

Dekompozycja gruboziarnistej materii organicznej a funkcjonowanie ekosystemów małych rzek w warunkach antropopresji

**Breakdown of particulate organic matter
and functioning of stream ecosystems
under anthropogenic stress**

Tadeusz Fleituch



Kraków 2010

<http://rcin.org.pl>

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.

Instytut Ochrony Przyrody PAN

STUDIA NATURAE 57

Dekompozycja gruboziarnistej materii organicznej
a funkcjonowanie ekosystemów małych rzek
w warunkach antropopresji

Breakdown of particulate organic matter
and functioning of stream ecosystems
under anthropogenic stress

Tadeusz Fleituch



Kraków 2010

<http://rcin.org.pl>

Redaktor naczelny – Editor in Chief
Henryk OKARMA

Zespół redakcyjny – Associate editors
Małgorzata GONERA, Róża KAŻMIERCZAKOWA,
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 Biologii Środowiskowej UJ, Kraków
Tadeusz NIEDŹWIEDŹ – Wydział Nauk o Ziemi UŚ, Sosnowiec
Elżbieta PANCER-KOTEJOWA – Wydział Leśny AR, Kraków
Stefan SKIBA – Instytut Geografii UJ, Kraków

Recenzent:
prof. dr hab. Anna Hillbricht-Ilkowska

Fotografia na okładce i opracowanie okładki: Andrzej Kalemba

Adres Redakcji: al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 12 37 03 549
e-mail: skoczylas@iop.krakow.pl

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2010
ISSN 0081-6760

Druk:
Drukarnia Pijarów
ul. Dzińskiego 1, 31-465 Kraków

nakład 200 egz.

SPIS TREŚCI

Streszczenie i słowa kluczowe	7–8
Lista skrótów i zmiennych	11–12
1. WPROWADZENIE	13
1.1. Dekompozycja w wodach śródlądowych	13
1.2. Źródła energii i znaczenie dekompozycji w przemianach materii organicznej	14
1.3. Kategorie wielkości cząstek materii organicznej w rzekach	14
1.4. Stechiometria biogenów w łańcuchu detrytusu	15
1.5. Grupy destruentów CPOM	16
1.5.1. <i>Bakterie</i>	16
1.5.2. <i>Grzyby</i>	17
1.5.3. <i>Pierwotniaki i meiofauna</i>	17
1.5.4. <i>Makrobezkręgowce – rozdrabniacze</i>	18
1.6. Fazy, chronologia i tempo dekompozycji materii organicznej	19
1.7. Roślinność strefy brzegowej jako źródło CPOM	22
1.8. Czynniki determinujące dekompozycję CPOM w rzekach	22
1.9. Badania detrytusu w wodach śródlądowych Polski	23
1.10. Związek metabolizmu rzeki z dekompozycją materii organicznej	24
1.11. Kompleksowa ocena ekosystemów rzek	25
1.12. Cel badań	26
2. METODYKA	28
2.1. Teren i stanowiska badań w Beskidach	28
2.1.1. <i>Charakterystyka obszaru badań</i>	28
2.1.2. <i>Hydrologia i stan jakości rzek</i>	28
2.1.3. <i>Stan lasów w obszarze badań</i>	31
2.1.4. <i>Badania wstępne rzek</i>	31
2.1.5. <i>Stanowiska badań</i>	31
2.2. Analiza wody	34
2.3. Przygotowanie i zbieranie eksponowanych liści	35
2.4. Analiza liści w laboratorium	38
2.4.1. <i>Wstępna analiza</i>	38
2.4.2. <i>Analiza biogenów</i>	38
2.4.3. <i>Biomasa grzybów</i>	38
2.4.4. <i>Produkcja konidiów</i>	39
2.4.5. <i>Liczebność rozdrabniaczy</i>	40
2.4.6. <i>Pomiar metabolizmu</i>	40
2.5. Analiza danych	40

3. WYNIKI	43
3.1. Parametry fizyczno–chemiczne wody	43
3.2. Ocena jakości wody w rzekach	45
3.3. Tempo dekompozycji – seria czasowa (SC)	47
3.4. Tempo dekompozycji – seria jednokrotna (SJ)	49
3.5. Ocena stanu zdrowotności funkcjonalnej rzek	50
3.6. Skład chemiczny liści	52
3.7. Grzyby wodne Hyphomycetes w liściach	57
3.7.1. <i>Struktura taksonomiczna</i>	57
3.7.2. <i>Różnorodność grzybów</i>	57
3.7.3. <i>Hierarchiczna analiza skupień</i>	60
3.7.4. <i>Biomasa grzybów</i>	61
3.7.5. <i>Tempo produkcji konidiów</i>	63
3.8. Struktura rozdrabniaczy bezkręgowych	64
3.8.1. <i>Badania – metodą serii czasowej (SC)</i>	64
3.8.2. <i>Badania – metodą serii jednokrotnej (SJ)</i>	64
3.8.3. <i>Analiza międzygrupowych powiązań rozdrabniaczy</i>	67
3.8.4. <i>Różnorodność taksonomiczna rozdrabniaczy – seria jednokrotna (SJ)</i>	68
3.9. Metabolizm liści	71
3.9.1. <i>Tempo konsumpcji tlenu</i>	71
3.9.2. <i>Tempo produkcji dwutlenku węgla</i>	71
3.10. Czynniki wpływające na tempo dekompozycji i na liczebność rozdrabniaczy (seria SJ)	72
3.11. Wpływ czynników zewnętrznych i wewnętrznych na wskaźniki funkcjonalne związane z dekompozycją liści (seria SC)	80
4. DYSKUSJA	81
4.1. Metody pomiaru tempa dekompozycji	81
4.2. Podwyższona żyzność wody a dekompozycja liści	85
4.3. Wpływ upraw świerka na dekompozycję	88
4.4. Stechiometria biogenów w liściach podlegających dekompozycji	92
4.5. Tempo dekompozycji w ocenie zdrowotności rzek	94
4.6. Rola grzybów Hyphomycetes w dekompozycji	97
4.7. Rozdrabniacze bezkręgowce	102
4.8. Metabolizm CPOM w rzekach	107
4.9. Czynniki wpływające na dekompozycję liści	110
4.10. Wskaźniki strukturalne i funkcjonowanie ekosystemów rzek: stan aktualny i perspektywy	114
5. PODSUMOWANIE	120
6. SUMMARY	124
7. PODZIĘKOWANIA	129
8. PIŚMIENNICTWO	131
DODATEK	153

CONTENTS

Abstract and keywords	9–10
List of abbreviations and variables	11–12
1. INTRODUCTION	13
1.1. Litter breakdown in freshwater	13
1.2. Energy sources and role of litter breakdown in organic matter conversion	14
1.3. Categories of organic matter particle sizes in rivers	14
1.4. Stoichiometry of nutrients in detritus chain	15
1.5. Main CPOM deconstructors	16
1.5.1. <i>Bacteria</i>	16
1.5.2. <i>Fungi</i>	17
1.5.3. <i>Protozoa and meiofauna</i>	17
1.5.4. <i>Macroinvertebrates – shredders</i>	18
1.6. Phases, chronology and the breakdown rate of organic matter	19
1.7. Vegetation of riparian zone as a source of CPOM	22
1.8. Factors regulating the litter breakdown in streams	22
1.9. Detritus studies in Polish freshwaters	23
1.10. Relationship between metabolism and leaf breakdown in streams	24
1.11. Comprehensive evaluation of stream ecosystems	25
1.12. Aim of the study	26
2. METHODS	28
2.1. Study area and sites in the Beskid Mts	28
2.1.1. <i>Characteristics of the study area</i>	28
2.1.2. <i>Stream hydrology and the water quality</i>	28
2.1.3. <i>Forests condition in the study area</i>	31
2.1.4. <i>Preliminary stream assessment</i>	31
2.1.5. <i>Study sites</i>	31
2.2. Water analysis	34
2.3. Preparation and sampling of the exposed leaves	35
2.4. Litter laboratory procedures	38
2.4.1. <i>Preliminary analysis</i>	38
2.4.2. <i>Analysis of nutrients</i>	38
2.4.3. <i>Fungi biomass</i>	38
2.4.4. <i>Conidia production</i>	39
2.4.5. <i>Density of shredders</i>	40
2.4.6. <i>Measurement of metabolism</i>	40
2.5. Data analysis	40

3. RESULTS	43
3.1. Water chemistry	43
3.2. Water quality assessment in rivers	45
3.3. Leaf breakdown rate – time series treatment (SC)	47
3.4. Leaf breakdown rate – single sampling treatment (SJ)	49
3.5. Assessment of the functional river impairment	50
3.6. Leaf litter chemical composition	52
3.7. Aquatic fungi – Hyphomycetes on leaves	57
3.7.1. <i>Taxon structure</i>	57
3.7.2. <i>Diversity of fungi</i>	57
3.7.3. <i>Hierarchical cluster analysis</i>	60
3.7.4. <i>Fungal biomass</i>	61
3.7.5. <i>Conidia production rate of the aquatic fungi</i>	63
3.8. Structure of invertebrate shredders	64
3.8.1. <i>Time series – treatment (SC)</i>	64
3.8.2. <i>Single sampling – treatment (SJ)</i>	64
3.8.3. <i>Cluster analysis of the shredder communities</i>	67
3.8.4. <i>Taxonomic diversity – single sampling treatment (SJ)</i>	68
3.9. Leaf litter metabolism	71
3.9.1. <i>Oxygen consumption rate</i>	71
3.9.2. <i>Carbon dioxide production rate</i>	71
3.10. Factors controlling leaf litter breakdown and shredders density (series SJ)	72
3.11. Effects of water chemistry and leaf litter characteristics on functional metrics related to leaf litter decay (series SC)	80
4. DISCUSSION	81
4.1. Leaf litter breakdown techniques	81
4.2. Elevated nutrient concentration and the leaf breakdown	85
4.3. Impact of spruce monocultures on leaf breakdown	88
4.4. Nutrients stoichiometry in the decayed leaf litter	92
4.5. Use of leaf breakdown rate in assessment of river impairment	94
4.6. Role of aquatic fungi in CPOM processing	97
4.7. Invertebrate shredders	102
4.8. Metabolism of CPOM in streams	107
4.9. Factors controlling leaf litter breakdown	110
4.10. Structural and functional metrics in stream ecosystems: current stage and perspectives	114
5. POLISH SUMMARY	120
6. SUMMARY	124
7. ACKNOWLEDGEMENTS	129
8. REFERENCES	131
APPENDIX	153

Streszczenie: Przedstawiona praca podaje, po raz pierwszy dla Polski, szczegółowe dane ilościowe dotyczące dekompozycji gruboziarnistej materii organicznej (CPOM), mierzonej metodą ekspozycji liści olszy i dębu w workach, w dwudziestu górskich rzekach o niskiej rzędowości. Celem niniejszej pracy było zbadanie potencjalnego wpływu dwóch czynników antropopresji: 1) podwyższonego stężenia biogenów i 2) modyfikacji strefy brzegowej poprzez uprawy świerka na dekompozycję CPOM i związanych z nią destruentów. Destruentów opisano za pomocą parametrów strukturalnych (bogactwo i różnorodność gatunkowa grzybów wodnych oraz rozdrabniaczy bezkręgowych) i parametrów funkcjonalnych (tempo dekompozycji, sporulacja grzybów wodnych, metabolizm materii organicznej) w ekosystemach rzek.

Tempo dekompozycji liści olszy było 3–4 razy wyższe niż liści dębu, na skutek różnic w ich składzie chemicznym. W badanych rzekach rozdrabniacze bezkręgowce miały większy wpływ na dekompozycję, niż podwyższone stężenia biogenów. Uprawy świerka nie wywierały jednoznacznych efektów na tempo dekompozycji. Zaobserwowano wyraźnie negatywny wpływ upraw świerka na zespoły rozdrabniaczy bezkręgowych. Ani udział świerka, ani udział wszystkich drzew iglastych strefy brzegowej nie wpływały na tempo dekompozycji i liczebność rozdrabniaczy. Stwierdzono dysfunkcję zdrowotności ekosystemów rzek o żyznej wodzie (od stopnia umiarkowanego do silnego). Uprawy świerka powodowały umiarkowane zakłócenia w dekompozycji olszy. Negatywny wpływ świerka okazał się silniejszy na rozkład liści dębu, niż olszy. Na proces rozkładu wiele czynników wpływa antagonistycznie (najważniejsza jest temperatura wody). Podczas dekompozycji w obu typach liści następował wzrost stężenia biogenów. Podwyższona żyzność wody i obecność świerka nie wpływały istotnie na produkcję konidiów i różnorodność zespołów grzybów wodnych na liściach olszy, stwierdzono natomiast wpływ upraw świerka na produkcję konidiów na liściach dębu. Na różnorodność grzybów na liściach dębu negatywnie wpływały biogeny w wodzie, a pozytywnie uprawy świerka. W rzekach zanieczyszczonych widelnice były zastępowane przez kielże lub przez muchówki. Muchówki liczniej zasiedlały liście olszy, niż dębu. Większa atrakcyjność (jakość pokarmowa) olszy, niż dębu dla rozdrabniaczy (*Tipula* sp.) związana była z wyższą zawartością N i P oraz większą ilością grzybów wodnych na liściach olszy, co warunkuje lepszy wzrost tych zwierząt. Taksonomiczna różnorodność rozdrabniaczy była wyższa na liściach dębu niż olszy, a wzrost żyzności wody w rzekach zdegradowanych powodował wyraźne zmniejszenie różnorodności rozdrabniaczy. Monokultury świerka nie wpływały na obniżenie ich różnorodności. Podwyższona żyzność wody wpływała pozytywnie na respirację mikrobiologiczną obu gatunków liści. Respiracja liści olszy zależała istotnie od tempa dekompozycji, składu chemicznego liści oraz chemizmu wody. Przeprowadzone badania potwierdziły opinię, że metabolizm może być czułym wskaźnikiem detekcji zmian towarzyszących dekompozycji CPOM, związanych z czynnikami zewnętrznymi (chemizm wody) i z wewnętrznymi (skład liści i procesy biochemiczne). Tempo dekompozycji liści olszy było pozytywnie skorelowane z kilkoma czynnikami dotyczącymi zlewni. Liczebność rozdrabniaczy była pozytywnie związana z głębokością rzeki i pH wody.

Opierając się na zebranych wynikach oraz ostatnich postępach analizy łańcuchów pokarmowych i retencji biogenów, stechiometrii ekologicznej, teoriach metabolicznych, pojmowaniu procesów dekompozycji przedstawiono syntetyczny przegląd aktualnego stanu wiedzy uwzględniający nowe miary strukturalne i funkcjonalne, które są zalecane do teoretycznej i praktycznej oceny rzek oraz mogą być pomocne w rutynowym monitoringu naturalnych i antropogenicznie zmienionych ekosystemów rzek.

Słowa kluczowe: struktura i funkcjonowanie ekosystemów rzek, dekompozycja liści, chemizm wód, stechiometria ekologiczna, metabolizm detrytusu, grzyby *Hyphomycetes*, rozdrabniacze bezkręgowce, roślinność brzegowa, świerk pospolity, Beskidy.

Abstract: The present paper is the first one to report for Poland detailed quantitative data related to the coarse particulate organic matter (CPOM) breakdown, tested by the method of leaf litter (alder and oak) exposition in twenty mountain small/medium sized streams. The goal of this study was to examine potential effects of two anthropogenous stressors: 1) the elevated nutrient concentration and 2) the modification in riparian vegetation by the Norway spruce plantations on the CPOM breakdown. Furthermore, effects of these stressors were studied in decomposers associated with leaf litter processing in stream ecosystems. Structural composition (taxon richness and diversity of two groups: aquatic fungi and invertebrate shredders) and functional variables (leaf litter breakdown rate, fungal conidia production, and metabolic rates) in the stream ecosystems were studied.

The breakdown rate in the alder leaves was 3–4 fold faster than in oak litter and this was related to the differences in chemical composition in leaf species. The study results show that shredders have a stronger effect on the litter breakdown than elevated concentration of nutrients. The lack of consistently negative effects of spruce plantations on leaf decomposition was found. A distinct negative effect of the conifer land use was observed in the invertebrate shredder communities. Neither spruce contribution in the riparian zones of the streams nor impact of all conifer trees from the whole catchment area affected the litter breakdown rate and the shredder's density. Ecosystem health impairment was detected in some nutrient degraded streams (i.e. intermediate/strong impact). The Norway spruce had only mild effect on alder leaf breakdown. The negative effect of spruce for ecosystem health assessment was more apparent in the case of oak than in alder leaf breakdown. Many factors control the leaf litter breakdown (the water temperature play pivotal role), causing antagonistic effects. During the entire breakdown process it was observed a continual increase in nutrient concentration in alder and oak leaf litter. The elevated trophic level did not significantly stimulate fungi biomass for growth on leaf litter, but the Norway spruce significantly affected conidia production on the oak leaves. The diversity of fungi on oak leaf litter depended negatively on stream nutrients and positively on the presence of Norway spruce monocultures. In the polluted streams stoneflies were replaced by gammarids or by dipterans which in turn colonized more frequently the alder leaves than the oak ones. The high nutritional quality of alder leaves for shredders (e.g. crane fly) was related to elevated N and P contents and to increased level of aquatic fungi observed in the alder leaf litter, what imply a more efficient growth of the shredders. The taxonomic diversity of shredders was higher on the oak leaves than on the alder ones and an increase in nutrients concentration in the stream water caused a distinct lowering of shredders diversity. The Norway spruce plantations did not decrease shredder's diversity. The elevated nutrients concentration led to a significant increase of microbial respiration (CO_2 evolution rate) in both leaf species. The alder litter respiration was significantly depended on the breakdown rate, chemical leaf composition and water chemistry. The present study confirmed the opinions that metabolic parameters can be adapted to sensitive metrics, in detection of changes resulting from to the CPOM breakdown, both related to the water chemistry (extrinsic factors) and to the biochemical processes running in the leaf litter (intrinsic

factors). The alder breakdown rate was positively correlated with several factors related to catchment characteristics. The density of shredders was positively related to stream depth and to water pH.

Based on my observations and on recent advancements in analysis of food web and nutrient retention, ecological stoichiometry, metabolic theories, and understanding of leaf litter breakdown processes, a comprehensive review of knowledge was provided with the main focus on the new structural and functional metrics which are recently recommended for theoretical and practical stream assessment. These metrics can be helpful in the routine monitoring of natural and anthropogenically disturbed stream ecosystems.

Key words: structure and functioning of stream ecosystems, leaf litter breakdown, CPOM, ecological stoichiometry, water chemistry, detritus metabolic rates, fungi *Hyphomycetes*, shredders, riparian vegetation, Norway spruce, Beskid Mts.

Lista skrótów używanych w pracy (alfabetycznie)**List of abbreviations used in the paper (alphabetical order)**

- AFDM – sucha masa bezpopielna materii organicznej (ang. Ash Free Dry Matter)
- CPOM – gruboziarnista materia organiczna (Coarse Particulate Organic Matter)
- DOC – węgiel organiczny rozpuszczalny (Dissolved Organic Carbon)
- DOM – materia organiczna rozpuszczona (Dissolved Organic Matter)
- DS – worki z siatką o drobnym oku (fine mesh bags)
- EE – eksperyment dotyczący wpływu podwyższonej żywności wody na dekompozycję liści (experiment on elevated nutrient concentrations)
- EMR – eksperyment dotyczący wpływu modyfikacji strefy brzegowej na dekompozycję liści (experiment on modification in riparian zone)
- FFG – funkcjonalne grupy pokarmowe (Functional Feeding Groups)
- FPOM – drobnoziarnista materia organiczna (Fine Particulate Organic Matter)
- GS – worki z siatką o grubym oku (coarse mesh bags)
- REF – stanowiska/rzeki referencyjne, brak wpływu antropopresji (reference sites/streams, no anthropogenic pressure)
- SC – seria czasowa – pięć terminów poboru materiału (time series, 5 sampling occasions)
- SJ – seria jednokrotnego poboru materiału z rzek (one sampling series, single sampling)
- ZDG – stanowiska/rzeki zdegradowane, będące pod wpływem antropopresji (degraded sites/streams, on anthropogenic pressure)

Lista skrótów nazw zmiennych i ich jednostki (alfabetycznie)
List of acronyms of variables with their units (alphabetical order)

- %N* – udział N w liściach (N concentration in leaf litter) [%]
%P – udział P w liściach (P concentration in leaf litter) [%]
ALT – wysokość stanowiska n.p.m. (altitude) [m]
AR – powierzchnia zlewni (catchment area) [km²]
CHW – szerokość koryta rzeki (channel width) [m]
CIF – procentowy udział drzew iglastych (conifers tree contribution) [%]
CON – przewodnictwo elektrolityczne wody (specific conductivity) [μS/cm²]
DIN – azot nieorganiczny rozpuszczalny (Dissolved Inorganic Nitrogen)
DIP – fosfor nieorganiczny rozpuszczalny (Dissolved Inorganic Phosphorus)
DPT – głębokość wody (stream depth) [m]
FB – biomasa grzybów (fungi biomass) [mg/g AFDM]
H' – współczynnik różnorodności (coefficient of diversity)
k – współczynnik dekompozycji liści [stopnio-dni] (*k* rate, breakdown coefficient) [degree-days]
K (O₂) – konsumpcja tlenu (oxygen consumption) [O₂ μg/mg AFDM/h]
LWD – liczba grubego rumoszu drzew, kłody drzew średnica przekroju > 10 cm zalegająca w korycie na odcinku 100 m (Large Woody Debris) [number per 100 m stream length]
P(CO₂) – produkcja dwutlenku węgla (carbon dioxide production) [CO₂ μg/mg AFDM/h]
pH – pH wody (water pH)
PK – produkcja konidiów grzybów (conidia production) [n/mg AFDM/24 h]
RZW – szerokość pasa roślinności brzegowej (riparian zone width) [m]
SHD – liczebność rozdrabniaczy (number of shredders) [n/per bag sample]
SHE – zacienienie koryta przez roślinność (canopy cover) [%]
SLP – spadek jednostkowy (slope) [% m/m]
SO – rzędowość (stream order)
SPC – procentowy udział świerka pospolitego (Norway spruce contribution) [%]
VSH – kształt doliny (valley shape) [punkty wg AQEM – scores based on AQEM project]
VW – szerokość doliny (valley width) [punkty wg AQEM – scores based on AQEM project]

1. WPROWADZENIE

Lasy są najpowszechniej występującym biotem na Ziemi i pokrywają około 30% powierzchni lądowej. Jak się szacuje, zaledwie 10% produkcji pierwotnej lasów jest wykorzystywane przez roślinożerców, a pozostałe 90% zasila obieg krążenia materii w procesie rozkładu (dekompozycji) obumarłej materii. W skład tej olbrzymiej masy wchodzi głównie takie części roślin, jak liście, łodygi, pnie drzew, gałęzie, nasiona oraz owoce. Produkcja roczna samych tylko liści w lasach waha się od 100 do 1400 g suchej masy na 1m². Wielkość ładunku tego rodzaju materii wskazuje, że dekompozycja odgrywa istotną rolę w funkcjonowaniu lasów i związanych z nimi ekosystemów wodnych w skali całej zlewni (Graça i in. 2005). Istnienie ścisłej zależności funkcjonowania rzek od dopływu energii z ładu sugerował już we wczesnych latach 60. XX w. Hynes (1963, 1970). W następnych latach zależności te znalazły potwierdzenie w badaniach hydrobiologicznych prowadzonych początkowo w jeziorach, a później także w rzekach (przegląd literatury Allan 1995, Wetzel 2001). O skali zjawiska i roli dekompozycji w zlewniach silnie zalesionych może świadczyć fakt, że w skrajnych przypadkach (np. potok w New Hampshire, USA) aż 99 % rocznego dopływu energii do wodnych konsumentów stanowiła materia organiczna pochodzenia lądowego, w tym 46% obumarłe liście drzew (Fisher i Likens 1973).

