., Rounick J.S., Cowie B. 1981. Are New Zealand stream ecosystems really different? *N. Z. J. Marine Freshwater Res.* 15: 321-328.
- Winterbourn M.J., Collier K.J., Graesser A.K. 1988. Ecology of small streams on the west coast of the South Island, New Zealand. *Verh. Internat. Verein.Limnol.* 23: 1427-1431.
- Winterbourn M.J. 1995. Rivers and streams of New Zealand. W: Cushing C.E., Cummins K.W, Minshall G.W. (red.). *Ecosystems of the world. River and stream ecosystems.* Elsevier Science 22: 695-716.
- Wit K., Ziemońska Z. 1960. Hydrografia Tatr Zachodnich. Objasnienia do mapy hydrograficznej „Tatry Zachodnie” 1:50 000. PAN Instytut Geografii, Zakład Geomorfologii Gór i Wyżyn w Krakowie, pp. 1-99.
- Wit-Jóźwikowa K., Ziemońska Z. 1962. Hydrografia Tatr Polskich. W: Szafer W. (red.). *Tatrzański Park Narodowy.* Zakład Ochrony Przyrody, Kraków, p. 125-138.
- Wit-Jóźwik K. 1974. Hydrografia Tatr Wysokich. Objasnienia do mapy hydrograficznej „Tatry Wysokie” 1: 50 000. Dokumentacja geograficzna. Instytut Geografii PAN, 5: 1-103.
- Witkowski A. 1996. Ryby. W: Mirek Z. (red.). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego.* TPN, Kraków-Zakopane, p. 485-492.
- Zah R., Burgherr P., Barnasconi S.M., Uehlinger U. 2001. Stable isotope analysis of macroinvertebrates and their food sources in a glacier stream. *Freshwater Biol.* 46: 871-882.
- Zah R., Uehlinger U. 2001. Particulate organic matter inputs to a glacial stream ecosystem in the Swiss Alps. *Freshwater Biol.* 46: 1597-1608.
- Zielonka T., Ciapała Sz., HOLEKSA J. Dynamika martwego drewna w potokach Tatrzańskich. W: Godzik B. (Red.): *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego a Człowiek*, TPN, PTPNoZ, Oddz. Kraków-Zakopane (w druku).
- Żmudziński L., Kornijów R., Bołalek J., Górniak A., Olańczuk-Neyman K., Pęczalska A., Korzeniewski K. 2002. *Słownik Hydrobiologiczny. Terminy, pojęcia interpretacje.* PWN, Warszawa, pp. 1- 287.

Zeszyty STUDIA NATURAE wydane w ostatnich latach
Recently published fascicles of STUDIA NATURAE

- Wpływ narciarstwa i turystyki pieszej na przyrodę masywu Pilska (The impact of skiing and hiking on the nature of the Pilsko Massif). 1996. Opr. zbiorowe pod red. A. Łajczaka, S. Michalika i Z. Witkowskiego. *Studia Naturae* 41.
- Geochrona Beskidu Sądeckiego i Kotliny Sądeckiej (Geoconservation of the Beskid Sądecki Mountains and the Sącz Basin, Polish Carpathians). 1996. Opr. zbiorowe pod red. Z. Alexandrowicz. *Studia Naturae* 42.
- Barabasz B. 1997. Zmiany roślinności łąk w północnej części Puszczy Niepołomickiej w ciągu 20 lat (Changes in the meadows of the northern part of the Niepołomice Forest). *Studia Naturae* 43.
- Environmental degradation in the Czarna Wiselka and Biała Wiselka catchments, Western Carpathians [Degradacja środowiska w zlewniach Czarnej Wiselki i Białej Wiselki (Karpaty Zachodnie)]. 1998. Opr. zbiorowe pod red. S. Wróbla. *Studia Naturae* 44.
- Zarzycki J. 1999. Ekologiczne podstawy kształtowania ekosystemów łąkowych Babiogórskiego Parku Narodowego (Ecological principles of meadow ecosystem management in the Babia Góra National Park, Western Carpathians). *Studia Naturae* 45.
- Grotty Kryształowe w kopalni soli Wieliczka (Crystal caves in the Wieliczka salt mine). 2000. Opr. zbiorowe pod red. Z. Alexandrowicz. *Studia Naturae* 46.
- Jakubiec Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* L. w polskiej części Karpat (The brown bear *Ursus arctos* L. in the Polish part of the Carpathians). *Studia Naturae* 47.
- Gonera M. 2001. Otwornice (Foraminiferida) i paleośrodowisko formacji badenianu (miocen środkowy) na obszarze Górnego Śląska [Foraminiferida and paleoenvironment of the Badenian formations (Middle Miocene) in Upper Silesia (Poland)]. *Studia Naturae* 48.
- Charakterystyka i mapa zbiorowisk roślinnych Pienińskiego Parku Narodowego (Characteristics and map of plant communities of the Pieniny National Park). Opr. zbiorowe pod red. R. Kaźmierczakowej. *Studia Naturae* 49.
- Profus P. 2006. Zmiany populacyjne i ekologia rozrodu bociana białego *Ciconia ciconia* L. w Polsce na tle populacji Europejskiej. Synteza. (Population changes and breeding ecology of the white stork *Ciconia ciconia* L. in Poland against a background of the European population. Synthesis). *Studia Naturae* 50.
- Gwiazda R. 2006. Strategie pokarmowe ptaków rybożernych w warunkach sztucznych zbiorników wodnych południowej Polski. (Foraging strategies of fish-eating birds in conditions of artificial reservoirs in southern Poland). *Studia Naturae* 51.
- Ciszewski D. 2006. Wpływ regulacji koryta Odry na akumulację osadów zanieczyszczonych metalami ciężkimi: zróżnicowanie, zmiany w czasie, zagrożenie środowiskowe. (Accumulation of sediment-associated heavy metals within channelized reach of the Odra River: spatial distribution, changes in time, potential environmental hazard). *Studia Naturae* 52.

Inne wydawnictwa Instytutu Ochrony Przyrody PAN

Other publications of the Institute of Nature Conservation of the Polish Academy of Sciences

NATURE CONSERVATION – rocznik, wydawnictwo naukowe (annual, scientific publication)

CHROŃMY PRZYRODĘ OJCZYSTĄ – dwumiesięcznik, czasopismo popularno-naukowe
LET US PROTECT THE INDIGENOUS NATURE OF OUR HOMELAND – bimonthly, popular
scientific periodical

SUPPLEMENTA ad ACTA HYDROBIOLOGICA – wydawnictwo naukowe (scientific publication)

Wszystkie pozycje wydawnicze można nabyć w Instytucie Ochrony Przyrody PAN, al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 634-48-65 w. 112. Można je również otrzymać za zaliczeniem pocztowym.