1.1. Dekompozycja w wodach śródlądowych

Dekompozycja materii organicznej jest bardzo skomplikowanym procesem fizyczno–chemiczno–biologicznym, o słabym dotychczas stopniu poznania. Zachodzi ona zarówno w lito– jak i w hydrosferze (Weiner 2005). Proces dekompozycji przebiega równocześnie na wielu poziomach o różnej skali przestrzennej – począwszy od dekompozycji małych cząsteczek organicznych, a skończywszy na poziomie przemian w skali całej biosfery Ziemi i w jej podjednostkach (Wetzel 2001).

W uproszczeniu, dekompozycja polega na rozkładzie wielkocząsteczkowych związków organicznych do prostych związków nieorganicznych (m.in. do dwutlenku węgla i wody). Proces ten ma kluczowe znaczenie w cyklach biogeochemicznych na Ziemi (Odum 1971). Pionierami w badaniu dekompozycji byli badacze systemów leśnych (m.in. Jenny i in. 1949, Olson 1963). Natomiast w rzekach zjawisko to ignorowano przez okres wielu lat. Ciekawy i wart podkreślenia jest fakt, że już w latach 60. i 70. XX w. intensywnie badano proces produkcji pierwotnej w wodach śródlądowych, a znacznie mniej zainteresowania poświęcano procesowi przeciwstawnemu, jakim jest dekompozycja (Odum 1971). Powstająca w wyniku produkcji masa roślin i zwierząt, po śmierci organizmów trafia powtórnie do obiegu materii organicznej w formie obumarłego detrytusy. Pojęcie „detrytus” pochodzi od łacińskiego słowa *detritus* (imiesłów czasu przeszłego czasownika *deterere*) i oznacza „rozpadły”, „rozdarty” lub „rozdrobniony”. W biologii i w naukach o środowisku pojęcie to oznacza martwy produkt produkcji (odnosi się do tkanek roślin i zwierząt), który podlega w różnym stopniu dezintegracji dzięki aktywności rozmaitych organizmów heterotroficznych, tzw. destruentów (przegląd definicji: Weiner 2005, Galas 2007).

Śledzenie przebiegu przemian detrytusu we wczesnych pracach hydroekologicznych XX w. ograniczało się do badania przepływu materii organicznej przez poszczególne poziomy łańcucha troficznego makrokonsumentów (Lindeman 1942, Balogh 1958, Odum 1962). Jak zauważa Wetzel (2001), przemiany detrytusu w środowiskach wodnych, w których brały udział mikroorganizmy były często niezauważane przez badaczy. Aby podkreślić sugerowane znaczenie mikroorganizmów w dekompozycji detrytusu, Odum i de la Cruz (1963) wprowadzili w hydrobiologii pojęcie „biodetrytus”. Pojęcie to uwzględnia zarówno rolę martwej materii organicznej, jak i związanych z nią nieodłącznie mikrobiologicznych reducentów.

1.2 Źródła energii i znaczenie dekompozycji w przemianach materii organicznej

Materia przetwarzana jest w rzekach przez wielu producentów i konsumentów (Fisher i Likens 1973). Do tego procesu niezbędna jest energia, a jej źródła mogą być bardzo zróżnicowane. Zwykle wyróżnia się dwa główne źródła energii zasilającej rzeki:

1. promieniowanie słoneczne, które wykorzystuje grupa pierwotnych producentów (produkcja autochtoniczna, np. glony i makrofity naczyniowe) wewnątrz rzeki, oraz
2. materię organiczną produkowaną na lądzie poza rzeką (materia allochtoniczna), następnie transponowaną do rzek i podlegającą różnorodnym transformacjom przez organizmy heterotroficzne.

Połączone w ten sposób organizmy wodne i materia organiczna tworzą ze sobą w ekosystemie rzeki skomplikowany system powiązań łańcuchów troficznych (Allan 1995). Z tego też względu, materia organiczna podlegająca dekompozycji jest istotnym źródłem energii dla poszczególnych organizmów sieci troficznych wód śródlądowych. Należy podkreślić, że allochtoniczne źródło energii jest szczególnie istotne dla ekosystemów rzek, ponieważ rzeki stanowią dynamiczne systemy otwarte o jednokierunkowym przepływie hydrologicznym, a w zależności od pory roku – bądź gromadzą, bądź tracą materię organiczną. Kierunkowość procesu (tzn. eksport w dół rzeki) i intensywność przepływu w rzekach odróżnia je zasadniczo od bardziej ustabilizowanych jezior, gdzie następuje stosunkowo wyrównana kumulacja materii organicznej w czasie. Obecnie uważa się, że rzeki w przeważającej części biegu stanowią ekosystemy heterotroficzne (przeważa respiracja w bilansie dobowym lub rocznym w strefie klimatu umiarkowanego), a ich funkcjonowanie (tj. ogólnie procesy życiowe) jest uwarunkowane dopływem energii z łądu (Vannote i in. 1980, Allan 1995).

1.3 Kategorie wielkości cząstek materii organicznej w rzekach

W badaniach rzek, w celu łatwiejszej identyfikacji, dzieli się materię allochtoniczną na kategorie wielkości cząstek (Petersen i Cummins 1974). W brzegowej strefie łądu, w bezpośrednim sąsiedztwie rzeki, powstaje gruboziarnista materia organiczna (ang. *Coarse Particulate Organic Matter* – CPOM, wielkość cząstek >1 mm). Do kategorii CPOM należą: liście, gałęzie, kłody drzew, kwiaty oraz materiał pochodzenia zwierzę-

cego, jak np. fekalia i padlina. Materia tej kategorii dopływa z deszczem do rzeki bezpośrednio z łądu lub jest nawiewana z brzegów przez wiatr. CPOM jest też wypłukiwana z brzegów podczas wezbrań rzek i dotyczy największej kategorii – kłód drzew i rumożu drzewnego (rozmiar >10 cm grubości i >1 m długości), określanych jako odrębna gruboziarnista kategoria (ang. *Large Wood Debris* – LWD, Naiman i Bilby 1998). Z kolei, drobnoziarnista kategoria materii organicznej (ang. *Fine Particulate Organic Matter* – FPOM, wielkości cząstek od 1 mm do $0,45 \mu\text{m}$) może docierać do rzeki z podmuchami wiatru, ze sływem powierzchniowym (erozja brzegów i koryta rzecznej), a także wraz z rozpuszczoną materią organiczną (ang. *Dissolved Organic Matter* – DOM, $<0,45 \mu\text{m}$, Górniak i Misztal 1991). DOM dopływa do rzek z wód gruntowych, ze sływem podpowierzchniowym oraz z opadem atmosferycznym poprzez warstwę roślinności otaczającą rzekę.

Rozmiary oraz zakresy wielkości poszczególnych kategorii materii organicznej nie są w badaniach rzek ujednoczone, są określane zwykle arbitralnie i zależą od celu badań (Cummins 1974). Przemiany materii organicznej powodujące powstawanie jej form o zróżnicowanych rozmiarach cząstek w rzekach są skomplikowane i zależą w znacznym stopniu od rodzaju organizmów biorących udział w dekompozycji (Hynes 1975).

1.4. Stechiometria biogenów w łańcuchu detrytusu

Stechiometria ekologiczna zajmuje się śledzeniem obiegu masy kluczowych pierwiastków (głównie C, N i P) w różnych ekosystemach (Frost i in. 2005). Badania tego rodzaju, w większości przypadków stosowane w strefie pelagicznej jezior, są również z powodzeniem prowadzone w innych dziedzinach nauki – począwszy od dynamiki populacji organizmów do obiegu biogeochemicznego pierwiastków. Ostatnio zastosowano także specyficzne stechiometryczne podejście w środowiskach słodkowodnych, w strefie dna ekosystemów lotycznych. Opis obiegu pierwiastków pomiędzy zasobami na dnie rzek stanowi ważny punkt wyjścia do zrozumienia dużej zmienności i braku równowagi stechiometrycznej w sieciach troficznych. Pomimo znacznego pokrywania się różnych kategorii pokarmowych w rzekach, można ogólnie stwierdzić, że zasoby allochtoniczne (np. drewno, martwe liście i zielone liście) mają istotnie wyższy stosunek masy węgla do biogenów, niż inne zasoby pochodzenia łądowo-wodnego (np. peryfiton i FPOM, Cross i in. 2005). Skład pierwiastkowy zasobów pokarmowych dostępnych dla konsumentów dennych podlega ciągłym wahaniom, powodowanym głównie przez zmienną dostępność biogenów w wodzie, wielkość cząstek POM i zjawisko kolonizacji mikrobiologicznej. Wśród konsumentów dennych, najbardziej bogate w biogeny są bakterie, a po nich w kolejności: ryby, drapieżniki bezkręgowce, konsumenci bezkręgowi pierwszego rzędu i grzyby (Cross i in. 2005). Konsumenci w rzekach mogą wpływać w zróżnicowany sposób na stechiometrię biogenów rozpuszczonych w wodzie oraz na podstawowe zasoby pokarmowe.

Bezpośrednia konsumpcja przez organizmy wodne zmienia skład pierwiastkowy zasobów pokarmowych poprzez zwiększanie dostępności biogenów (np. zmniejszona grubość warstwy granicznej substratu) lub poprzez eliminację bogatych w biogeny ze-

społów organizmów (np. selektywne odżywanie się warstwą grzybów pokrywającą obumarłe liście). Poza tym konsumenci wpływają na równowagę stechiometryczną puli rozpuszczalnych biogenów (DOM) dzięki odzyskiwaniu przyswojonych lub wydzielonych do środowiska biogenów. W niektórych przypadkach, samo wydzielanie substancji przez konsumentów zasila część biogenów koniecznych dla rozwoju glonów i mikroorganizmów heterotroficznych i zmienia stosunki pierwiastków w całej puli biogenów rozpuszczalnych.

W ekosystemach rzecznych procesowi dekompozycji CPOM towarzyszą w pewnych przypadkach zmiany składu pierwiastkowego materii organicznej (Cross i in. 2005). Kolonizacja przez drobnoustroje liści opadłych do wody wpływa na stosunek węgla do biogenów oraz na przebieg mikrobiologicznej sukcesji organizmów (np. po grzybach następuje kolonizacja przez bakterie). Między CPOM a detrytusożercami istnieje znaczna nierównowaga pierwiastków biogenych, co prawdopodobnie wpływa hamująco na wskaźniki wzrostu i produkcję wtórną bezkręgowców wodnych. Redukcja dużych cząstek POM w wyniku działalności rozdrabniaczy bezkręgowych zmienia stosunek węgla do biogenów detrytusu, co z kolei może zmieniać stechiometrię eksportu pierwiastków z całej zlewni rzeki. Zmiany te jednak nie zostały dotychczas dokładnie poznane w ekosystemach rzek i wymagają dalszych badań (Gessner i Chauvet 1994).

1.5. Grupy destruentów CPOM

Jak już poprzednio stwierdzono, w trakcie dekompozycji bezustannie zmienia się skład chemiczny CPOM, a co za tym idzie, różne grupy organizmów mają do dyspozycji zmieniający się jakościowo i ilościowo substrat. Stąd na rozkładających się szczątkach detrytusu pojawiają się sukcesywnie różne grupy organizmów, jednak do tej pory niewiele z nich zostało poznanych. Niektórzy autorzy (np. Wetzel 1995) wysunęli przypuszczenie, że najważniejszą rolę w metabolizowaniu detrytusu w wodach stojących (jeziora i stawy) mogą pełnić mikroorganizmy. W przypadku rzek rola mikroorganizmów w łańcuchu detrytusu nie znalazła dotychczas jednoznacznego wyjaśnienia.

1.5.1. Bakterie

Ekologia bakterii jest dotychczas słabo poznana w rzekach, a najczęstszą przyczyną braku postępu w tej dziedzinie są trudności metodyczne przy próbach wyizolowania komórek bakterii z cząstek materii organicznej i osadów (Buesing i Gessner 2002). Niekiedy, w zależności od stosowanej metody, liczba komórek bakterii z tego samego substratu może się różnić o kilka rzędów wielkości. Wiadomo powszechnie, że bakterie są głównymi konsumentami rozpuszczonej materii organicznej (DOM). Bakterie wolnożyjące w rzekach związane są z materią organiczną. Często występują one w środowisku wodnym na powierzchni biofilmów (mikrowarstw) tworząc kompleksy mikroorganizmów na kamieniach, na martwych roślinach wyższych, w przestrzeniach interstycjalnych substratu dna oraz mogą też swobodnie unosić się w toni wodnej (Hax i Golladay 1993). Biomasa wydzielanych przez bakterie polisacharydów, stanowiących w biofilmie rodzaj konstrukcji przestrzennej dla nich samych i dla innych organizmów,

może czasami przewyższać dziesięciokrotnie masę samych bakterii (Couch i Meyer 1992). Poza tym, występowanie bakterii stwierdza się powszechnie w przewodach pokarmowych wodnych organizmów, w których mogą być komensalami lub pasożytami. Jak się uważa, bakterie stanowią dla większości bezkręgowców bogate źródło energii. Bakterie pojawiają się masowo jesienią, co jest związane z okresem największego dopływu liści do rzek. Przeciętna gęstość komórek bakterii zawieszonych w wodzie waha się od $5,2 \times 10^4$ do $2,5 \times 10^7$ w objętości 1 ml (Lamberti i Resh 1987). Roczna produkcja bakterii w rzekach może sięgać 70 g suchej masy na powierzchnię 1 m² (Sleigh i in. 1992).

1.5.2. Grzyby

Za najważniejszą grupę biorącą udział w dekompozycji materii organicznej w rzekach uważa się grzyby wodne *Hyphomycetes* (Suberkropp i Klug 1980, Gulis i Suberkropp 1996). Wodne *Hyphomycetes* należą do królestwa grzybów i podkrólestwa *Dikarya* (Hibbett i in. 2007). Zaliczane są one do grupy *Deuteromycotina*, grzybów niedoskonałych, u których nie znaleziono dotychczas stadium rozmnażania generatywnego (Ingold 1942, 1975). Są one też znane jako słodkowodne grzyby, amfibiocytyczne *Hyphomycetes* lub grzyby Ingolda (Bärlocher 1992).

Wspólną cechą tych grzybów jest rozmnażanie wegetatywne, podczas którego produkują konidia (tj. aseksualne zarodniki). Konidia tej grupy są relatywnie duże (od kilku do kilkudziesięciu μm) i mają średnio 10–40 razy większe wymiary od zarodników grzybów lądowych (Giller i Malmqvist 1998). Jedno konidium tworzą zwykle tetradialne zróżnicowane ramiona. Rzadziej przybierają one formę sigmoidalną. Kształt konidiów pomaga grzybom w utrzymaniu się w siedliskach o rwącym prądzie rzeki, gdzie też często można je znaleźć (Webster 1981). Specyficzny kształt ramion zapewnia im odpowiednią dyspersję w wodzie. Dzięki temu mechanizmowi jesienią grzyby te kolonizują i penetrują opadłe liście, które w ten sposób ulegają maceracji, przez co ich wartość odżywcza rośnie (wzrost N i P w stosunku do C). W ten sposób liście stają się bardziej „atrakcyjne” odżywczo dla innych konsumentów (Gessner i van Ryckegem 2003). Istotną cechą tej grupy destruentów jest to, że ich grzybnia produkuje enzymy hydrolityczne, które rozkładają wiązania β-peptydowe w takich polisacharydach jak: celuloza, pektyny, chityna i w wielu innych (Bärlocher 1992). *Hyphomycetes* mają szeroki zasięg na kuli ziemskiej, chociaż ich występowanie i taksonomia w strefie tropikalnej i podbiegunowej są słabo zbadane (Marvanova i Muller-Haeckel 1980). Grzyby te mogą przeznaczать do 80% swojej energii na produkcję konidiów (Suberkropp 1991). Jak się uważa, produkcja konidiów w wodzie (tzw. sporulacja) może być ściśle związana z ilością materii organicznej i żywnością wody w rzekach (Gulis i Suberkropp 2006).

1.5.3. Pierwotniaki i meiofauna

Badania związku pierwotniaków z dekompozycją były bardzo rzadko podejmowane. Stosunkowo niedawno Ribblett i in. (2005) dowiedli, że tempo dekompozycji różniło się istotnie, gdy zastosowano w eksperymentach osobno bakterie, wiciowce lub obie grupy łącznie. Okazało się, że w obecności pierwotniaków tempo dekompozycji liści

było 3–4 razy wyższe, przy czym liczba bakterii malała. Wyniki te dowodzą istotnej roli pierwotniaków w regulacji tempa dekompozycji liści i konsumpcji bakterii w rzekach.

Kolejną grupą konsumentów, odgrywającą prawdopodobnie istotną rolę w ekosystemach rzek, jest szeroko pojmowana w hydrobiologii grupa meiofauna, do której zalicza się organizmy wielokomórkowe (*Metazoa*, Perlmutter i Meyer 1991). Jest ona słabo zbadana i nie wiadomo dokładnie, jaką rolę pełnią poszczególne grupy pokarmowe w łańcuchu przemian detrytusu (Beier i Traunspurger 2001). Do tej zróżnicowanej filogenetycznie grupy zalicza się m.in. *Rotifera*, *Copepoda*, *Ostracoda* oraz drobne *Oligochaeta* i *Chironomidae*. Ostatnio za główne kryterium przynależności do meiofauny stosuje się miarę wielkość organizmów (zakres: 42–500 μm , Schmid-Araya i Schmid 2000). Stosunkowo dobrze poznano taksonomię przedstawicieli rzecznych meiofauny: małych skorupiaków i wrotków (Dole-Olivier i in. 2000, Ricci i Balsamo 2000). Nie wiele natomiast wiadomo o całych zespołach organizmów, których osobniki osiągają wielkość meiofauny (Schmid-Araya 1997, Jordan i in. 1999, Schmid-Araya i in. 2002). Słabo poznana jest taksonomia wirków (*Turbellaria*), niesporczaków (*Tardigrada*) i nicieni (*Nematoda*) słodkich wód płynących (Kolasa 2000, Nelson i Marley 2000, Traunspurger 2000). Meiofauna występuje najczęściej w przestrzeni insterstycjalnej osadów dna rzeki. Grupa ta, oprócz form pływających, obejmuje także formy osiadłe, występujące na powierzchni kamieni. Czas reprodukcji tych organizmów jest relatywnie krótki, a stosunek tempa produkcji do biomasy (P/B) waha się w szerokim zakresie od 1 (małe larwy owadów) do 27 (*Oligochaeta*), a najwyższe P/B równe 300 stwierdzono u wrotków, typowych przedstawicieli meiofauny rzecznej (Stead i in. 2005).

1.5.4. Makrobezkręgowce – rozdrabniacze

Generalnie, większość rzecznych bezkręgowców jest wszystkożerna (Giller i Malmqvist 1998). Jednak określone grupy zwierząt, które korzystają w rzekach z różnorodnych zasobów pokarmowych, są zmuszone odżywiać się na wiele sposobów. Na tej podstawie Cummins (1973) podzielił te grupy na kilka funkcjonalnych kategorii pokarmowych (ang. *Functional Feeding Groups* – FFG). U podstaw tego podziału stoi w większym stopniu sposób pobierania pokarmu i zachowanie zwierząt, niż pokrewieństwo filogenetyczne, czy taksonomiczne. Pierwotnie podział ten stworzono dla owadów (Merritt i in. 1984), lecz później włączono do niego również inne bezkręgowce wodne. Wyróżniono sześć kategorii pokarmowych: rozdrabniacze, zbieracze, zdrapywacze, ssacze wodnych roślin naczyniowych (makrofitów), drapieżniki i pasożyty (Merritt i Cummins 1996).

Rozdrabniacze CPOM stanowią najważniejszą grupę pokarmową FFG, związaną z allochtoniczną materią organiczną dostającą się do rzek. Zaliczono do niej wielu przedstawicieli kielży (*Gammaridae*), widelnic (*Plecoptera*) i chruścików (*Trichoptera*). Są one przystosowane do zjadania różnych części roślin jak np. miękkie tkanki między nerwami liści. Zeskrobują ich wierzchnią warstwę lub też pochłaniają cały liść wraz z nerwacją. Aktywność pokarmowa rozdrabniaczy przyspiesza dekompozycję materii poprzez redukcję gruboziarnistej materii organicznej (CPOM) do mniejszych

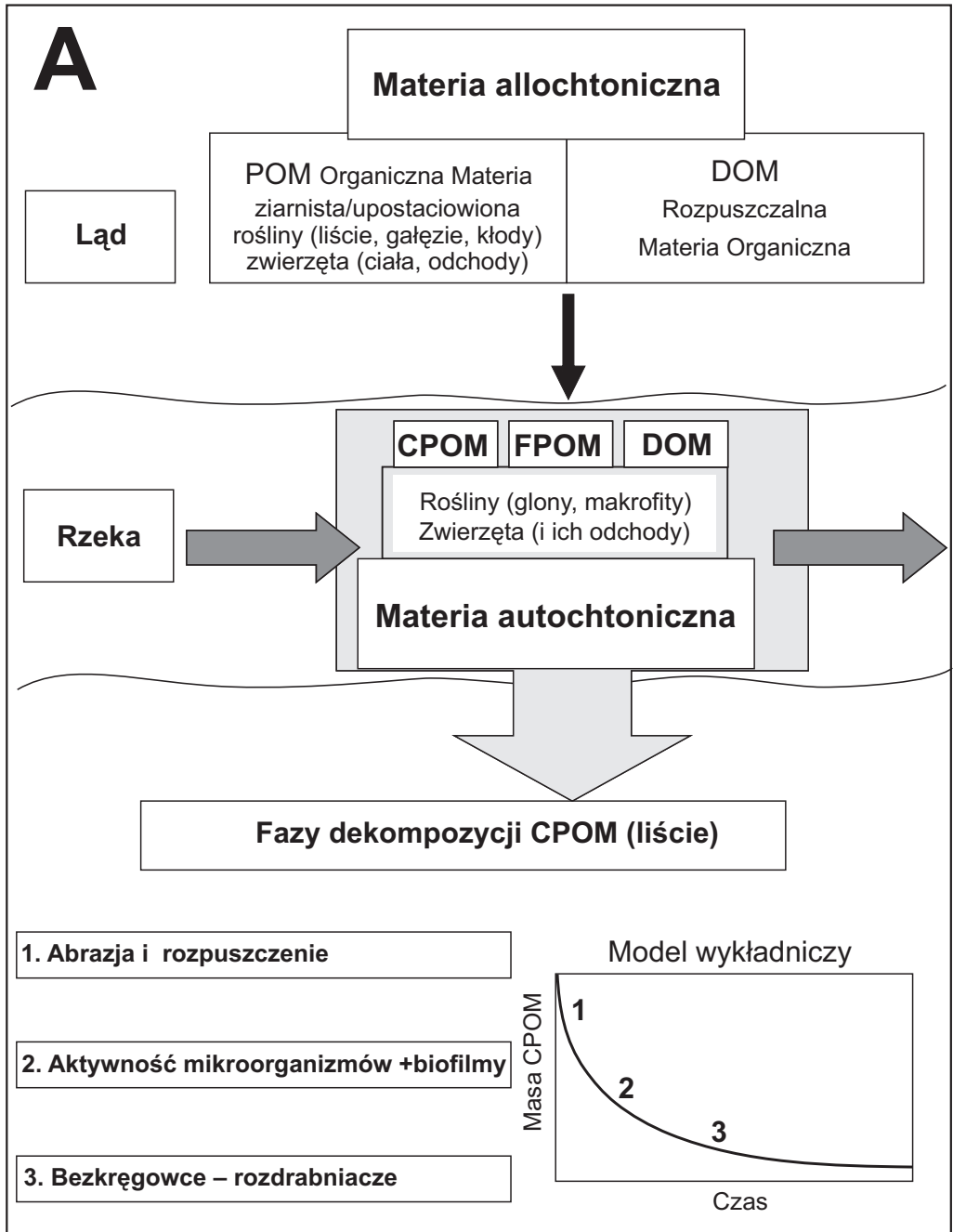
fragmentów (FPOM). Produkcja drobnych odchodów przez faunę rzeczną dodatkowo przyspiesza rozkład CPOM. Badania eksperymentalne dekompozycji CPOM (Webster i Benfield 1986), z użyciem selektywnych worków (drobne oka siatki – badanie wpływu wyłącznie mikroorganizmów i grube oka – wpływ dużych bezkręgowców i mikroorganizmów łącznie), wykazały istotne zwiększenie ubytku suchej masy liści (24–40%) w liściach, na których zerowały bezkręgowce.

1.6. Fazy, chronologia i tempo dekompozycji materii organicznej

Kaushik i Hynes (1971), biorąc za punkt wyjścia zjawisko dopływu liści (CPOM) z łądu do rzeki, jako pierwsi zaproponowali model przepływu i przemian materii organicznej w wodach płynących (Ryc. 1). Podzielili oni cały proces dekompozycji CPOM na trzy fazy. Pierwsza faza jest związana z fizycznym wymywaniem z liści rozpuszczalnych w wodzie składników mineralnych i organicznych (np. węglowodany i polifenole, Suberkropp i in. 1976). Jest ona stosunkowo krótka – trwa przeciętnie od kilku godzin do kilku dni. W fazie tej następuje ubytek suchej masy liści o około 25% w ciągu doby (Webster i Benfield 1986).

W drugiej fazie, liście są kolonizowane przez mikroorganizmy (m.in. grzyby i bakterie) i następuje stopniowy rozwój tych organizmów (Nicolcheva i in. 2005). W okresie tym ubytek masy detrytusów jest wolniejszy (w przybliżeniu 40% w czasie 100 dni) i zależy między innymi od gatunku rośliny, składu chemicznego i struktury liści. Różnice w chemizmie liści różnych gatunków roślin powodują znaczne zróżnicowanie tempa dekompozycji. Zestawienie zakresów tempa dekompozycji dla roślin zdrewniałych przedstawili Webster i Benfield (1986). Stwierdzono, że najszybciej rozkładają się liście z rodziny *Tiliaceae*, a najwolniej *Fagaceae* i *Pinaceae*. Im więcej jest azotu w określonych liściach, tym dekompozycja przebiega szybciej. Im więcej natomiast występuje w nich ligniny, tym proces ten przebiega wolniej (Gessner i Chauvet 1994). Problem, która grupa mikroorganizmów – grzyby czy bakterie – ma większe znaczenie w drugiej fazie dekompozycji liści, rozstrzygnęli Kaushik i Hynes (1971). Zastosowali oni antybiotyki przeciwgrzybicze i przeciwbakteryjne. Po zastosowaniu naraz obu antybiotyków, nie zaobserwowali prawie ubytku masy liści wiązu. Natomiast zastosowanie tylko jednego z nich dowiodło, że ubytek masy dwukrotnie silniej hamowały antybiotyki przeciwgrzybicze, niż przeciwbakteryjne. W drugiej fazie dekompozycji, wraz z intensywnym rozwojem mikroorganizmów wzrasta ilość azotu w liściach, co jest spowodowane głównie przyrostem ilości białka pochodzenia mikrobiologicznego. Kolonizacja liści przez wodne grzyby wraz z maceracją tkanek liści, które zachodzą podczas tej fazy dekompozycji są określane jako kondycjonowanie (Golladay i in. 1983).

W trzeciej fazie dekompozycji, kondycjonowane liście są zasiedlane przez detrytosożerne bezkręgowce, które pełnią funkcję rozdrabniaczy CPOM (*sensu* Cummins i Klug 1979, Merritt i Cummins 1996). Badania wielu autorów potwierdziły istnienie istotnego wpływu liczebności lub biomasy rozdrabniaczy (głównie dla larw owadów)



Ryc. 1. Uproszczony schemat źródeł materii organicznej, teoretyczna kolejność faz dekompozycji oraz ogólny model tempa dekompozycji CPOM w rzekach (na podstawie Kaushik i Hynes 1971, Cummins i Klug 1979, Lock 1981, Allan 1995, zmodyfikowany). Szczegółowe objaśnienia w tekście

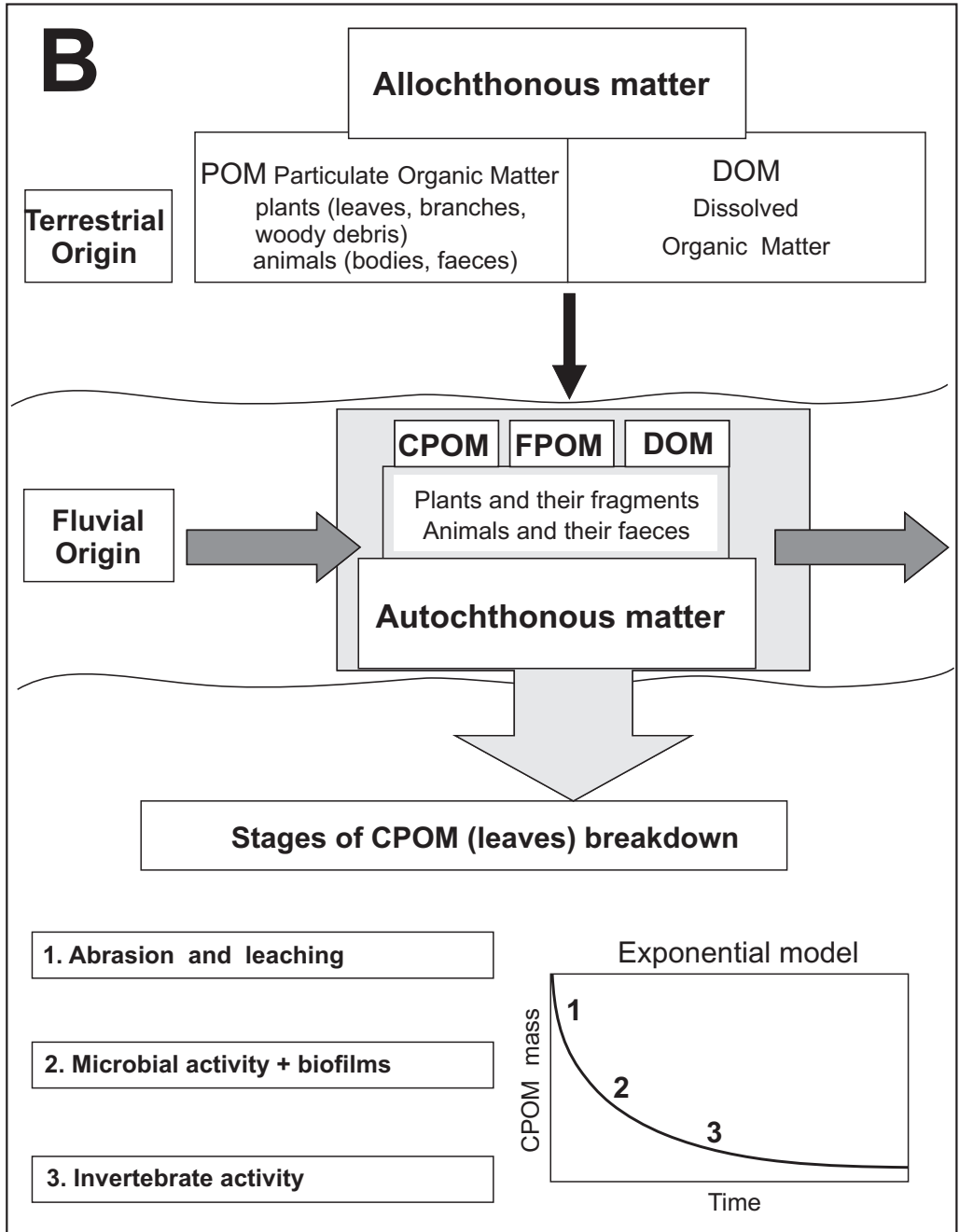


Fig. 1. Simplified flowchart of organic matter sources, theoretical appearance of breakdown stages, and a general model of CPOM breakdown rate in streams (based on Kaushik & Hynes 1971, Cummins & Klug 1979, Lock 1981, Allan 1995, modified). More details in the text

na tempo dekompozycji liści (np. Benfield i Webster 1985, Cuffney i in. 1990, Stewart 1992, Fazi i Rossi 2000).

1.7. Roślinność strefy brzegowej jako źródło CPOM

Roślinność brzegowa rzek stanowi ważny element krajobrazu, ponieważ łączy środowisko lądowe z wodnym, wpływając istotnie na funkcjonowanie rzek (Naiman i Décamps 1997, Zalewski i in. 1998). Karczowanie lasów, rozwój rolnictwa i urbanizacja wielu zlewni prowadzi do określonych zmian struktury roślinności strefy brzegowej rzek. Większość wspomnianych rodzajów działalności człowieka powoduje eliminację rodzimych gatunków roślin, rozprzestrzenianie się gatunków inwazyjnych, przyspieszenie erozji brzegów oraz wpływa na zmiany rodzaju substratu w korycie rzek (Allan i Flecker 1993, Roth i in. 1996, Boutin i Jobin 1998, Carpenter i in. 1998, Tabacchi i in. 1998, Wissmar i Beschta 1998). Co więcej, nawet częściowa fragmentacja roślinności stref brzegowych również wpływa na zmiany warunków abiotycznych i biotycznych w rzekach. Przerwanie ciągłości strefy roślinności ogranicza wędrówki organizmów oraz zmienia warunki oświetlenia i temperatury, co w sumie prowadzi do lokalnego zaniku wielu gatunków roślin i zwierząt (Forman 1995, Machtans i in. 1996, Poff i in. 1997, Debinski i Holt 2000). Całkowite wykarczowanie roślinności prowadzi do zwiększenia spływu biogenów z ładu bezpośrednio do rzek (Kindler 1998) oraz powoduje zmniejszenie dopływu materii organicznej (Hawkins i in. 1993, Tabacchi i in. 1998).

Niektóre teoretyczne modele ekosystemów rzek przewidują, że zmniejszenie różnorodności roślinności brzegowej, a tym samym różnorodności CPOM, może zaburzać funkcjonowanie (model „dół – szczyt”) łańcuchów troficznych (Cummins i in. 1989). Nieliczne badania prowadzone na ten temat wykazały, że skład gatunkowy i różnorodność lasów wpływa na zespoły wodnych grzybów (Laitung i Chauvet 2005, Lecerf i in. 2005), produkcję wtórną rozdrabniaczy bezkręgowych (Stout i in. 1993, Friberg i in. 2002) oraz na tempo dekompozycji liści w rzece (Swan i Palmer 2004).

Oprócz obserwowanych zmian pod wpływem aktywności człowieka w strefach brzegowych, zachodzą również modyfikacje struktury lasów na rozległych obszarach zlewni rzek, prowadząc niekiedy do drastycznych zaburzeń dynamiki CPOM. W Europie Północnej (Skandynawia), Centralnej (Karpaty) i Zachodniej (Alpy) wprowadza się często w celach komercyjnych monokultury drzew iglastych, jak np. świerk lub sosna. W Szwecji oba te rodzaje występujące w monokulturach zajmują ponad 70% lasów (Lindén i Vollbrecht 2002). W Polsce 78% lasów stanowią drzewa iglaste (dominacja sosny – *Pinus sylvestris* L.). W górach Polski Południowej już od XIX w. zastępowano naturalne buczyny nasadzeniami świerka pospolitego (*Picea abies* (L.) H.Karst) w Sudetach, Beskidach i Tatrach (Boratyński i Bugała 1998).

1.8. Czynniki determinujące dekompozycję CPOM w rzekach

Istnieje szereg czynników, które wpływają na tempo dekompozycji materii organicznej. Ze względu na ich umiejscowienie, można podzielić je na czynniki wewnętrzne

– w samej tkance roślinnej oraz zewnętrzne – oddziałujące na roślinę ze środowiska ją otaczającego (Melin 1930). Z kolei wśród wewnętrznych czynników, różnicujących dekompozycję, wyróżnia się trzy kategorie substancji roślinnych: 1. pierwiastki biogenne, 2. celulozę i chemicelulozę oraz 3. inhibitory chemiczne. Wśród tych ostatnich wyróżnić można trzy rodzaje inhibitorów tempa dekompozycji. Należą do nich woski produkowane przez kutykulę, garbniki (np. tanina w kompleksach z białkami) oraz substancje chemiczne mające bezpośredni efekt hamujący na dekompozycję (np. fenole).

Najważniejszym zewnętrznym czynnikiem środowiskowym wpływającym na tempo dekompozycji w rzekach jest temperatura. Poza temperaturą, do istotnych czynników zaliczono: stężenie biogenów rozpuszczonych w wodzie, pH wody (zakwaszenie wód), stężenie tlenu, rodzaj siedliska wodnego i związaną z nim prędkość przepływu (estuaria, jeziora, mokradła, rzeki i in.), metodę ekspozycji materiału roślinnego w rzece (np. pakiety liści lub worki z siatki), zagęszczenie i skład gatunkowy bezkręgowców, czy w końcu grupę stresorów – tzn. zakłóceń powstających na skutek oddziaływań człowieka. Do tych ostatnich należą między innymi: sztuczna zabudowa cieków i zbiorników wodnych, zanieczyszczenie wód (głównie metalami ciężkimi), antropogeniczne modyfikacje w zlewniach (urbanizacja, wylesienie) oraz modyfikacja struktury roślinności brzegowej. Szczegółowy przegląd piśmiennictwa na ten temat przeprowadził Webster i Benfield (1986).

1.9. Badania detrytusu w wodach śródlądowych Polski

Materia organiczna, jej przemiany i związana z nimi dekompozycja w wodach stojących były przedmiotem badań w Polsce północno-wschodniej, głównie w jeziorach Pojezierza Mazurskiego. Szczepański (1965) jako jeden z pierwszych zwrócił uwagę na istotne znaczenie dopływu liści z łąd jako źródła energii dla ekosystemów jezior. W obrębie jezior śledzono szczegółowo losy materii organicznej w strefie brzegowej litoralu (Pieczyńska 1972, 1993, Pieczyńska i in. 1984) oraz głębiej, w strefie pelagialu jeziornego (Kajak i in. 1975). W innych badaniach analizowano rolę, jaką pełnią różne grupy organizmów w obiegu materii organicznej jezior – w tym bakterie (Chróst 1983, 1984, Chróst i in. 1986, Siuda i Chróst 2002), fitoplankton (Chróst i in. 1981), wodne rośliny naczyniowe (Kufel i in. 2004), małże (Stańczykowska i in. 1976) oraz inne grupy bezkręgowców (Pieczyńska i in. 1993, 1998). Do nielicznych należą badania zależności między zróżnicowaniem dekompozycji materii organicznej a statusem troficznym jezior (Godlewska-Lipowa 1974a, 1974b).

Sporadycznie badano tempo sedymentacji i strukturę granulometryczną transportowanej materii organicznej w strefach ekotonowych (*sensu* Naiman i Décamps 1997), w strefie przejściowej typu rzeka–jezioro (Kufel 1993, Hillbricht-Ilkowska, 1999) lub na styku rzeka–zbiornik zaporowy (Fleituch i in. 2001).

Badania dekompozycji materii organicznej w wodach płynących (jak rzeki, potoki lub strumienie) w Polsce były podejmowane rzadko. Dotyczyły one określania tempa dekompozycji niektórych gatunków roślin łądowych w wybranych siedliskach wodnych. Nieliczne prace powstały na temat transportu materii organicznej w sestonie w relacji do dryfu makrobezkręgowców w rzekach nizinnych i podgórskich (Grzyb-

kowska i in. 1991, Fleituch 1994, Grzybkowska i in. 2004) oraz depozycji, transportu i dekompozycji niektórych gatunków liści w rzekach wysokogórskich i alpejskich (Galas 2007). Stosunkowo niedawno zbadano wpływ gradientu wysokości nad poziom morza na akumulację i tempo dekompozycji liści buka (Fleituch 2001a) oraz analizowano wpływ grzybów i makrobezkręgowców na proces dekompozycji liści buka i jesionu w górskich rzekach Karpat i Alp (Fleituch 2001b, Fleituch i Leichtfried 2004).

1.10. Związek metabolizmu rzeki z dekompozycją materii organicznej

Metabolizm stanowi całokształt przemian biochemicznych zachodzących w komórkach żywych organizmów, reakcji stanowiących podłoże wszelkich zjawisk biologicznych. Klasycznie wyróżnia się dwie podstawowe kategorie metabolizmu: 1. katabolizm, podczas którego duże cząsteczki ulegają rozkładowi na mniejsze z uwolnieniem/zmagazynowaniem energii (np. oddychanie komórkowe) oraz 2. anabolizm – podczas tego procesu energia jest zużywana do syntezy substancji budulcowych (np. białek, węglowodanów, kwasów nukleinowych i innych). Najbardziej efektywnym energetycznie procesem, spośród różnych strategii metabolicznych, jest oddychanie tlenowe (tlen jako akceptor elektronów), w którym dwutlenek węgla jest jednym z ostatecznych produktów dekompozycji. Przy szacowaniu tempa metabolizmu podczas rozkładu CPOM mierzy się najczęściej konsumpcję O_2 lub uwalnianie CO_2 za pomocą respirometru.

Intensywność metabolizmu, w odniesieniu do skali ekosystemu rzeki, jest pochodną fizycznych i chemicznych właściwości wody oraz typu otaczającej rzekę zlewni (np. zalesiona, rolnicza lub zurbanizowana). Całkowity metabolizm rzeki stanowi odzwierciedlenie produktywności i oddychania organizmów we wszystkich jej częściach, jak toń wodna, dno i strefa hyporeiczna. Oddychanie ekosystemu rzeki obejmuje konsumpcję zasobów węgla organicznego zdeponowanego w postaci materii organicznej przez organizmy samo- i cudzożywne. Ze względu na specyficzne wymagania procesu respiracji podczas dekompozycji, intensywność respiracji zwykle ograniczana jest przez temperaturę oraz dostępność węgla, pierwiastków biogennych i tlenu. Poza tym, intensywność respiracji zależy głównie od rodzaju form węgla organicznego, z jakimi mamy do czynienia w rzekach, jak na przykład od: DOC – rozpuszczonego węgla organicznego (Young i Huryn 1999), od form materii: CPOM i FPOM zdeponowanej na dnie w postaci osadów (Hedin 1990) oraz od obecności w rzekach LWD (Houser i in. 2005).

Procesy metaboliczne należą do najbardziej złożonych zjawisk zachodzących w ekosystemach wodnych. Zakłada się, że metabolizm może być uniwersalnym wskaźnikiem funkcjonowania ekosystemu, ponieważ odnosi się do wszystkich rodzajów wód śródlądowych (w tym do rzek) niezależnie od ich wielkości i typu. Metabolizm rzek jest wrażliwy na zakłócenia środowiskowe i zależy od stopnia żyzności wody. Poza tym, na metabolizm rzek ma wpływ aktywność człowieka w bezpośredniej strefie brzegowej rzek oraz w całej zlewni (rodzaj użytkowania gleby).

W ostatnich latach rośnie liczba badań naukowych na temat metabolizmu płynących wód powierzchniowych (m.in. Bott i in. 1985, Young i Huryn 1996, Uehlinger i Naegeli 1998, Fleituch 1998). Jednak wskaźniki funkcjonalne związane z procesami przemian

metabolicznych w wodzie (np. respiracja ekosystemu czy produkcja pierwotna brutto) są rzadko wykorzystywane przy badaniu wpływu zakłóceń, generowanych w zlewniach, na ekosystemy rzek.

1.11. Kompleksowa ocena ekosystemów rzek

Powstające koncepcje dotyczące integracji i zdrowotności ekosystemów wód powierzchniowych (np. Karr 1991) stanowią teoretyczną podstawę do rozważań nad ekosystemami narażonymi na antropopresję. Karr i Dudley (1981) zdefiniowali „integralność biologiczną” (ang. *ecological integrity*) jako stan, w którym utrzymany jest zrównoważony, zespolony i odpowiednio przystosowany zespół organizmów o określonym składzie gatunkowym, różnorodności i organizacji funkcjonalnej, które to cechy są porównywalne do cech zespołów występujących w środowisku naturalnym. Później Karr i in. (1986) określili „zdrowotność ekologiczną” (ang. *ecological health*) jako system ekologiczny, który może być uważany za „zdrowy” (dobrze funkcjonujący), jeżeli jego cały potencjał działa sprawnie, warunki tego działania są stabilne, a w przypadkach zakłóceń (dysfunkcji) taki system ekologiczny dochodzi sam do równowagi. W tego typu układzie konieczna bywa tylko niewielka pomoc zewnętrzna ze strony człowieka.

W celu oceny stanu środowiska wodnego można zastosować wiele wskaźników ekologicznych. Ocena ta musi uwzględniać cały zakres zmian w środowisku wodnym – od stanu naturalnego (warunki referencyjne) do stanu całkowitej degradacji (np. hipereutrofizacja), dlatego też wskaźniki ekologiczne mogą być pomocnym narzędziem przy wczesnym ostrzeganiu o zmianach środowiskowych, a także służyć celom diagnostycznym w przypadku zaistniałych już poważnych problemów środowiskowych (Dale i Beyeler 2001). Ostatnio szczegółowy przegląd biowskaźników stosowanych w rzekach przedstawili (Dolédec i Statzner 2010).

W ekologicznej zdrowotności rzek można wyróżnić dwa jej aspekty: strukturalny i funkcjonalny (Minshall 1996). Z biologicznego punktu widzenia, aspekt strukturalny odnosi się do czasowo-przestrzennego rozmieszczenia organizmów (np. bakterie, grzyby, glony, bezkręgowce, ryby) oraz zasobów, z których one korzystają (np. różne formy materii organicznej). Funkcjonalny aspekt zdrowotności rzek dotyczy całości zjawisk (procesów) zachodzących na poziomie zespołów ekosystemu (np. produktywność, respiracja, tempo dekompozycji, wzrost). Dotychczas tradycyjne badanie stanu zdrowotności środowiska rzeki polegało przeważnie na analizie wskaźników strukturalnych, jak na przykład: liczebność, biomasa, różnorodność, typ rozmieszczenia organizmów w środowisku. W tym celu najczęściej wykorzystywano zespoły ryb i bezkręgowców wodnych (Metcalf-Smith 1994, Barbour i in. 1999, Norris i Hawkins 2000, Statzner i in. 2001). Rzadziej w tym celu stosowano inne organizmy wodne, jak zespoły glonów dennych, pierwotniaki, czy makrofity (np. Barbour i in. 1999, Norris i Thoms 1999, Hill i in. 2000).

Wskaźniki funkcjonalne, jak na przykład tempo dekompozycji materii organicznej, czy metabolizm rzeki, są uznawane za bezpośrednie miary funkcjonowania

ekosystemu (Bunn i in. 1999). Przy czym należy zaznaczyć, że wskaźniki funkcjonalne nie stanowią alternatywy dla wskaźników strukturalnych, lecz są miarami komplementarnymi przy kompleksowej ocenie stanu zdrowotności rzek (Gessner i Chauvet 2002). Z perspektywy całości ekosystemu, wskaźniki funkcjonalne związane z procesami przemian w wodzie (np. respiracja ekosystemu, czy produkcja pierwotna brutto) mogą stanowić uniwersalną miarę stanu środowiska, są jednak tylko sporadycznie wykorzystywane przy identyfikowaniu i ocenie rzek zdegradowanych (Bunn i Davies 2000).

1.12. Cel badań

Celem niniejszej pracy było zweryfikowanie dwóch hipotez zakładających, że na strukturę i funkcjonowanie górskich ekosystemów rzek, zasilanych głównie allochtoniczną materią organiczną, mają wpływ zmiany antropogeniczne wywołane przez:

- wzrost żyzności wody (1. hipoteza)
- redukcję różnorodności zespołu roślin poprzez wprowadzanie monokultury świerka pospolitego w strefie brzegowej rzek (2. hipoteza).

Zmiany struktury i funkcjonowania ekosystemów wodnych śledzono opierając się na procesie dekompozycji gruboziarnistej materii organicznej (liści) w rzekach beskidzkich w okresie od jesieni 2002 do wiosny 2003. Do zbadania przedstawionych wyżej hipotez zastosowano parametry strukturalne (S) i funkcjonalne (F) (*sensu* Sandin i Solimini 2009) związane z dekompozycją detrytusów. W tym celu:

- porównano tempo dekompozycji liści olszy i dębu, różniących się intensywnością rozkładu w naturalnych i zmienionych warunkach środowiskowych (F);
- dokonano analizy biogenów (N i P) w tkankach liści w czasie ekspozycji w naturalnych i antropogenicznie zmienionych rzekach (S);
- przeanalizowano tempo rozkładu liści i rolę jaką pełnią w dekompozycji mikroorganizmy i makrobezkręgowce (metoda selektywnych worków) (F);
- przetestowano przydatność różnych wskaźników tempa dekompozycji do określania stanu zdrowotności zdegradowanych rzek (F);
- porównano dynamikę rozwoju, strukturę, różnorodność, biomasę i tempo sporulacji grzybów kolonizujących ekspozowany w rzece materiał (S i F);
- przeanalizowano strukturę, zagęszczenie i różnorodność bezkręgowych rozdrabniaczy związanych funkcjonalnie z rozkładającymi się liśćmi o niskiej (dąb) i wysokiej (olsza) jakości odżywczej dla detrytusofagów (S i F);
- poddano ocenie metabolizm (konsumpcja tlenu oraz uwalnianie dwutlenku węgla) liści ekspozowanych w rzekach naturalnych i przekształconych w skutek działalności człowieka (F).

Tempo dekompozycji porównywano między rzekami dobranymi parami: naturalną i przekształconą, uwzględniając przy tym dwa rodzaje antropopresji: 1. zwiększoną żyzności wody w wyniku zanieczyszczeń dopływających ze zlewni (pięć par rzek) oraz 2. zmienioną strukturę strefy brzegowej w wyniku zaprowadzenia upraw monokultur świerka pospolitego (pięć par rzek).

Na podstawie uzyskanych danych fizyczno–chemicznych wody oraz parametrów biologicznych związanych z dekompozycją materii organicznej dokonano syntezy wyników i wyodrębniono najistotniejsze czynniki wpływające na funkcjonowanie ekosystemów małych górskich rzek w paśmie Beskidów.

2. METODYKA

2.1. Teren i stanowiska badań w Beskidach

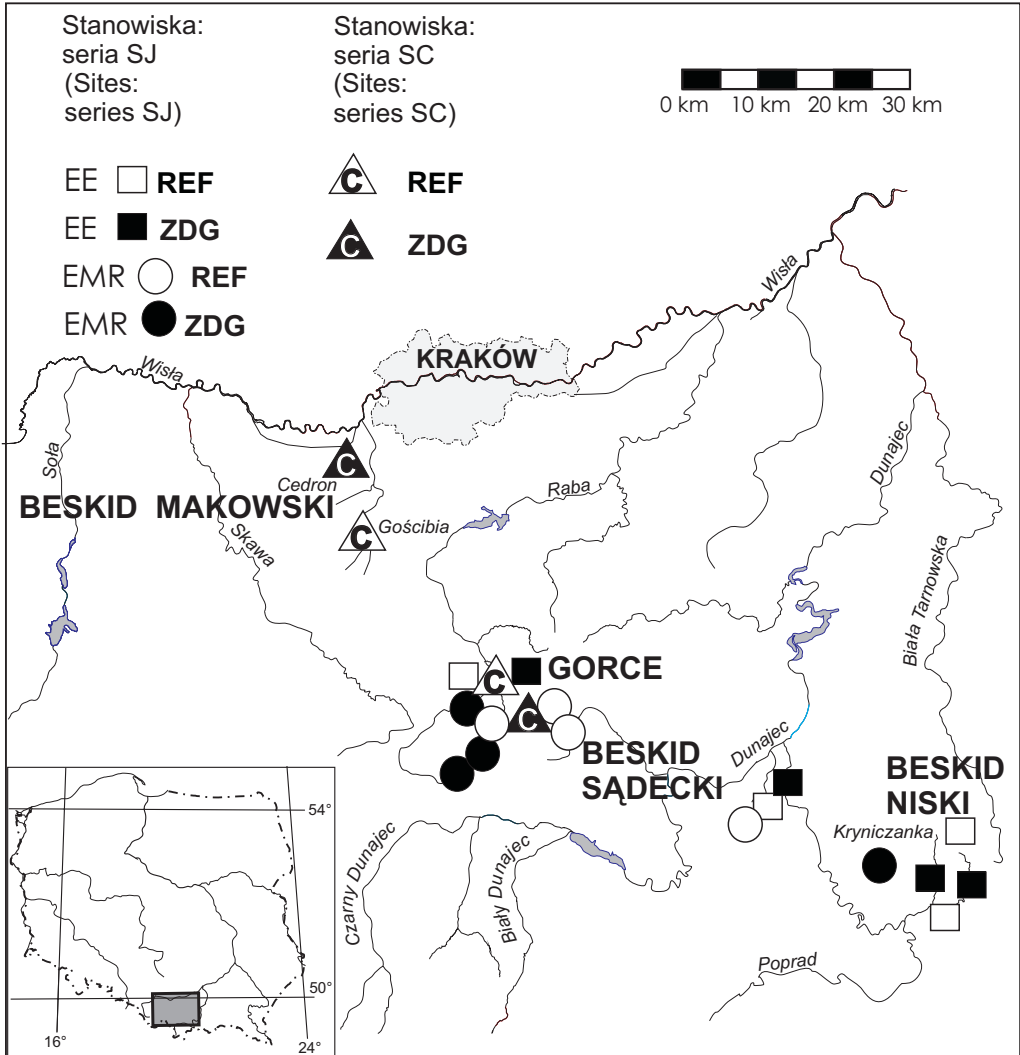
2.1.1. *Charakterystyka obszaru badań*

Beskidy, w obszarze prezentowanych badań (Ryc. 2), leżą w Południowej Polsce między 49°18' i 49°49' szerokości geograficznej północnej a 19°38' i 21°02' długości geograficznej wschodniej. Teren ten należy do Zachodnich Karpat Zewnętrznych (ekoregion 10. – Karpaty, wg Ramowej Dyrektywy Wodnej, WFD 2000), w pasie o długości ok. 150 km. Wszystkie wybrane rzeki znajdują się w prawostronnych zlewniach (Skawinka, Raba, Poprad, Dunajec, Biała Tarnowska) górnej części Wisły. Beskidy Zachodnie i Środkowe mają budowę fliszową i należą do typu gór fałdowych systemu alpejskiego (Kondracki 1989). Beskidy powstały w trzeciorzędzie (między kredą i paleogenem) przez sfałdowanie i późniejsze wyniesienie skał osadowych (fliszu karpacciego). Skały te składają się głównie z piaskowców, łupków, ilów, mułowców i margli. W górach tych dominują gleby brunatne-kwaśne, płowe i pararendziny. W najwyższych partiach gór występują gleby inicjalne i słabo wykształcone. W dolinach głównych rzek zalegają mady. Obszar Beskidów był do niedawna intensywnie eksploatowany rolniczo (wypas zwierząt) z wyjątkiem najwyższych partii gór. Grunty użytkowane rolniczo zajmują około 58% powierzchni tego terenu (Ochrona Środowiska GUS 2003).

Beskidy leżą w strefie klimatu umiarkowanego o cechach przejściowych. Dominujący wpływ wywierają napływające z zachodu ciepłe i wilgotne masy powietrza polarnomorskiego (około 65% dni w roku). Przestrzenne zróżnicowanie temperatury powietrza w Beskidach zależy głównie od wysokości nad poziom morza, ukształtowania i ekspozycji terenu oraz w mniejszym stopniu od szerokości i długości geograficznej (Hess 1965). Średnia roczna temperatura powietrza w Beskidach wynosi 5–8°C (w obszarach podgórskich i regla dolnego). Roczne wieloletnie sumy opadów wahają się od 550 mm w dolinach do 1200 mm w górach. Najwięcej opadów otrzymują Beskidy Zachodnie, a ich wielkość zmniejsza się z zachodu na wschód. Czas zalegania pokrywy śnieżnej waha się od 80 do 160 dni.

2.1.2. *Hydrologia i stan jakości rzek*

Zachodnie i Środkowe Beskidy posiadają duże znaczenie w gospodarowaniu wodami ze względu na: gęstą sieć rzeczną, ich górski charakter oraz wielkość zasobów wód powierzchniowych. Beskidy są obszarem o największej gęstości źródeł i sieci rzecznych w Polsce. Ze względu na górski charakter rzeki w tym obszarze cechuje nierównomierność przepływu. W Beskidach często występują niskie stany wód, jak również wezbrania kilka razy do roku, a średnio co kilka lat – powódzie. Główne rzeki Beskidów objęte są monitoringiem (monitoring wód powierzchniowych) i wykazują ogólnie złą jakość wody. Do dwóch najważniejszych przyczyn takiej sytuacji należą: zły stan sanitarny i eutrofizacja wód. W efekcie tych niekorzystnych zjawisk brak jest w tym obszarze rzek w I klasie czystości, a 55% badanych wód powierzchniowych ma ocenę pozaklasową (Raport o stanie środowiska WIOŚ w Krakowie, 2003).



Ryc. 2. Lokalizacja stanowisk badań dekompozycji w dwudziestu rzekach w paśmie Środkowo–Zachodnich Beskidów w Południowej Polsce. EE – eksperyment badania wpływu zwiększonej żyzności wody, EMR – eksperyment badania wpływu modyfikacji roślinności brzegowej. SJ – jednokrotny pobór materiału, SC – seria czasowa, REF – stanowiska referencyjne, ZDG – stanowiska zdegradowane

Fig. 2. Location of sites used in breakdown experiments in twenty rivers situated in the Środkowo – Zachodnie Beskidy range (central–western part of the Beskid Mts) in southern Poland. EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone. SJ – one sampling date, SC – time series, REF – reference sites, ZDG – degraded sites

Tabela 1. Lokalizacja geograficzna i charakterystyka dwudziestu beskidzkich rzek wytypowanych do badań dekompozycji liści. Skrótly nagłówek kolumn: E – Rodzaj eksperymentu, ST – seria badawcza, RPN – Numer pary stanowisk, GR – Obszar geograficzny, RNR – Numer rzeki, RT – Typ stanowiska, RN – Nazwa rzeki, LONG. – Długość geograficzna, LAT. – Szerokość geograficzna, SO – Rzędowość (wg. Strahlera), AR – Powierzchnia zlewni [km²], CHW – Szerokość rzeki [m], DPT – Głębokość rzeki [m], SLP – Spadek jednostkowy odcinka [% m/m], SHE – Zactnienie koryta podczas zenitu [%], RZW – Szerokość roślinności brzegowej (P+L); [m], ALT – Wysokość nad poziomem morza [m]. Pozostałe skrótly: BM – Beskid Makowski, G – Gorce, BS – Beskid Sądecki, BN – Beskid Niski, EE – eksperyment badania wpływu podwyższonej żywności wody, EMR – eksperyment wpływu modyfikacji roślinności brzegowej, REF – stanowisko referencyjne, ZDG – stanowisko zdegradowane, SC – seria czasowa pobierania prób, SJ – jednokrotny zbiór prób

Table 1. Geographical location and characteristics of twenty rivers selected for leaf breakdown studies in the Beskid Mts. Abbreviations of the column heads: E – Type of the experiment, ST – Sampling series, RPN – Number of river pair, GR – Geographical area, RNR – River number, RT – River type, RN – River name, LONG. – Longitude, LAT. – Latitude, SO – Stream order (acc. to Strahler), AR – Catchment area [km²], CHW – Channel width [m], DPT – River depth [m], SLP – Slope of the river stretch [% m/m], SHE – Channel canopy at zenith [%], RZW – Riparian vegetation width (R+L); [m], ALT – Altitude [m]. Other abbreviations: BM – the Beskid Makowski, G – the Gorce, BS – the Beskid Sądecki, BN – the Beskid Niski. Experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone. Type of site: REF – reference, ZDG – degraded. Method of sampling: SJ – simple sampling date, SC – time series

E	ST	RPN	GR	RNR	RT	RN	LONG.	LAT.	SO	AR	CHW	DPT	SLP	SHE	RZW	ALT
SC	1	BM			REF	Gościbia	19°49'14"E	49°50'03"N	3	6,0	4,40	0,30	4,40	60	10	350
						Cedron	19°45'02"E	49°53'47"N	4	79,9	12,00	0,41	1,90	30	7,5	235
	2	G			REF	Konina	20°07'49"E	49°36'41"N	3	6,0	4,80	0,40	3,20	80	30	740
						Olszówka	20°01'48"E	49°37'03"N	4	6,3	5,60	0,40	0,60	60	5,5	460
EE	3	BS			REF	Roztoka Wielka	20°37'44"E	49°28'57"N	3	11,7	6,40	0,45	4,40	90	30	490
						Przysietnica	20°36'43"E	49°30'52"N	3	12,1	5,80	0,43	4,30	40	3	380
	4				REF	Kamianna	20°58'14"E	49°31'25"N	3	10,0	9,60	0,54	1,60	50	17,5	500
						Krynicażanka	20°56'56"E	49°22'50"N	4	43,3	11,00	0,45	1,60	10	4	500
5				REF	Stupne	20°58'21"E	49°21'58"N	2	3,8	5,10	0,60	7,00	40	30	540	
					Wojkowski	20°59'02"E	49°21'59"N	3	6,0	6,30	0,43	3,50	60	18	540	
6				REF	Turbacz	20°04'59"E	49°36'24"N	3	3,7	4,90	0,54	6,90	90	30	700	
					Czerwonka	20°14'35"E	49°35'43"N	2	1,2	2,40	0,26	6,40	50	30	710	
7				REF	Ustepne	20°12'07"E	49°33'36"N	3	2,1	4,80	0,50	3,50	90	30	780	
					Gorcowy	20°13'07"E	49°34'33"N	3	2,8	4,40	0,38	3,40	90	30	740	
8				REF	Kamienica	20°10'39"E	49°33'39"N	3	14,6	11,40	0,90	1,80	40	30	790	
					Lepietnica	20°01'26"E	49°32'17"N	3	5,2	6,90	0,21	1,90	30	20	870	
9				REF	Olszowy	20°04'24"E	49°36'28"N	3	6,0	5,70	0,51	7,10	80	30	680	
					Furcówka	20°09'08"E	49°32'15"N	2	4,7	5,00	0,20	2,20	80	20	750	
10		BS		REF	Roztoka Mała	20°37'52"E	49°28'19"N	3	9,5	6,60	0,74	3,70	90	30	490	
					Sielski	20°32'05"E	49°25'23"N	2	7,0	4,20	0,28	3,70	70	30	600	

2.1.3. Stan lasów w obszarze badań

Beskidy odznaczają się największą lesistością w Małopolsce (33%) (Buda i in. 2005). Lesistość terenu jest zróżnicowana, a w obszarach podgórskich dominują lasy świerkowe (33,6%), buczyny (27,9%) i lasy jodłowe (27,0%). Większość (81,5%) lasów stanowi własność państwową. Obecnie w Beskidach najbardziej zdegradowane przez człowieka są lasy iglaste, w górach dotyczy to głównie świerka pospolitego (Kozak i in. 1999). Dominacja tego gatunku w podgórskich i dolnoregłowych terenach Beskidów wynika z masowego tworzenia sztucznych monokultur świerkowych w XIX i XX w. (Boratyński i Bugała 1998). O słabym stanie zdrowotności tych lasów świadczy relatywnie wysoki udział (ok. 50% powierzchni lasów) drzewostanów w niskich klasach wiekowych (do 40 lat), a obszary starodrzewów są niewielkie. Ogólnie średnio na jednego mieszkańca badanego obszaru przypada 0,13 ha powierzchni leśnej, natomiast wskaźnik ten dla całej Polski wynosi 0,23 ha/os. (GUS 2003).

2.1.4. Badania wstępne rzek

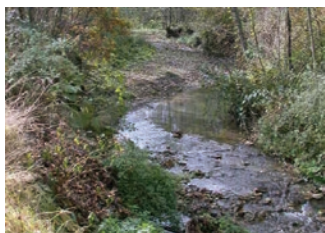
Na trzy miesiące przed przystąpieniem do zasadniczych badań (początek jesieni 2002 r.) przeprowadzono badania pilotażowe pięćdziesięciu małych górskich rzek w dorzeczach Skawinki, Raby, Dunajca, Popradu i Białej Tarnowskiej, leżących w paśmie Zachodnich i Środkowych Beskidów w Polsce. Przy wyborze stanowisk badawczych oceniano wielkość cieku, morfologię koryta, dynamikę hydrologiczną, stan żyzności wody, sposób użytkowania i zagospodarowania zlewni, rodzaj oraz stopień zalesienia strefy brzegowej. W celu oceny jakości wody wykonywano analizy fizyczno–chemiczne wody (stężenia rozpuszczalnych form azotu i fosforu) oraz korzystano z danych monitoringu wód powierzchniowych, udostępnionych przez Wojewódzki Inspektorat Ochrony Środowiska w Krakowie. Ostatecznie do badań dekompozycji materii organicznej zaklasyfikowano dwadzieścia rzek w paśmie Beskidów – od Beskidu Makowskiego, poprzez Gorce, Beskid Sądecki, po Beskid Niski (Ryc. 2).

2.1.5. Stanowiska badań

Stanowiska do badań dekompozycji w rzekach dobierano w pary według zasady, by były one jak najbardziej podobne do siebie pod względem morfologii koryta, geologii, budowy dna i warunków hydrologicznych. W zależności od celu badań (hipotezy), parę tworzyły:

1. Eksperyment EE – naturalne stanowisko o niezanieczyszczonej wodzie (REF) łączone ze stanowiskiem o podwyższonej żyzności wody (ZDG) lub
2. Eksperyment EMR – stanowisko o naturalnej roślinności brzegowej (REF, najczęściej las mieszany) ze stanowiskiem przekształconym, którego brzegi porastały drzewa zdominowane przez monokultury świerka (ZDG).

Do analizy wpływu podwyższonej żyzności wody (EE) na dekompozycję wytypowano 10 małych rzek (pięć par) o powierzchni zlewni od 3,8 do 79,9 km², rzędowości od 2 do 4 (metoda Strahlera) i stanowiskach położonych na wysokości od 350 do 740 m n.p.m. (Tab. 1, Ryc. 3). Do serii SC i SJ wybrano rzekę Gościbia (REF) i Cedron (ZDG) w Beskidzie Makowskim. Pozostałe cztery pary serii SJ (REF–ZDG) wytypowano



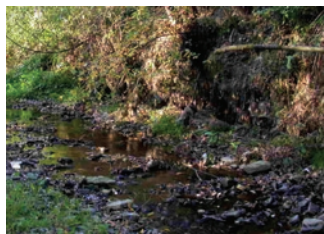
1 REF Gościbia EE SC



2 ZDG Cedron EE SC



3 REF Konina EE SJ



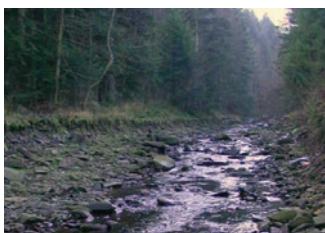
4 ZDG Olszówka EE SJ



5 REF Roztoka Wielka EE SJ



6 ZDG Przysietnica EE SJ



7 REF Kamianna EE SJ



8 ZDG Kryniczanka EE SJ

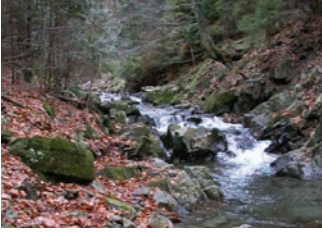


9 REF Stupne EE SJ



10 ZDG Wojkowski EE SJ

Ryc. 3. Fotografie stanowisk badań dwudziestu rzek beskidzkich (jesień 2002 – wiosna 2003). Oznaczenia pod fotografiami w kolejności: numer stanowiska, rodzaj stanowiska: REF – referencyjne, ZDG – zdegradowane, nazwa rzeki, rodzaj eksperymentu: EE – wpływ podwyższonej żyzności wody, EMR – wpływ modyfikacji roślinności brzegowej, metoda zbierania prób: SC – seria czasowa i SJ – seria jednokrotnego poboru. Stanowiska ustawiono parami: REF *versus* ZDG



11 REF Turbacz EMR SC



12 ZDG Czerwonka EMR SC



13 REF Ustępne EMR SJ



14 ZDG Gorcowy EMR SJ



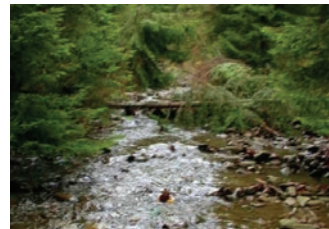
15 REF Kamienica EMR SJ



16 ZDG Lepietnica EMR SJ



17 REF Olszowy EMR SJ



18 ZDG Furcówka EMR SJ



19 REF Roztoka Mała EMR SJ



20 ZDG Sielski EMR SJ

Fig. 3. Photographs of study sites of the twenty rivers in the Beskid Mts. (autumn 2002 – spring 2003). Descriptions of the photographs: number and type of the site: REF – reference, ZDG – degraded ones, river name, type of experiment: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone, method of sampling: SJ – one sampling date, SC – time series. Sites are paired: REF site vs. ZDG one

w Gorcach (rzeki Konina – Olszówka), Beskidzie Sądeckim (Roztoka Wielka – Przysietnica) i dwie pary w Beskidzie Niskim (Kamianna – Kryniczanka oraz Stupne – Wojkowski).

Wpływ modyfikacji roślinności (monokultury świerka) w bezpośredniej strefie brzegowej (EMR) na dekompozycję badano w 10 rzekach (pięć par), zlokalizowanych w Gorcach i Beskidzie Sądeckim. Para rzek Turbacz (REF) i Czerwonka (ZDG) reprezentowały serię czasową (SC) i jednokrotną (SJ), a pozostałe cztery pary były wykorzystywane do jednokrotnego zbierania materiału (seria SJ) (Tab. 1, Ryc. 3). Stanowiska do badań zlokalizowano na rzekach małych i średnich o rzędowości od 2 do 3, powierzchni zlewni w zakresie 1,20–14,6 km², zacienieniu koryta rzeki 30–90% i wysokości bezwzględnej stanowisk od 490 do 870 m n.p.m.

Stanowiska referencyjne zlokalizowano w Gorczańskim Parku Narodowym – rzeki Konina, Turbacz, Ustepne, Kamienica Łącka, Olszowy oraz w Popradzkim Parku Krajobrazowym – rzeki: Roztoka Wielka, Roztoka Mała, Kamianna i Sielski. Na stanowiskach referencyjnych występował las mieszany z dominacją buka (50–80%) i domieszką jodły. Stanowiska zdegradowane o podniesionej żyzności położone były w obszarach zurbanizowanych, poniżej wsi (rzeki Olszówka, Przysietnica, Wojkowski) lub poniżej większych miejscowości: Cedron – poniżej Kalwarii Zebrzydowskiej oraz Kryniczanka – poniżej oczyszczalni ścieków z Krynicy. Na podstawie danych struktury gatunkowej drzew zawartych na zdigitalizowanych mapach (1:5000) obliczono w strefach brzegowych wszystkich rzek (eksperyment EMR): udział drzew iglastych – włączając w to świerk, jodłę i modrzew (*CIF*) oraz udział wyłącznie świerka (*SPC*). Dane te udostępniły Dyrekcja Gorczańskiego Parku Narodowego i Regionalna Dyrekcja Lasów Państwowych w Krakowie. Za stanowiska zdegradowane przez przewagę monokultur świerka pospolitego uznano rzeki: Czerwonka (75% udziału świerka), Gorcowy (30%), Lepietnica (80%), Furcówka (30%) i Sielski (60%). Stanowiska ZDG (EMR) położone są w większości na terenach administrowanych przez Regionalną Dyrekcję Lasów Państwowych w Krakowie. Na rycinie 3 przedstawiono fotografie wszystkich wybranych stanowisk.

2.2. Analiza wody

W czasie badań dekompozycji (od 4 listopada 2002 do 24 kwietnia 2003) monitorowano temperaturę wody we wszystkich rzekach w sposób ciągły (odczyt co 2 godziny) przy pomocy czujników ACR Smart-Button (ACR System Inc., Surrey, BC, Kanada). Przewodnictwo elektrolityczne (konduktometr Elmetron CX742, Zabrze, Polska) i odczyn wody (pH-metr WTW, Wissenschaftlich-Technische Werkstätten, GmbH, Weilheim, Niemcy) mierzono bezpośrednio w rzekach. Próbkę wody pobierano każdorazowo na 20 stanowiskach (4–8 terminów) i przewożono w schłodzonym termoizolacyjnym pojemniku do laboratorium. Po przesączeniu prób wody przez filtry szklane (Whatman GFF 0,45 µm), oznaczano w nich stężenia rozpuszczonego fosforu–ortofosforanowego (P–PO₄ lub DIP – ang. *Dissolved Inorganic Phosphorous*) oraz trzech form azotu: amonowego (N–NH₄), azotanowego (N–NO₃) i azotynowego (N–NO₂) za pomocą chroma-

tografii jonowej (Dionex, Camberley, Wielka Brytania); wszystkie analizy wykonano zgodnie ze standardowymi procedurami APHA i in. (1995). Na podstawie uzyskanych danych obliczano DIN (ang. *Dissolved Inorganic Nitrogen*) dla każdej próby jako sumę azotu oznaczonego z trzech form jonów wymienionych powyżej. Obliczone wartości średnie temperatury, pH, przewodnictwa elektrolitycznego, DIP i DIN posłużyły do określenia klasy jakości wody badanych rzek. Klasę jakości wód określano na podstawie wartości granicznych analizowanych wskaźników dla wód powierzchniowych (Rozporządzenie Ministra Środowiska 2004) oraz na podstawie kryteriów dla wskaźników stosowanych przy ocenie eutrofizacji powierzchniowych wód płynących (Twardy i in. 2003).

2.3. Przygotowanie i zbieranie eksponowanych liści

Do pomiaru tempa dekompozycji liści w rzece zastosowano metodę ekspozycji liści w workach (Boulton i Boon 1991, Benfield 1996). Jako materiał wykorzystano liście dwóch gatunków drzew: olszy czarnej (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) i dębu szypułkowego (*Quercus robur* L.). Gatunki te mają szeroki zasięg występowania w Europie i wykazują odmienne tempo dekompozycji liści. Liście dębu cechują się względnie wolnym tempem dekompozycji, natomiast liście olszy – szybkim (Cummins i Klug 1979). Świeżo opadłe liście obu rodzajów liści zebrano pod koniec października 2002 r. Pozostawiono je następnie do wyschnięcia w temperaturze pokojowej przez okres jednego tygodnia. Po tym, wysuszony materiał ważono w porcjach po około 5 g z dokładnością do 0,01g. Po zważeniu liście zwilżano wodą, by zmniejszyć ich łamliwość i straty masy podczas transportu. Po zwilżeniu umieszczano je w plastikowych workach dwóch rodzajów: o drobnych (DS, średnica oka 0,5 mm) i grubych (GS, średnica oka 10 mm) okach siatki. Stosowane worki miały wymiary 10 × 20 cm. W celu późniejszej identyfikacji wszystkie worki opisywano kodem (uwzględniając typ liści, rodzaj siatki, numer rzeki, liczbę powtórzeń). Oba rodzaje worków zamykano tak, by przyjęły kształt czworoboku (Jonsson i in. 2001). Ten kształt worków zapewniał większą objętość dla przygotowanych naważek liści oraz zapobiegał ich agregacji, co ograniczało występowanie ewentualnych deficytów tlenu w workach podczas ekspozycji w wodzie. Worki GS umożliwiały kolonizację liści przez większe bezkręgowce (makrobezkręgowce, szerokość ciała do 10 mm), natomiast worki DS eliminowały wpływ oddziaływania zwierząt >0,5 mm, umożliwiając jednak kolonizację przez mikroorganizmy (Boulton i Boon 1991).

Aby oszacować ewentualne straty masy liści wynikłe podczas transportu (na stanowiska i z powrotem po ekspozycji), dodatkowo dla każdego gatunku liści przygotowano kontrolne cztery worki GS. Przygotowano ponadto po sześć worków DS dla każdego gatunku, aby móc obliczyć poprawkę na stratę masy liści w wyniku ubytku składników rozpuszczalnych w wodzie w początkowej fazie dekompozycji. W tym celu worki z liśćmi zanurzono w bieżącej wodzie (temp. 10°C) w laboratorium na 24 h, co pozwoliło wyznaczyć poprawkę na ubytek masy spowodowanej rozpuszczaniem substancji hydrofilnych. Poza tym, w celu wyznaczenia początkowej masy bezpopielnej liści, pozostawiono

stawiono dodatkowo liście w workach DS (po 4 worki dla każdego gatunku). Pozostałą część liści olszy i dębu zamrażano (-30°C), by oznaczyć później początkowe wartości parametrów chemiczno-biologicznych (zawartość N i P, ergosterol; opis postępowania poniżej).

Podstawową jednostkę eksponowanego materiału w rzekach stanowił pakiet czterech worków, składający się z kombinacji dwóch gatunków liści umieszczonych w dwóch typach worków (Ryc. 4).

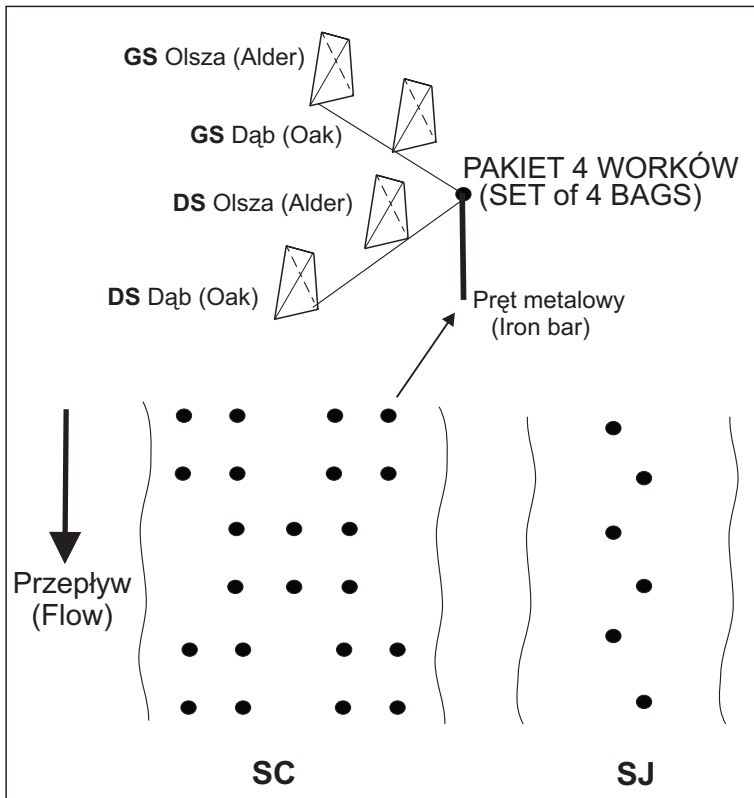
Pakiety worków rozmieszczono w rzekach według dwóch schematów doświadczalnych, różniących się sposobem dystrybucji przestrzennej i liczbą worków na stanowiskach (Ryc. 4) oraz częstotliwością zbierania materiału (seria czasowa i seria jednokrotnego poboru materiału).

Seria czasowa (SC) – obejmowała w sumie cztery rzeki, porównywane w parach. Pierwsza para rzek (REF – Gościbia *versus* ZDG – Cedron) posłużyła do badania wpływu podwyższonej żyzności wody na dekompozycję (eksperyment EE), a druga para (REF – Turbacz *versus* ZDG – Czerwonka) służyła do analizy wpływu modyfikacji roślinności brzegowej na ten proces (eksperyment EMR).

Na każdym z czterech stanowisk serii SC umieszczono po 22 pakiety worków, co w sumie dało liczbę 352 worków. Materiał w serii SC zbierano w pięciu terminach. Terminy zbierania worków wyznaczano osobno dla dębu i olszy tak, by w czwartym terminie ubytek masy stanowił około połowę początkowej suchej masy liści (T_{50}). Terminy serii SC wyznaczano i korygowano każdorazowo dla obu gatunków oddzielnie na podstawie przyjętego *a priori* wykładniczego modelu rozkładu liści (model opisano w rozdziale 1.6, na Ryc. 1 i w rozdziale 2.5. dotyczącym analizy danych). W każdym terminie zbierano po cztery worki z danej kategorii siatek i danego gatunku liści – tj. w czterech powtórzeniach na termin. Dodatkowo w czwartym terminie (dla każdego gatunku liści) zbierano po dwa worki, by mieć identyczną liczbę sześciu powtórzeń, tzn. taką samą, jak w równocześnie eksponowanej serii SJ (opis poniżej). Poczynając od 4 listopada 2002 r. zebrano worki obu gatunków w pięciu terminach: z liśćmi olszy: po 7, 14, 35, 78 i 127 dniach, a worki z liśćmi dębu po 14, 42, 93, 127 i po 171 dniach ekspozycji.

Seria jednokrotna (SJ) – eksponowano po sześć pakietów ($n=6$ dla każdego rodzaju worka i gatunku) w każdej z 20 wybranych rzek (w sumie po 24 worki na stanowisko). Jednorazowy termin zbierania materiału serii SJ (dla każdego gatunku odrębny) wyznaczano z modelowej serii SC, a odpowiadał on w przybliżeniu (jak w serii SC) czasowi, po którym dochodziło do straty połowy suchej masy liści w workach (T_{50}). Przyjmując powyższe założenia, worki serii SJ z liśćmi olszy zebrano w 78 dniu ekspozycji (styczeń 2003 r.), a worki dębu w 127 dniu (marzec 2003 r.). W sumie w serii SJ umieszczono w rzekach 480 worków ($6 \text{ pakietów} \times 4 \text{ worki} \times 20 \text{ stanowisk}$).

Na stanowiskach wbijano w dno metalowe pręty długości 80 cm i średnicy 1 cm, do których za pomocą linek nylonowych mocowano pakiety worków (każdy pakiet na osobnej lince). Pręty z pakietami worków rozmieszczano na odcinku o długości około 100 m, w siedliskach prądowych (głębokość około 30 cm), w zróżnicowanych miejscach odcinka, by warunki ekspozycji uwzględniały całą zmienność środowiskową. Ze



Ryc. 4. Standardowy schemat przestrzennego rozmieszczenia (rzut z góry) prętów i worków (GS – grube oka siatki, DS – drobne oka siatki) oraz skład pakietów wykorzystanych do badań dekompozycji liści w serii czasowej (SC – 4 rzeki) i w serii jednokrotnego poboru prób (SJ – 16 rzek) w beskidzkich rzekach. Metody eksponowania i zbierania worków oraz opracowanie materiału opisano szczegółowo w tekście

Fig. 4. Standard plot of iron bars setup (areal view) and bags distribution (GS – coarse and DS – fine mesh sizes) and design of the bags' package used in the leaf breakdown studies for SC series (time series at 4 study sites with 5 sampling dates) and for SJ series (at 16 stations, sampled on one sampling occasion) in streams located in the Beskid Mts. Methods of bag exposition, sampling, and material processing are explained in the text

względem na możliwe wahania poziomu wody w górskich rzekach, worki umieszczano blisko dna tak, by były cały czas zanurzone.

Ekspertymenty obu serii (SC i SJ) rozpoczęto w terenie 4 listopada 2002 r.

Po ekspozycji worki serii SC zbierano z różnych prętów w każdym terminie (po 4 powtórzenia), by uwzględnić zmienność warunków występującą na przestrzeni całego odcinka. Ze względu na podniesiony stan wody i spływającą krę w marcu 2003 r. większość worków z liśćmi olszy w piątym terminie w Cedronie przepadła.

W czasie wyciągania z wody każdego worka typu GS umieszczano przeciwnie do kierunku podbierak z siatką 0,5 mm, aby zapobiec stracie ewentualnie wypłukiwanych bezkrę-

gowców. Po zebraniu każdy worek pakowano do oddzielnych plastikowych worków strunowych. Całość materiału przewożono w pojemnikach termoizolacyjnych i opracowywano niezwłocznie po przywiezieniu do laboratorium.

2.4. Analiza liści w laboratorium

2.4.1. Wstępna analiza

Zebrane próby liści płukano w wodzie, by usunąć z eksponowanego materiału zanieczyszczenia (osad, piasek i inne – poza analizowanymi – gatunki liści). Z worków GS wybierano bezkręgowce, które następnie konserwowano w 70% alkoholu etylowym z przeznaczeniem do późniejszej identyfikacji. Po wypłukaniu pobierano z każdej próby (worka) po 5 liści. Następnie wycinano w nich krążki o średnicy 12 mm (3 podpróby – pakiety po 5 krążków każda) za pomocą korkoboru. Przy wycinaniu krążków z liści unikano miejsc z nerwacją.

Pakiety krążków posłużyły do:

1. zbadania tempa produkcji zarodników grzybów (tylko z serii SC z worków GS),
2. badań aktywności metabolicznej liści (tylko z serii SC z worków DS),
3. późniejszych oznaczeń zawartości ergosterolu w liściach, w tym celu pakiety zamrożono (-30°C) na okres kilku tygodni.

Pozostałe liście w workach posłużyły do wyznaczenia ubytku masy liści. W tym celu suszono je w suszarce (Premed KBC G–65/250, Polska) w 105°C przez 48 godz. i ważono z dokładnością do 0,01 g (waga Axis A 500, Gdańsk, Polska). Po wysuszeniu liści rozdrabniano je w homogenizatorze laboratoryjnym do wielkości materiału ok. 0,5 mm. Następnie każdą próbę dzielono na dwie części. Z pierwszej wyznaczano suchą masę bezpopielną (AFDM), biorąc po ok. 400 mg i spalając w piecu muflowym (Linn High Therm LM 312.11, Niemcy) w temperaturze 550°C przez 4 h. Po zważeniu masy popielnej próbek ($\pm 0,1$ mg) wyznaczano bezpopielną masę materii organicznej w suchej masie liści dla każdej próby. Druga część próby liści posłużyła do analizy zawartości węgla, azotu i fosforu (opis poniżej).

2.4.2. Analiza biogenów

Zawartość fosforu (%P) w próbkach (naważka 200 mg) oznaczano spektrofotometrycznie przy długości fali 700 nm (metoda molibdenianowa, Allen i in. 1974) po uprzedniej mineralizacji liści w mieszaninie kwasów (5 ml 60% kwas azotowy + 1 ml 30% kwas nadchlorowy + 0,5 ml 98% kwas siarkowy, Molinero i Pozo 2004) w temperaturze 325°C przez 15 minut (Allen 1989). Zawartość węgla i azotu (%N) oznaczano w próbach (naważka 2–3 mg) za pomocą analizatora Perkin–Elmer II series 2400 CHNS/O (Boston, MA). Udział pierwiastków przeliczano na masę bezpopielną liści (AFDM). Stosunki pierwiastków C:N i C:P podano w wynikach wagowo, a w dyskusji przeliczono na mole.

2.4.3. Biomasa grzybów

Biomasę grzybów w rozkładających się liściach w próbach z worków GS wyznaczano mierząc stężenie ergosterolu. Ergosterol jest związkem z grupy steroli charak-

terystycznym dla grzybów, występuje w ich ścianie komórkowej. Analizę ergosterolu przeprowadzano w liściach olszy i dębu zebranych w serii SC w latach 2002–2003. Zebrane krążki liści przechowywano w stanie zamrożonym (-30°C) przez kilka tygodni. Bezpośrednio przed analizą próby liofilizowano i ważono ($\pm 0,1$ mg). Zaraz po liofilizacji przystępowano do ekstrakcji ergosterolu z liści. Tłuszcze ekstrahowano i zmydlało alkalicznym metanolem (8 g KOH w litrze) w 80°C przez 30 min. z mieszaniem. Następnie ekstrakt oczyszczano metodą ekstrakcji fazy stałej (ang. *Solid Phase Extraction* – SPE) z użyciem wkładów Waters Sep-Pak Vac RC tC₁₈, Milford, MA, (Gessner 2005). Ergosterol zawarty w ekstraktach izopropanolu oznaczano metodą wysokowydajnej chromatografii cieczowej (ang. *High Performance Liquid Chromatography* – HPLC) przy użyciu chromatografu wyposażonego w detektor UV. Absorbancję mierzono przy długości fali 282 nm (Gessner 2005). Do kalibracji urządzenia użyto standardów Fluka (czystość $>98\%$). Chromatograf HPLC (Dionex, Sunnyvale, CA) wyposażony był w kolumnę C₁₈ służącą do rozdzielania metodą fazy odwróconej (Brownlee Spheri-5 RP-18, Applied Biosystems, Foster City, CA) w temperaturze 33°C . Fazę ruchomą stanowił 100% metanol z przepływem 1,5 ml/minutę. Ergosterol przeliczano na biomasa grzybów (*FB*) stosując przelicznik 5,5 mg ergosterolu/1 g suchej masy grzybów, a następnie na 1 g AFDM – masy bezpopielnej liści (Gessner i Chauvet 1993, Gessner i in. 2003).

2.4.4. Produkcja konidiów

Tempo sporulacji badano wykorzystując świeże krążki liści olszy i dębu. Aby zainicjować w laboratorium sporulację grzybów, umieszczano wycięte krążki liści (po pięć na próbę) w stożkowych kolbach Erlenmeyera (objętość 100 ml) i inkubowano w 25 ml wody przefiltrowanej przez sączki szklane (Millipore, APFF) (Bärlocher 2005). Woda do inkubacji pochodziła z tej samej rzeki co krążki. Inkubację prowadzono w ciemności z mieszaniem wody (100 rpm), w stałej temperaturze 10°C ($\pm 0,2$) w inkubatorze (Pol-Eko-Aparatura typ ST3/3) przez 48 h (Chauvet i Suberkropp 1998). Zawieszinę konidiów po inkubacji zlewano do miarowych probówek (50 ml) i konserwowano dwoma ml 37% roztworu formaliny, dopełniając próbę do 35 ml wodą destylowaną. Przed przygotowaniem preparatów do identyfikacji dodawano 100 μl 0,5% roztworu Triton-X, by zapewnić równomierne rozmieszczenie konidiów, a następnie, po zamieszaniu próby, zawieszinę filtrowano (sączki Millipor SMWP o porach 5 μm). Osadzone na sączkach konidia wybarwiano roztworem 0,05% błękitu bawełnianego w kwasie mlekowym, a następnie liczono i oznaczano z użyciem mikroskopu przy powiększeniu 200 \times (Robinson i Gessner 2000, Bärlocher 2005).

Krążki liści po sporulacji suszono i ważono, by wyznaczyć ich bezpopielną masę w taki sam sposób, jak dla pozostałej masy liści po ekspozycji worków. Tempo produkcji konidiów (*PK*) wyrażano jako liczbę konidiów na jednostkę masy liści w okresie doby [$\text{n/mg AFDM}/24$ h]. Do oznaczeń gatunków grzybów korzystano z kluczy Ingolda (1975) oraz Gulisa i in. (2005). Dla każdej próby obliczano zagęszczenie konidiów, bogactwo gatunkowe grzybów (liczba gatunków) i różnorodność gatunkową (*H'*) stosując wskaźnik Shanona–Wievera (Krebs 1997).

2.4.5. Liczebność rozdrabniaczy

Bezkręgowce, po wyjęciu z alkoholu liczone i oznaczano przy użyciu lupy binokularnej (Nikon SMZ 1500, zakres powiększenia 10–100×) z dokładnością taksonomiczną na różnym poziomie (do rodzaju lub rodziny, w zależności od stadium rozwoju danego osobnika), wykorzystując klucze dla określonych grup zwierząt (Jażdżewski 1975, Hynes 1977, Rozkošný 1980, Wallace i in. 1990, Edington i Hildrew 1995, Nilsson 1996, Rybak 1997, 1999, Tachet i in. 2000, Kołodziejczyk i Koperski 2000). Oznaczone taksony sklasyfikowano następnie do funkcjonalnych grup pokarmowych (Merritt i Cummins 1996, Moog 1995, Tachet i in. 2000), a w dalszych analizach bezkręgowców brano pod uwagę tylko grupę funkcjonalną rozdrabniaczy (Graça 2001). Liczebność bezkręgowych rozdrabniaczy (*SHR*) podawano jako ilość osobników na próbę (tj. worek GS). Różnorodność taksonomiczną (*H'*) rozdrabniaczy (tj. grupy zwierząt na różnych poziomach taksonomicznych) obliczano i porównywano między stanowiskami za pomocą wskaźnika Shanona–Wievera.

2.4.6. Pomiar metabolizmu

Aktywność metaboliczną analizowanych liści (olszy i dębu) mierzono w układzie zamkniętym za pomocą respirometru Micro-Oxymax w laboratorium (V6.03 Columbus Instruments Corporation, Columbus, OH) zgodnie z instrukcją urządzenia (V6.03 Software Manual, Columbus, 1996). Do analizy przeznaczono świeżo wycięte krążki liści (po pięć krążków na próbę) zebrane z worków DS serii SC z czterech rzek (eksperyment EE i EMR) w pięciu odrębnych terminach, osobno dla każdego gatunku liści. Świeże krążki przenoszono do sterylnych butelek (50 ml) i zalewano 20 ml wody pochodzącej z tej samej rzeki co eksponowany materiał. Pomiarów dokonywano względem próby „ślepej” (respiracja wody rzecznej bez liści). W respirometrze mierzono równocześnie konsumpcję tlenu ($K(O_2)$ – dokładność $\pm 1 \mu\text{g O}_2$) oraz produkcję dwutlenku węgla ($P(CO_2)$ – $\pm 1 \mu\text{g CO}_2$) analizowanych liści dla każdej próby, w przeciągu czterech godzin, z odczytami co 40 minut. Eksperyment prowadzono w ciemności i przy stałej temperaturze $10^\circ\text{C} \pm 0,5^\circ\text{C}$. Po odczytach respiracji wyznaczano suchą masę bezpopielną krążków ($\pm 0,1 \text{ mg}$) tak, jak przy wyznaczaniu ubytku masy liści z eksponowanych worków (rozdział 2.3.1). Po uwzględnieniu masy krążków wyliczano tempo konsumpcji tlenu ($O_2 \mu\text{g/mg AFDM/h}$) oraz tempo produkcji dwutlenku węgla ($CO_2 \mu\text{g/mg AFDM/h}$).

2.5. Analiza danych

Po wprowadzeniu korekty strat masy początkowej liści (M_0), powstałej w wyniku (1) rozpuszczania substancji hydrofilnych oraz (2) strat masy powstałych przy pakowaniu i transporcie na stanowiska badań, określano tempo dekompozycji za pomocą współczynnika dekompozycji „*k*”, korzystając z modelu krzywej wykładniczej (Petersen i Cummins 1974) z modyfikacją uwzględniającą różnice temperatury wody między badanymi rzekami (Ferreira i in. 2006a):

$$M_t = M_0 e^{-kt}$$

po zlogarytmowaniu:

$$*k = -\ln (M_t/M_0)/t$$

gdzie M_t – sucha masa bezpopielna [g] pozostała po ekspozycji liści, M_0 – początkowa sucha masa bezpopielna [g], t – czas ekspozycji – zastąpiono stopnio–dniami [°C d] liczonymi jako suma średnich dobowych temperatur ($n=12$) w czasie kolejnych dni ekspozycji liści. *Znak minus „-”, przy wartości „ k ” pomijano w niniejszej pracy (podobnie jak w inni autorzy), dla większej czytelności tekstu i wykresów.

Tempo dekompozycji k (seria SC) porównywano pomiędzy dwoma typami stanowisk, rodzajami worków oraz dwoma gatunkami liści metodą analizy kowariancji (ANCOVA) ze stopnio–dniami jako kowariatą. Dane współczynników dekompozycji k , zagęszczenia rozdrabniaczy bezkręgowych, pochodzące z jednokrotnego poboru materiału (seria SJ, $n=6$, dla każdego gatunku i rodzaju worka na stanowisko) porównywano metodą analizy wariancji (ANOVA). Badano istotność różnic średnich parametrów związanych z liśćmi podczas dekompozycji między dwoma typami rzek (REF vs. ZDG) testem t dla prób niezależnych. Przed powyższymi analizami sprawdzano jednorodność wariancji danych między grupami (test Levene’a) oraz badano normalność rozkładu danych (test Shapiro–Wilka). W przypadkach koniecznych, tj. w celu uzyskania rozkładu naturalnego, dane poddawano transformacji ($\log_{10}(x+1)$). Dane na wykresach przedstawiono w postaci nieprzekształconej (średnie arytmetyczne z zakresem błędu: SEM – błąd standardowy średniej).

Współczynniki dekompozycji k bez korekty temperatury (tj. czas ekspozycji w dniach) posłużyły do obliczeń wskaźników zdrowotności rzek (Tab. 2). Na podstawie

Tabela 2. Wskaźniki dekompozycji i kryteria oceny służące do określania funkcjonalnej zdrowotności rzek (Gessner i Chauvet 2002). Stopnie oddziaływania środowiska (wartość oceny): 2 – brak wpływu, 1 – umiarkowany wpływ, 0 – silny wpływ

Table 2. Breakdown indicators, criteria of evaluation for assessing the functional stream integrity. Scores indicate power of the anthropogenic stress on stream functioning: 2 – no impact – “reference” condition, 1 – moderate impact, 0 – strong impact (from Gessner & Chauvet 2002)

Metoda	Parametr oceny	Kryteria oceny (wskaźnik i jego zakres)	Wartość oceny
Porównanie z wartością stanowiska referencyjnego	Iloraz tempa rozkładu na stanowisku zdegradowanym (k_z) i referencyjnym (k_r)	$k_z:k_r=0,75-1,33$	2
		$k_z:k_r=0,5-0,75$ lub $1,33-2,0$	1
		$k_z:k_r<0,5$ lub $>2,0$	0
Wartość absolutna k	Współczynnik dekompozycji [doba^{-1}] na stanowisku zdegradowanym (k_z)	$k_z=0,01-0,03/$	2
		$k_z=0,005-0,01$ lub $0,03-0,05$	1
		$k_z<0,005$ lub $>0,05$	0
Wartość absolutna wskaźnika	Iloraz wskaźników dekompozycji w workach o grubych (k_{GS}) i drobnych (k_{DS}) okach siatki	$k_{GS}:k_{DS}=1,2-1,5$	2
		$k_{GS}:k_{DS}=1,5-2,0$ lub $<1,2$	1
		$k_{GS}:k_{DS}>2,0$	0

tych wskaźników dokonano oceny jakości funkcjonowania (stanu zdrowotności) rzek zdegradowanych. W ocenie tej przyjęto kryteria i zakresy wartości progowych wskaźników zaproponowane przez Gessnera i Chauvet (2002).

Na podstawie liczby taksonów i ich liczebności obliczano współczynnik różnorodności (H') Shanona–Wievera (Shannon 1948) dla zespołów grzybów i rozdrabniaczy bezkręgowych za pomocą programu MVSP 3.11c (Kovach 1999).

Do analizy powiązań między zespołami taksonów grzybów *Hyphomycetes* oraz między grupami rozdrabniaczy bezkręgowych (na różnych gatunkach liści, stanowiskach i przy różnym typie antropopresji na rzeki) zastosowano wielowymiarową technikę eksploracji z zastosowaniem analizy skupień metodą aglomeracji z danych niestandardyzowanych (średnie procenty liczebności taksonów) metodą średnich połączeń ważonych (WPGMA) z euklidesową miarą odległości wiązań (Statistica 8.0, StatSoft 2007).

Dla serii jednokrotnej (SJ), w celu zbadania relacji między parametrami dekompozycji (tempo dekompozycji k i liczebność rozdrabniaczy bezkręgowych – SHD) a parametrami wody (zmienne aktywne) i parametrami charakteryzującymi zlewnię i rzekę (zmienne dodatkowe) zastosowano analizę czynników głównych – Principal Factor Analysis – PFA (pakiet Statistica 8.0, StatSoft 2007). Ze względu na różne jednostki zmiennych, analizę PFA wykonano na podstawie korelacji. Liczbę czynników ograniczono do dwóch, biorąc za podstawę wartości własne czynników >1 (kryterium Kaisera) i uwzględniając metodę osypiska (metoda Cattera). Ograniczenie liczby czynników pozwoliło na uproszczenie analizy struktury zmiennych i interpretacji zależności między zmiennymi, tak by wyjaśnić największą część wspólnej wariancji dla dwóch pierwszych czynników o najwyższej wartości własnej. Analizę PFA wykonywano oddzielnie dla każdego eksperymentu/rodzaju worka i gatunku liści. Analizy PFA przedstawiono w postaci rzutu zmiennych na płaszczyznę dwóch czynników (F1 vs. F2), z wielkościami ładunków czynnikowych dla zmiennych (wektory) (Jolliffe 2002).

W celu wyznaczenia zbioru czynników (zmienne fizyczno–chemiczne wody, zawartość biogenów w liściach i inne ich własności) mających wpływ na kształtowanie się parametrów funkcjonalnych eksponowanych liści (np. tempo dekompozycji, tempo respiracji) z serii SC (osobno dla każdego eksperymentu, typu worków i gatunku liści) posłużono się analizą regresji wielokrotnej (ARW) z wykorzystaniem metody wstecznej eliminacji zmiennych. By uniknąć losowej selekcji zmiennych, przed analizą ARW wykonano wstępną analizę macierzy korelacji zmiennych (metoda Pearsona). Dla każdego modelu w ARW obliczano analizę wariancji dla całej regresji z poziomem istotności ($P < 0,05$) i skorygowanym współczynnikiem pokrycia (R^2_{sk}). Obliczenia prowadzono przy użyciu programu Statistica wersja 8.0. (StatSoft, Inc. 2007).

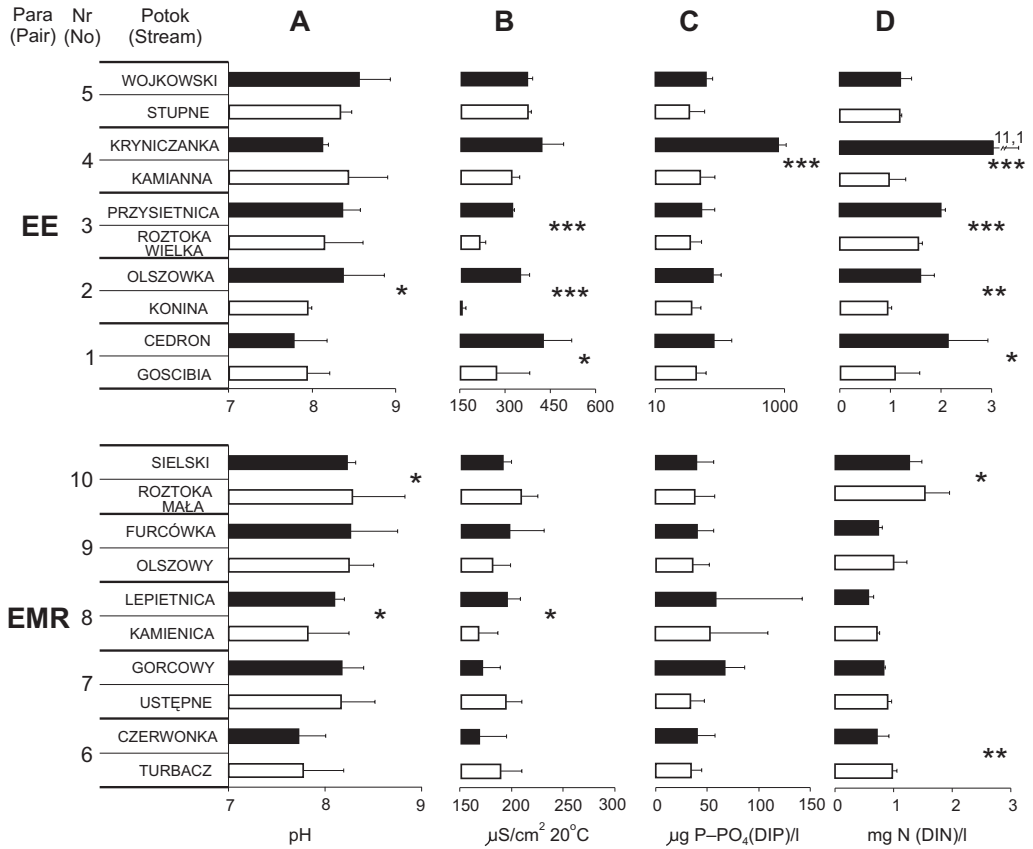
3. WYNIKI

3.1. Parametry fizyczno–chemiczne wody

Rzeki wybrane do badania wpływu żyzności wody na dekompozycję liści (eksperyment EE) wykazywały znaczne zróżnicowanie parametrów fizyczno–chemicznych wody. Zmienność tę można zaobserwować: 1. w obrębie tego samego stanowiska (wartości SEM danego parametru) oraz 2. w parach między połączonymi typami stanowisk referencyjnych i zdegradowanych (średnie sezonowe z okresu badań, Ryc. 5). Średnie wartości pH wody na stanowiskach zdegradowanych znacznie przekraczały wartość 8 (oprócz pary Gościbia – Cedron). Średnie wartości przewodnictwa elektrolitycznego wody na tych stanowiskach przekraczały zwykle wartości $300 \mu\text{S}/\text{cm}^2$. Przewodnictwo natomiast było niższe na stanowiskach referencyjnych niż na zdegradowanych i wahało się od 154 do $370 \mu\text{S}/\text{cm}^2$. W trzech pierwszych parach stanowisk (1, 2 i 3) znaleziono statystycznie istotne różnice w przewodnictwie wody. Było ono wyższe na stanowiskach zdegradowanych. Podobnie, średnie stężenia ortofosforanów (*DIP*) były wyższe na stanowiskach zdegradowanych, a największą różnicę stężeń znaleziono między rzeką Kamianną i Kryniczanką (odpowiednio: 146 i $2354 \mu\text{g P-PO}_4/\text{l}$, test t, $P < 0,001$). Średnie stężenia azotu nieorganicznego na stanowiskach zdegradowanych przekraczały z reguły wartość $1 \text{ mg DIN}/\text{l}$, a najwyższe jego stężenie znaleziono w Kryniczance ($>11,1 \text{ mg DIN}/\text{l}$). We wszystkich parach rzek, z wyjątkiem pary piątej (Stupne – Wojkowski), różnice w stężeniach DIN między dwoma typami stanowisk były istotne statystycznie.

Największą liczbę statystycznie istotnych różnic we właściwościach wody (test t, Ryc. 5) stwierdzono między następującymi parami rzek: Kamianna – Kryniczanka (*DIP*, *DIN*), Roztoka Wielka – Przysietnica (przewodnictwo, *DIN*), Konina – Olszówka (pH, przewodnictwo, *DIN*) oraz Gościbia – Cedron (przewodnictwo, *DIN*). Jedynie piąta para stanowisk (Stupne – Wojkowski), mimo podniesionej żyzności wody w potoku Wojkowskim (średnie *DIP* i *DIN*, Ryc. 5), nie wykazywała istotnych różnic dla analizowanych parametrów wody.

Wody rzek wybranych do badania wpływu modyfikacji roślinności brzegowej (eksperyment EMR, dla obu typów stanowisk) cechowały ogólnie niższe wartości przewodnictwa oraz niższe stężenia związków biogennych (N, P) w porównaniu do dziesięciu rzek omówionych powyżej (eksperyment EE, Ryc. 5). Wody rzek wykazywały zmienność odczynu w szerokim zakresie (zakres średnich pH 7,8–8,3), a istotne różnice pH znaleziono tylko dla dwóch par: Roztoka Mała – Sielski oraz Kamienica – Lepietnica ($P < 0,05$). Średnie przewodnictwo wody na dziesięciu stanowiskach wahało się od 160 do $200 \mu\text{S}/\text{cm}^2$, a istotne różnice dla tego parametru wystąpiły między Kamienicą i Lepietnicą. Wszystkie pary rzek eksperymentu EMR nie różniły się istotnie stężeniami *DIP* w wodzie, a największe wahania *DIP* występowały w Lepietnicy (22 – $142 \mu\text{g}/\text{l}$, Ryc. 5). Średnie stężenia nieorganicznego azotu (oprócz pary dziesiątej Roztoka Mała – Sielski) nie przekraczały wartości $1 \text{ mg DIN}/\text{l}$. Z wyjątkiem dziewiątej pary rzek (Olszowy–Furcówka), nie znaleziono istotnych różnic w stężeniach nieorganicznego azotu między stanowiskami referencyjnymi a zdegradowanymi.



Ryc. 5. Średnie wartości parametrów fizyczno–chemicznych wody A – odczyn, B – przewodnictwo, C – fosfor ortofosforanowy (DIP) i D – azot nieorganiczny (DIN) między sparowanymi stanowiskami (ciemny słupek – stanowisko zdegradowane, biały słupek stanowisko referencyjne, błąd – odchylenie standardowe) w dwudziestu beskidzkich rzekach. EE – wpływ podwyższonej żyzności wody, EMR – modyfikacja roślinności brzegowej. Dla parametrów B i C przyjęto różne skale jednostek. Różnice parametrów między dwoma typami rzek porównywano testem t dla prób niezależnych. Poziomy istotności: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001. Liczba analiz wody dla rzek serii SC n = 5, dla serii SJ n = 4

Fig. 5. Chemistry (mean values) of the stream water: A – pH, B – specific conductivity, C – dissolved inorganic phosphorus (DIP), D – dissolved inorganic nitrogen compared in site pairs (dark bar – degraded site, white bar – reference site, error – standard deviation) in twenty rivers in the Beskid Mts. EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone. For units in parameters “B” and “C” different scales were used. Differences between paired sites were tested with t–test for independent samples. Significance levels: * P<0,05, ** P<0,01, *** P<0,001. Number of water samples in series SC n=5 and in SJ one n=4

Wyniki chemizmu dla poszczególnych typów rzek w eksperymencie EMR są niejednoznaczne. Porównując parametry fizyczno–chemiczne dla dwóch typów stanowisk (REF vs. ZDG) nie znaleziono w tym eksperymencie jednoznacznych trendów– ani dla stanowisk referencyjnych, ani dla zdegradowanych, w których zaprowadzone były monokultury świerka.

3.2. Ocena jakości wody w rzekach

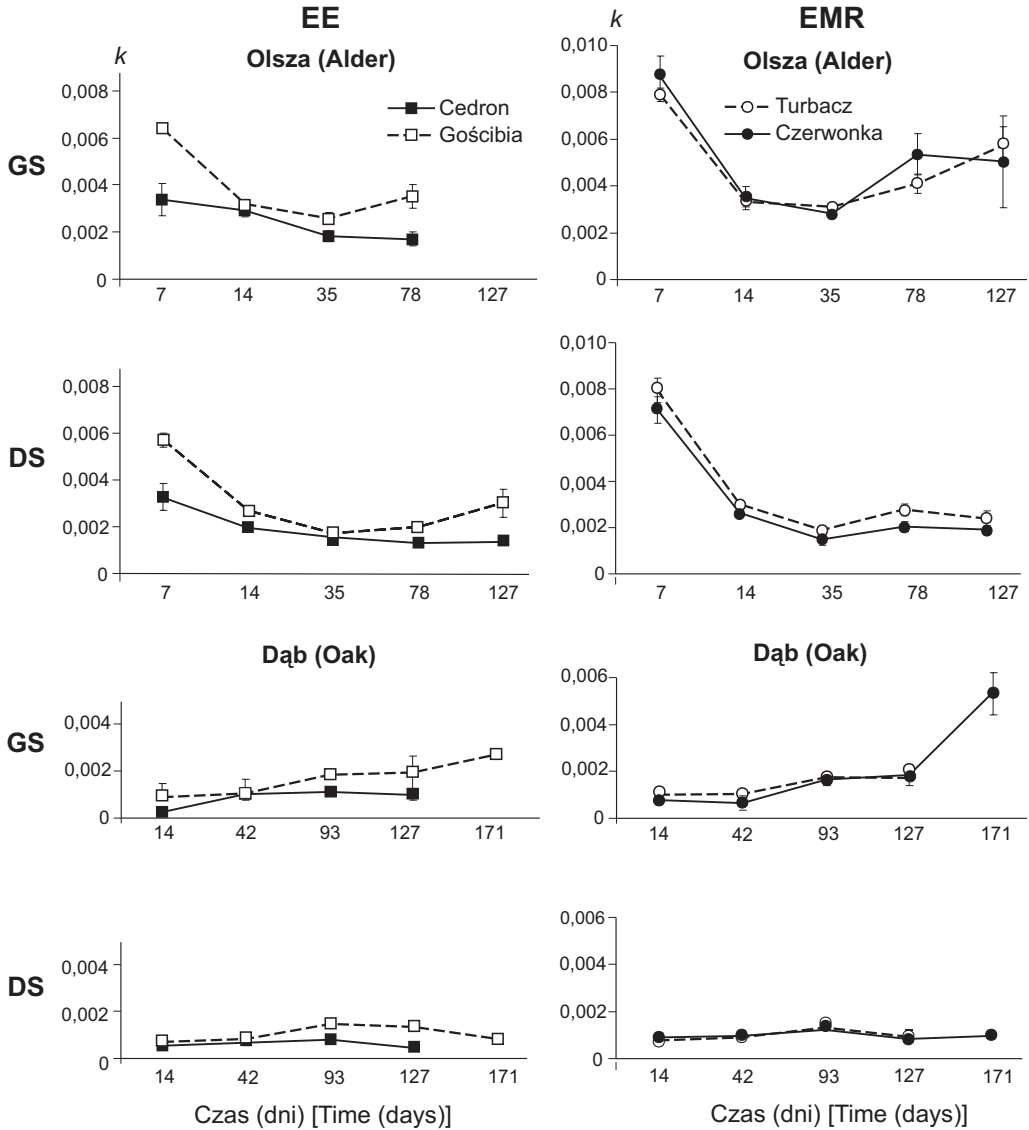
Jakość wody oceniono na podstawie średnich wartości pH, przewodnictwa DIP i DIN. Wyniki klasyfikacji czystości wód badanych dwudziestu rzek podano w tabeli 3. Wszystkie stanowiska referencyjne z obu eksperymentów (EE i EMR) w czasie trwania badań dekompozycji (2002–2003 r.) zaklasyfikowano do wód o I klasie czystości. Większość zdegradowanych stanowisk (oprócz rzeki Przysietnicy), wybranych do eksperymentu EE, nie spełniała (zgodnie z założeniami eksperymentu) wymagań dla wód o I klasie czystości. Dlatego też ze względu na stężenia ortofosforanów następujące trzy rzeki: Cedron, Olszówkę i Wojkowski zaklasyfikowano do wód o II klasie czystości. Natomiast zdegradowany odcinek rzeki Kryniczanki (stężenie DIN) zaliczono do IV klasy, a biorąc za podstawę parametr DIP – ostatecznie do V klasy czystości wód.

Prawie wszystkie stanowiska zdegradowane w eksperymencie EMR, opierając się na bazie danych fizyczno–chemicznych, zaliczono do wód o I klasie czystości. W grupie stanowisk zdegradowanych (EMR), jedynie potok Gorcowy stanowił wyjątek (średnie stężenie DIP = 202 µg/l) i zaliczony został do II klasy czystości.

Tabela 3. Klasyfikacja jakości wód na podstawie pięciu parametrów fizyczno-chemicznych dwudziestu rzek beskidzkich w Polsce. Wartości określają klasę wód na podstawie pojedynczego parametru. Wartości wytłuszczone przedstawiają ogólną ocenę. RT – typ stanowiska, RNR – numer rzeki

Table 3. Water quality assessment based on five chemical indicators for twenty rivers in the Beskid Mts. Values denote water quality class for a given parameter. Final water quality class for a given river are bolded. RT – type of site, RNR – river number

EE										
RT	REF	ZDG	REF	ZDG	REF	ZDG	REF	ZDG	REF	ZDG
RNR	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Temp.	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
pH	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
CON	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
DIP	I	II	I	II	I	I	I	V	I	II
DIN	I	I	I	I	I	I	I	IV	I	I
Ogólna ocena Final class	I	II	I	II	I	I	I	V	I	II
EMR										
RNR	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Temp.	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
pH	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
CON	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
DIP	I	I	I	II	I	I	I	I	I	I
DIN	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
Ogólna ocena Final class	I	I	I	II	I	I	I	I	I	I



Ryc. 6. Współczynnik tempa dekompozycji k [stopnio-dni] dla dwóch gatunków liści, w dwóch rodzajach worków (GS – grube oka siatki, DS – drobne oka siatki) między dwoma typami rzek: referencyjną (jasne punkty) i zdegradowaną (ciemne punkty) w eksperymentach: EE – wpływ podwyższonej żywności wody oraz EMR – wpływ modyfikacji roślinności brzegowej na dekompozycję dla serii prób SC. Punkty stanowią wartość średnią ($n = 4$ i błąd SEM)

Fig. 6. Breakdown rate k [in degree-days] for two leaf species, in two bag types (GS – coarse and DS fine net sizes) in two types of sites: reference one (white points) and degraded one (dark points) in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for SC sampling series. Each point represents an average value ($n = 4$ with SEM)

3.3. Tempo dekompozycji – seria czasowa (SC)

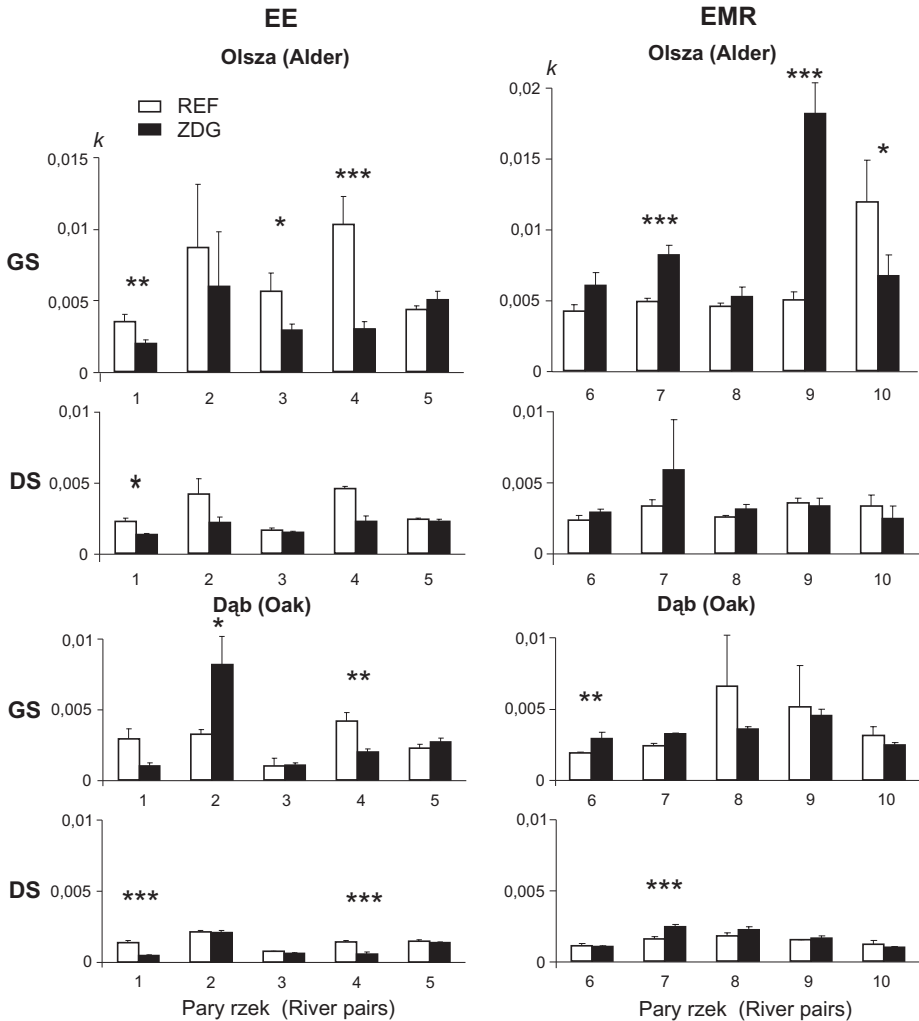
W eksperymencie EE (wpływ podwyższonej żyzności wody na dekompozycję) najwyższe tempo rozkładu obserwowano w przypadku liści olszy w obu rodzajach worków w ciągu pierwszego miesiąca ekspozycji (Ryc. 6). Na stanowisku referencyjnym (rzeka Gościbia), liście olszy rozkładały się szybciej w workach GS w pierwszych dniach eksperymentu (dzień 7., $k=0,006$), niż na stanowisku zdegradowanym (Cedron, dzień 7., $k=0,003$). W okresie tym prawie identyczna, spadkowa tendencja tempa dekompozycji liści olszy wystąpiła w workach DS. Współczynnik dekompozycji k liści dębu był ok. 3–4 razy niższy ($k < 0,002$) od tempa rozkładu liści olszy przez pierwsze trzy miesiące eksperymentu (worki GS). W okresie tym jedynie na stanowisku referencyjnym (Gościbia) zaobserwowano słaby trend wzrostowy tempa dekompozycji liści dębu. Na stanowisku zdegradowanym (Cedron) tempo dekompozycji k było niskie i nie wykazywało większych wahań (Ryc. 6). Tempo dekompozycji różniło się istotnie między stanowiskiem referencyjnym i stanowiskiem o podwyższonej żyzności w przypadku obu gatunków liści i w obu rodzajach worków (Tab. 4).

W eksperymencie EMR tempo dekompozycji liści olszy było podobne na obu stanowiskach (referencyjne – Turbacz, zdegradowane – Czerwonka) i dynamicznie spadało w pierwszych dwóch tygodniach ekspozycji liści (Ryc. 6). Spadek ten dotyczył dekompozycji liści olszy zarówno w workach GS, jak i DS. Ogólnie można stwierdzić, że przebieg dekompozycji liści olszy na dwóch rodzajach stanowisk i w dwóch typach worków wykazywał podobny przebieg – początkowo przeważał spadek tempa do dnia

Tabela 4. Analiza ANOVA jednoczynnikowa (czynnik: rodzaj stanowiska) współczynnika dekompozycji k [stopnio-dni] dla dwóch typów eksperymentów (EE i EMR serii SC), dla dwóch gatunków liści (O – olsza, D – dąb), w dwóch rodzajach worków (GS – grube oka i DS – drobne oka siatki). Poziom istotności: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – różnice statystyczne nieistotne

Table 4. One-way ANOVA (factor – type of site) of breakdown rate k [degree-days] for two experiments (EE and EMR, series SC), for two leaf species in two types of bags (GS – coarse and DS – fine net size). Level of significance: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – statistical differences non significant

Eksperyment Experiment	Gatunek Species	Typ worka Bags type	F	Poziom p p level
EE	O	GS	$F_{(1,32)} = 5,22$	*
		DS	$F_{(1,35)} = 5,51$	*
	D	GS	$F_{(1,36)} = 11,36$	**
		DS	$F_{(1,34)} = 15,67$	***
EMR	O	GS	$F_{(1,36)} = 0,16$	NS
		DS	$F_{(1,35)} = 0,44$	NS
	D	GS	$F_{(1,36)} = 0,37$	NS
		DS	$F_{(1,37)} = 0,95$	NS



Ryc. 7. Współczynnik tempa dekompozycji k [stopnio–dni] dla liści olszy i dębu, w dwóch rodzajach worków (GS – grube oka statki, DS – drobne oka siatki) między dwoma typami stanowisk: referencyjnym (REF, jasny słupek) i zdegradowanym (ZDG, ciemny słupek) w eksperymencie wpływu podwyższonej żywności wody (pary rzek 1–5, EE) i modyfikacji strefy brzegowej (pary rzek 6–10, EMR) w serii SJ. Słupki przedstawiają wartość średnią współczynnika k ($n = 6$ z błędem SEM). Różnice między typami stanowisk badano testem t dla prób niezależnych. Poziomy istotności: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

Fig. 7. Breakdown rate k [in degree–days] for two leaf species (alder and oak), in two bag types (GS – coarse and DS fine net sizes) between two types of sites: reference one (light bar) and degraded one (dark bar) in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration (stream pairs 1–5), EMR – effect of modification of riparian zone (stream pairs 6–10) for series SJ. Bars represent an average value ($n = 6$ with SEM). Differences between paired sites were tested with t–test for independent samples. Levels of significance: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

35., po czym następował powolny wzrost do 127. dnia ekspozycji. Z kolei, rozkład liści dębu na tych samych stanowiskach przebiegał w odmienny sposób. Na przykład w workach GS po dwóch tygodniach ekspozycji współczynnik rozkładu liści dębu był w ok. czterokrotnie niższy ($k=0,0008$), niż w tym samym czasie w liściach olszy ($k=0,0034$). W okresie trzech miesięcy liście dębu traciły na masie bardzo wolno, a tempo rozkładu było bardzo podobne w obu rodzajach siatek i w obu typach rzek (Turbacz i Czerwonka). Po czterech miesiącach (marzec 2003 r.) nastąpił gwałtowny wzrost (około trzykrotny) tempa dekompozycji dębu, ale dotyczyło to tylko worków GS. W workach DS tempo dekompozycji dla tego gatunku było bardzo niskie i stabilne w czasie, zarówno na stanowisku referencyjnym (Turbacz zakres $k=0,0007-0,001$), jak i zdegradowanym (Czerwonka $k=0,0008-0,001$). Uwzględniając dwa rodzaje zastosowanych worków i dwa gatunki liści, nie znaleziono istotnych różnic w tempie dekompozycji k liści między rzekami Turbacz i Czerwonka (Tab. 4).

3.4. Tempo dekompozycji – seria jednokrotna (SJ)

W serii SJ badano różnice tempa dekompozycji w obrębie dziesięciu par stanowisk (test t REF vs. ZDG, Ryc. 7). Najwięcej istotnych różnic tempa dekompozycji znaleziono w liściach olszy w workach GS w parach stanowisk 1, 2, 3, 4 (Ryc. 7). W parach tych tempo dekompozycji było szybsze na stanowiskach referencyjnych, niż zdegradowanych (eksperyment EE). Podobne tendencje zaobserwowano dla liści olszy w siatkach o drobnych okach, jednak istotną różnicę dla współczynnika k znaleziono tylko w pierwszej parze rzek: Gościbia – Cedron. Dekompozycja dębu była kilkakrotnie wyższa na stanowiskach referencyjnych, co było wyraźnie widać w workach o drobnych okach siatki (zakresy dla par 1 i 4: $k_{(REF)} = 0,0013 - 0,0015$, $k_{(ZDG)} = 0,0001 - 0,0004$). Jednak tendencje między dwoma typami stanowisk dla liści dębu w workach GS nie miały jednoznacznego trendu. Dla przykładu, w parze drugiej (rzeki Konina – Olszówka) dekompozycja była wyższa na stanowisku zdegradowanym, a w parze czwartej (Kamianna – Kryniczanka) przeciwnie (Ryc. 7).

W następnym eksperymencie EMR (wpływ monokultur świerka, Ryc. 7), stwierdzono, że różnice tempa dekompozycji między dwoma typami stanowisk były w większości przypadków nieistotne (z wyjątkiem olszy eksponowanej w workach GS). W eksperymencie tym nie znaleziono jednoznacznych tendencji między sparowanymi typami rzek. Istotne różnice współczynnika dekompozycji k (z wyższą dekompozycją na stanowisku zdegradowanym) znaleziono jedynie w parze siódmej (Ustępne – Gorcowy) dla liści olszy (tylko worki GS) oraz dla liści dębu (worki GS i DS, Ryc. 7).

W każdym rodzaju eksperymencie (EE oraz EMR) analizowano wpływ trzech niezależnych czynników (efektów) na tempo dekompozycji liści – a należały do nich: rodzaj stanowiska, rodzaj siatki i gatunek liści oraz interakcje między nimi (3-czynnikowa analiza wariancji). W eksperymencie EE efekt główny każdego z czynników był istotny (Tab. 5). Poza tym, znaleziono istotną różnicę również dla interakcji między rodzajem stanowiska i gatunkiem liści. Natomiast interakcje między wszystkimi trzema czynnikami w eksperymencie EE były nieistotne. W drugim eksperymencie (EMR), podobnie

Tabela 5. Wyniki analizy ANOVA dla współczynnika tempa dekompozycji liści k [stopnio-dni] w eksperymentach EE oraz EMR w serii badawczej SJ. Zestawienie pojedynczych efektów (SS typu III) i ich interakcji; układ czynników: 1 – rodzaj stanowiska, 2 – rodzaj siatki, 3 – gatunek liści. Poziom istotności: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – różnice statystyczne nieistotne

Table 5. Results of ANOVA for breakdown rate k [degree-days] calculated for two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone in series SJ. Presentation of simple effects (SS type III) and their interactions; factors: 1 – type of site, 2 – type of bag net size, 3 - leaf species. Level of significance: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – statistical differences non significant

Czynnik Factor	EE				EMR			
	d.f. eff.	d.f. err.	F	Poziom p Level p	d.f. eff.	d.f. err.	F	Poziom p Level p
1	1	203	10,5	**	1	221	3,2	NS
2	1	203	43,1	***	1	221	57,3	***
3	1	203	28,8	***	1	221	47,1	***
1*2	1	203	0,4	NS	1	221	0,9	NS
1*3	1	203	9,9	**	1	221	4,3	*
2*3	1	203	1,8	NS	1	221	7,3	**
1*2*3	1	203	2,9	NS	1	221	3,2	NS

jak w pierwszym, każdy z głównych czynników z osobna wpływał istotnie na współczynnik dekompozycji k . W przypadku interakcji tych czynników, istotne różnice znaleziono dla rodzaju stanowiska i typu siatki oraz dla interakcji typu siatki i typu liści. Przy uwzględnieniu interakcji wszystkich trzech czynników w eksperymencie EMR, różnice okazały się nieistotne (Tab. 5).

3.5. Ocena stanu zdrowotności funkcjonalnej rzek

W eksperymencie EE wskaźniki oparte na dekompozycji liści olszy wykazały zakłócenia funkcjonowania ekosystemów rzecznych od stopnia umiarkowanego do stopnia silnego we wszystkich rzekach zdegradowanych (z wyjątkiem Cedronu) w siatkach o grubych okach (GS, wskaźnik kz/kr) oraz w takim samym zakresie we wszystkich zdegradowanych rzekach w siatkach o drobnych okach (DS wskaźnik kz) (Tab. 6). Z kolei dla liści dębu wskaźniki te w tym eksperymencie wskazywały na silne zakłócenie funkcjonowania we wszystkich zdegradowanych rzekach. Najlepiej uwidoczniło się to w workach o drobnych okach siatki (DS, współczynnik kz). W przypadku zdegradowanej Kryniczanki, wszystkie zastosowane wskaźniki (w obu rodzajach worków), wykazywały dysfunkcję ekosystemu w umiarkowanym stopniu (biorąc za podstawę dekompozycję liści olszy) i w silnym stopniu (dekompozycja liści dębu).

W eksperymencie EMR, wskaźniki dekompozycji (w workach DS z liśćmi olszy) pozwoliły jednoznacznie ocenić, że ekosystemy pięciu rzek (Czerwonka, Gorcowy,

Lepietnica, Furcówka i Sielski) są zakłócone w stopniu umiarkowanym. Natomiast te same wskaźniki (worki DS), ale dla liści dębu, pozwoliły stwierdzić silne zakłócenia w tych rzekach. Wskaźniki dekompozycji oparte na zastosowanych liściach olszy (worki GS) wykazały w niejednoznaczny sposób stopień zakłóceń rzek przez zmodyfikowaną strefę brzegową. Wskaźnik *kz* (dekompozycja liści dębu, worki DS) pozwolił zaliczyć Czerwonkę, Gorcowy i Lepietnicę do rzek wykazujących silne zakłócenia funkcjonalne, natomiast Furcówka i Sielski, na tej samej podstawie, znalazły




Tabela 6. Ocena stanu zdrowotności zdegradowanych rzek na podstawie wskaźników tempa dekompozycji *k* [doba⁻¹] dwóch gatunków liści w eksperymentach: EE – wpływ podwyższonej żywności oraz EMR – modyfikacja roślinności brzegowej, z użyciem worków różnych typów worków (GS i DS) na podstawie kryteriów i wskaźników Gessnera i Chauveta (2002). Definicje wskaźników dekompozycji podano w Tab. 2

Table 6. Evaluation of the status of functional integrity of degraded rivers based on the breakdown rate *k* [per day] of two leaf species in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone in series SJ, with the use of two bag types (GS and DS) based on criteria and indicators given by Gessner & Chauvet (2002). Definitions of the indicators are given in Table 2

EE								
Gatunek Species Worek Bag	Olsza (Alder)				Dąb (Oak)			
	GS		DS		GS		DS	
Wskaźnik Coefficient	<i>kz:kr</i>	<i>kz</i>	<i>kz:kr</i>	<i>kz</i>	<i>kz:kr</i>	<i>kz</i>	<i>kz:kr</i>	<i>kz</i>
Rzeka Stream								
Cedron	0,96	0,008	0,99	0,005	0,69	0,004	0,67	0,002
Olszówka	0,7	0,013	0,52	0,005	2,29	0,012	0,88	0,003
Przysietnica	0,72	0,012	1,24	0,006	1,67	0,004	1,34	0,002
Krynica	0,33	0,007	0,56	0,006	0,54	0,003	0,45	0,001
Wojkowski	1,46	0,011	1,20	0,005	1,58	0,004	1,19	0,002
EMR								
Czerwonka	1,21	0,013	1,01	0,006	1,25	0,005	0,77	0,002
Gorcowy	1,34	0,014	1,39	0,010	0,99	0,004	1,11	0,003
Lepietnica	0,91	0,009	0,96	0,005	0,43	0,004	0,98	0,003
Furcówka	2,68	0,032	0,70	0,006	0,73	0,007	0,91	0,002
Sielski	0,63	0,020	0,82	0,007	0,95	0,006	0,97	0,002

Stopnie stresu antropogenicznego:

Level of the anthropogenic stress

	Brak wpływu	No impact
	Umiarkowany wpływ	Moderate impact
	Silny wpływ	Strong impact

się w grupie rzek o umiarkowanym stopniu zakłócenia ekosystemu. Na podstawie wszystkich wskaźników dekompozycji, rodzajów siatek i gatunków eksponowanych liści, najsilniej zakłóconym ekosystemem, na skutek oddziaływania świerka, okazała się Furcówka (Tab. 6).

3.6. Skład chemiczny liści

Ogólnie stwierdzono, że zawartość pierwiastków biogennych (N i P) podczas dekompozycji była zawsze wyższa w liściach olszy, niż w liściach dębu (Tab. 7). Stwierdzenie to dotyczy obu rodzajów eksperymentów (EE i EMR), typów rzek (REF i ZDG) oraz rodzajów worków (DS i GS). Liście olszy zawierały zwykle około dwa razy więcej azotu w suchej masie, niż liście dębu (zakresy średnich: olsza 3,39–3,75 % i dąb 1,82–2,14 % N). Zbliżone różnice zawartości azotu między olszą i dębem stwierdzono w obu eksperymentach (EE i EMR) (Tab. 7).

Analizując natomiast zawartości P w suchej masie liści stwierdzono, że różnice międzygatunkowe dla tego pierwiastka były mniejsze, niż w odniesieniu do N (Tab. 7). Udział fosforu w liściach dębu (z wyjątkiem liści eksponowanych w zdegradowanym Cedronie) nie przekraczał wartości 0,08%. W przypadku eksperymentu EMR (rzeka Czerwonka), udział P w obu gatunkach liści uległ zmniejszeniu (poniżej 0,08% suchej masy). Najwyższe wartości P dla obu gatunków znaleziono w zdegradowanej rzece Cedron (średni zakres: 0,09–0,12%).

Tabela 7. Średni procentowy udział azotu i fosforu w liściach eksponowanych na stanowiskach referencyjnych (REF) i zdegradowanych (ZDG), w dwóch rodzajach worków (GS oraz DS) w dwóch gatunkach: olsza (O) i dąb (D) (osiem kombinacji trzech czynników) w dwóch eksperymentach EE i EMR w serii SC (n – liczba prób)

Table 7. Average concentration of nitrogen and of phosphorus in the leaves exposed in reference (REF) and degraded (ZDG) streams, in two bag types (GS and DS), in two leaf species: alder (O) and oak (D) (eight combinations of three factors) in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone in series SC (n – number of samples)

		EE			EMR			
		%N	%P	n	%N	%P	n	
REF	GS	O	3,74	0,0819	17	3,67	0,0866	19
		D	1,91	0,0744	20	1,83	0,0745	17
	DS	O	3,68	0,0838	20	3,94	0,0831	19
		D	1,96	0,0771	18	1,83	0,0793	20
ZDG	GS	O	3,39	0,1215	16	3,51	0,0708	19
		D	2,06	0,1099	16	1,82	0,0705	19
	DS	O	3,75	0,1112	17	3,55	0,0776	18
		D	2,14	0,0913	16	1,82	0,072	20
Średnia Mean		2,84	0,0928	140	2,73	0,0768	151	

Analiza chemiczna suchej masy liści przed ekspozycją w rzekach wykazała średnią zawartość 3,01% N w liściach olszy i prawie o połowę niższą ilość N w liściach dębu (1,64%). Prawie we wszystkich próbach w czasie dekompozycji (Ryc. 8) nastąpił wzrost zawartości azotu w stosunku do jego początkowej zawartości. Wyjątek od tego trendu stanowił dąb, u którego zaobserwowano spadek ilości azotu w czasie sześciu pierwszych tygodni ekspozycji w eksperymencie EMR. Maksima azotu w dwóch typach liści i w różnych workach wystąpiły w podobnym okresie: po 35 dniach (olsza) i po 42 dniach (dąb) trwania eksperymentu EE. Ilość azotu w liściach olszy z Gościbi była wyższa, niż z Cedronu, a istotne statystycznie różnice stwierdzono między tymi rzekami w 7. i 35. dniu w workach GS. Z kolei, w workach DS w obu gatunkach liści, oznaczono przeważnie większe ilości N w próbach ze stanowiska zdegradowanego (eksperyment EE).

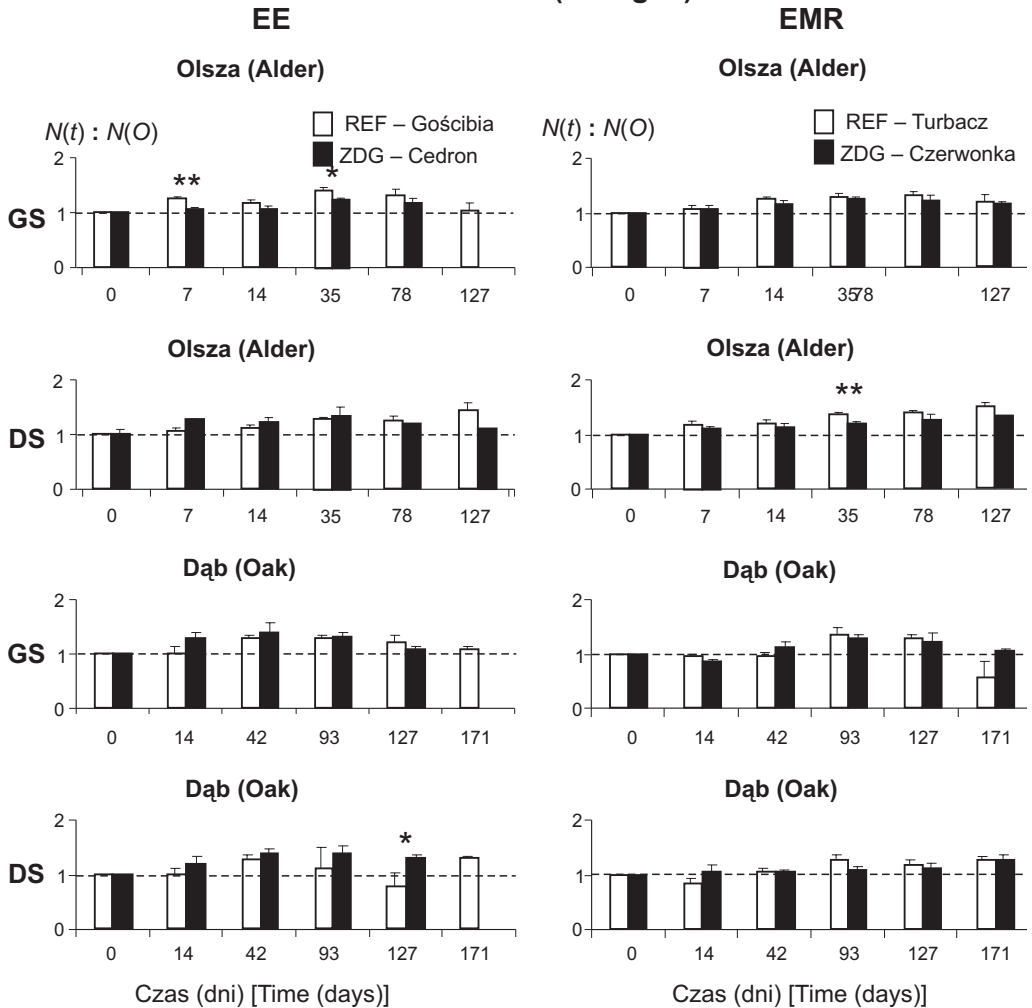
Ilości azotu w liściach z Turbacza i Czerwonki (eksperyment EMR) były ogólnie niższe, niż stwierdzone w materiale z eksperymentu EE (Ryc. 8). Ilość azotu w próbach rzek z eksperymentu EMR rosła stopniowo, osiągając maksima w końcowej fazie ekspozycji, tj. między 78. a 127. dniem w liściach olszy i nieco wcześniej – w dniu 93. – w liściach dębu. Różnice zawartości azotu między parami stanowisk dla większości terminów zbierania prób były statystycznie nieistotne (eksperyment EE i EMR, Ryc. 8).

Analiza chemiczna liści, poprzedzająca ekspozycję prób w rzekach wykazała, że w suchej masie olszy znajdowało się 0,09% fosforu i o 25% więcej tego pierwiastka (0,12%) w liściach dębu. Po zanurzeniu w wodzie, udział fosforu generalnie spadał w większości przypadków w liściach olszy i dębu w obu typach eksperymentów i obu rodzajach worków (Ryc. 9). Wyjątek jednak stanowiły liście olszy eksponowane w zdegradowanej rzece Cedron. W początkowym okresie udział fosforu w tych liściach powoli wzrastał, by później w dniu 35. i 78. osiągnąć maksymalną ilość w workach GS i DS. W tej fazie dekompozycji zawartość fosforu różniła się istotnie w liściach olszy między rzekami Gościbi i Cedron. Z kolei, w liściach dębu (eksperyment EE) nastąpił niewielki wzrost tego pierwiastka w Cedronie, natomiast w Gościbi odnotowano spadek. W trzech terminach, po 42, 93 i 127 dniach ekspozycji różnice w zawartości fosforu w liściach dębu były istotne między Gościbią a Cedronem w workach GS (Ryc. 9). W Turbaczu i Czerwonce (eksperyment EMR) u obu gatunków nastąpił szybki spadek fosforu już w drugim tygodniu dekompozycji. W liściach dębowych, od drugiego tygodnia udział fosforu był bardzo wyrównany, a jego ilości nie różniły się istotnie między rzeką referencyjną a zdegradowaną (EMR).

Wskaźniki stechiometryczne C:N i C:P

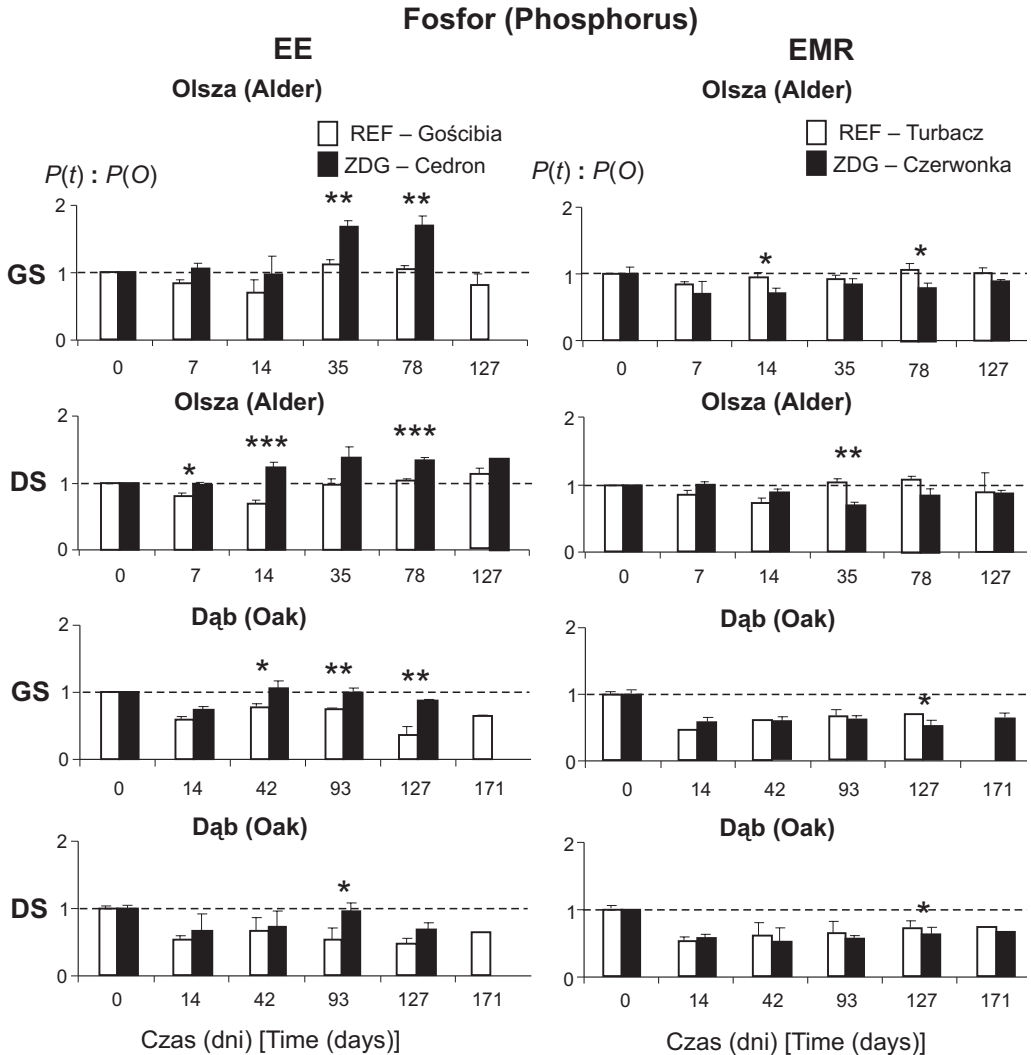
Średni stosunek masy pierwiastków C:N w liściach olszy był bardzo podobny i wahał się nieznacznie w różnych okresach ekspozycji w zakresie od 13 do 14 (Tab. 8). Natomiast w liściach dębu stosunek C:N był wyższy z szerszymi wahaniami (od 22 do 27), niż w liściach olszy. Średni stosunek masy C:P w liściach olszy wahał się w zakresie 379–760, a w liściach dębu zawierał się między 416 a 679. Biorąc pod uwagę zmiany względnego udziału biogenów w czasie dekompozycji, we wszystkich

Azot (Nitrogen)



Ryc. 8. Średnie wartości (n = 4 i SEM) względnego udziału azotu $N(t):N(0)$ – iloraz końcowej i początkowej ilości azotu w liściach olszy i dębu podczas dekompozycji między rzeką referencyjną (REF, jasne słupki) i zdegradowaną (ZDG, ciemne słupki) w dwóch rodzajach worków (GS – grube oka statki, DS – drobne oka siatki) w eksperymentach rzeki z wpływem podwyższonej żywności (EE) i z modyfikacją roślinności w strefie brzegowej (EMR) z serii SC. Iloraz $N(t):N(0) = 1$ w dniu 0. Różnice między stanowiskami (REF vs. ZDG) badano testem t dla prób niezależnych. Poziomy istotności: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$

Fig. 8. Mean (n = 4 with SEM) nitrogen ratio $N(t):N(0)$ – final/initial nitrogen concentrations (as a % of dry mass) in two leaf species during the breakdown process between reference site (REF, light bars) and degraded one (dark bars), in two bag types (GS – coarse and DS fine net sizes) in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for series SC. $N(t):N(0)$ ratio = 1 for day 0. Differences between paired sites were tested with t-test for independent samples. Levels of significance: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$



Ryc. 9. Średnie wartości ($n = 4$ i SEM) względnego udziału fosforu $P(t):P(0)$ – iloraz końcowej i początkowej ilości fosforu w liściach olszy i dębu podczas dekompozycji między rzeką referencyjną (REF, jasne słupki) i zdegradowaną (ZDG, ciemne słupki) w dwóch rodzajach worków (GS – grube oka statki, DS – drobne oka siatki) w eksperymentach rzeki z wpływem podwyższonej żyzności (EE) i z modyfikacją roślinności w strefie brzegowej (EMR) z serii SC. Iloraz $P(t):P(0) = 1$ w dniu 0. Różnice między stanowiskami (REF vs. ZDG) badano testem t dla prób niezależnych. Poziomy istotności: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$

Fig. 9. Mean ($n = 4$ with SEM) phosphorus ratio $P(t):P(0)$ – final/initial phosphorus concentrations (as a % of dry mass) in two leaf species during the breakdown process between reference site (REF, light bars) and degraded one (dark bars), in two bag types (GS – coarse and DS fine net sizes) in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for series SC. $P(t):P(0) = 1$ for day 0. Differences between paired sites were tested with t-test for independent samples. Levels of significance: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$

Tabela 8. Stosunek mas C:N i C:P (średnia z pięciu terminów i z czterech prób w każdym z nich, SEM – błąd standardowy średniej) w liściach dwóch gatunków (seria czasowa SC) z dwóch typów worków (GS i DS), eksponowanych na stanowiskach referencyjnych (REF) i zdegradowanych (ZDG) w czterech rzekach w dwóch eksperymentach: EE – wpływ podwyższonej żywności wody i EMR – modyfikacja strefy roślinności brzegowej

Table 8. C:N and C:P mass rates (values are averages from five sampling occasions and four replicates from each date, SEM – standard error of mean) in two leaf species (series SC) from two bag types (GS and DS), exposed in reference (REF) and degraded (ZDG) streams, in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone

		EE												EMR					
		Olsza (Alder)												ZDG Czerwonka					
Worki/Bags	Dni/Days	REF Gościbia				ZDG Cedron				REF Turbacz				ZDG Czerwonka					
		C:N	SEM	C:P	SEM	C:N	SEM	C:P	SEM	C:N	SEM	C:P	SEM	C:N	SEM	C:P	SEM		
GS	7	14	0,24	688	45	0,46	533	47	16	1,06	667	30	16	0,87	895	200			
	14	14	0,73	1466	849	14	0,80	414	58	14	0,28	602	57	15	0,66	807	66		
	35	12	0,61	505	35	0,51	297	14	13	0,34	609	44	13	0,40	648	20			
	78	12	0,49	493	32	0,32	272	44	13	0,30	530	43	14	1,22	711	56			
Średnia/Mean		13	1,46	649	760	13	0,86	379	20	14	1,93	541	38	13	0,46	562	14		
		13	0,81	717	48	0,86	578	20	14	0,68	670	45	16	0,77	571	25			
DS	7	16	0,81	717	48	0,86	578	20	14	0,68	670	45	16	0,77	571	25			
	14	15	0,63	787	52	0,28	398	28	15	0,84	806	68	15	1,12	622	45			
	35	13	0,52	581	53	0,47	411	55	12	0,33	554	34	14	0,40	806	99			
	78	13	0,68	500	9	0,19	335	39	12	0,47	511	19	12	0,90	638	96			
Średnia/Mean		14	0,47	487	17	0,47	374	11	11	0,21	855	12	12	0,04	619	27			
		14	614	614	13	419	419	13	679	679	14	651	651						
		Dąb (Oak)																	
GS	14	31	4,58	690	59	2,48	547	44	31	1,04	885	70	34	1,60	703	47			
	42	22	1,13	510	35	2,01	353	42	32	3,20	654	17	26	1,74	661	38			
	93	23	0,89	545	23	1,55	379	32	24	2,10	605	21	24	0,88	661	34			
	127	22	1,34	526	9	0,88	386	41	23	0,91	584	46	25	3,17	766	43			
Średnia/Mean		24	1,73	526	9	2,19	584	26	26	2,19	584	26	26	0,75	602	65			
		24	568	568	22	416	416	27	663	663	27	679	679						
DS	14	30	3,05	751	67	2,95	600	37	36	2,80	757	52	29	3,35	684	65			
	42	23	1,34	582	49	0,97	428	53	28	0,80	643	25	28	0,80	779	65			
	93	20	1,63	545	31	1,37	418	25	24	1,44	625	44	27	0,87	707	16			
	127	27	2,37	587	46	0,89	553	72	26	2,41	551	14	26	1,78	604	26			
Średnia/Mean		24	0,62	627	118	0,69	531	17	23	0,69	531	17	22	0,82	569	26			
		24	618	618	22	500	500	27	622	622	27	669	669						

badanych rzekach (Gościbia, Cedron, Turbacz i Czerwonka) odnotowano stopniowy spadek wartości stosunku masy C:N oraz C:P w ciągu 127 dni w liściach olszy i w ciągu 171 dni w liściach dębu (Tab. 8).

3.7. Grzyby wodne *Hyphomycetes* w liściach

3.7.1. Struktura taksonomiczna

Na podstawie analizy mikroskopowej konidiów grzybów, zidentyfikowano łącznie 27 taksonów (Tab. 9). W całym okresie badań, najwyższe bogactwo gatunkowe znaleziono w liściach olszy w rzece Gościbia (eksperyment EE) oraz w liściach dębu w Turbaczu i Czerwonce (po 22 gatunki w każdej z wymienionych rzek). Najniższa liczba gatunków (14) występowała w Cedronie na liściach olszy, natomiast w pozostałych rzekach i na obu typach liści liczba ta wahała się od 18 do 22 gatunków. Gatunkiem dominującym była *Flagellospora curvula* Ingold na obu typach liści we wszystkich badanych rzekach (16,5–57,6%). Na liściach dębu rozwijały się licznie *Clavariopsis aquaticus* Ingold i *Anguillospora mediocercis* Gönczöl & Marvanova. Natomiast, na liściach olszy gatunki wymienione wyżej występowały mniej licznie. Innym często występującym gatunkiem na obu typach liści był *Alatospora acuminata* Ingold, z wyjątkiem zdegradowanej rzeki Cedron (0,8%). Z kolei gatunkiem, który głównie preferował zanieczyszczoną rzekę Cedron był *Tetrachaetum elegans* Ingold na liściach olszy (6,9%). Najwyższą różnorodność (średnia ze wszystkich terminów, Tab. 9) dla olszy znaleziono w rzece Gościbia ($H'=2,63$), a dla dębu w rzece Czerwonka ($H'=3,05$).

3.7.2. Różnorodność grzybów

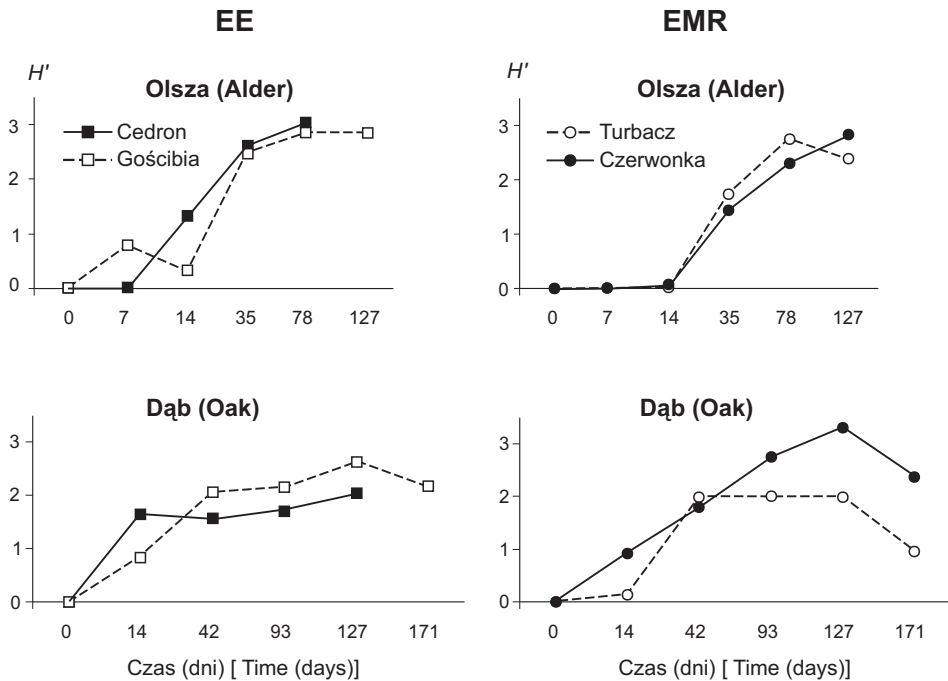
Wskaźnik różnorodności gatunkowej grzybów wodnych (H'), rozwijających się na liściach zanurzonych w wodzie był zróżnicowany podczas badania dekompozycji, a przebieg jego zmienności był odmienny dla analizowanych gatunków liści (Ryc. 10). Zespół grzybów *Hyphomycetes* osiągnął stosunkowo wcześniej maksimum różnorodności na liściach olszy (po 78 dniach), z wyjątkiem rzeki Czerwonki. W Turbaczu i Czerwonce (eksperyment EMR) różnorodność grzybów na liściach olszy była bardzo niska w czasie dwóch pierwszych tygodni (H' zakres 0,02–0,07), po czym zaczęła dynamicznie rosnąć, by pod koniec eksperymentu osiągnąć podobne wartości H' , jak w rzekach Gościbia i Cedron (H' 2,36–2,81, eksperyment EE). W Turbaczu na liściach dębu grzyby rozwijały się wolniej, a wskaźnik ich różnorodności był po trzynastu tygodniach niższy ($H'=2,07$), niż H' w tym samym czasie w Czerwonce ($H'=2,76$) (Ryc. 10).

Na liściach olszy nie znaleziono wyraźnego wpływu: 1. podwyższonej żywności wody (rzeka Cedron) i 2. wpływu monokultury świerka pospolitego (Czerwonka) na różnorodność grzybów. Natomiast, na liściach dębu po 6 tygodniach zauważono spadek różnorodności H' na stanowisku zdegradowanym (Cedron) i spadek wartości tego parametru na stanowisku referencyjnym (Turbacz) względem rzeki zdegradowanej w wyniku upraw świerka (Ryc. 10).

Tabela 9. Względna liczebność [%] gatunków grzybów *Hyphomycetes* rosnących na liściach olszy i dębu z worków GS eksponowanych w czterech rzekach na dwóch typach stanowisk (REF i ZDG). Średnie wartości z pięciu terminów serii SC z dwóch eksperymentów: EE – wpływ żywności wody oraz EMR – wpływ modyfikacji roślinności brzegowej. Znak „+” oznacza udział gatunku poniżej 0,1%
 Table 9. Relative contribution [%] of *Hyphomycetes* fungi growing on the alder and oak leaves from GS bags exposed in four rivers, in reference (REF) and degraded (ZDG) sites. Average values from five sampling occasions of SC series in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone. Sign “+” denotes species contribution below 0,1 %

Gatunek/Rzeka	Olsza/Alder				Dąb/Oak			
	REF (EE)		ZDG (EMR)		REF (EE)		ZDG (EMR)	
	Góscibia	Cedron	Turbacz	Czerwotka	Góscibia	Cedron	Turbacz	Czerwotka
1. <i>Alatospora acuminata</i> Ingold	12,3	2,6	18,3	16,4	9,0	0,8	21,4	18,5
2. <i>Alatospora flagellata</i> (J. Gönczöl) Marvanová	0,2		1,4	0,7			0,3	0,7
3. <i>Alatospora pulchella</i> Marvanová				4,8				
4. <i>Anguillospora longissima</i> (Sacc. & P. Syd.) Ingold	2,5		0,1		4,3	1,7	0,3	0,7
5. <i>Anguillospora medioeris</i> J. Gönczöl & Marvanová	12,8	13,0	0,3		30,4	32,3		
6. <i>Articulospora tetracladia</i> Ingold	0,1		0,4	1,1		0,1	0,4	4,9
7. <i>Clavariopsis aquatica</i> De Wild.	5,0	9,8	13,6	0,5	21,8	30,3	37,0	9,6
8. <i>Clavatospora longibrachiata</i> (Ingold) Marvanová & Sv. Nilsson	0,1	5,9	+	0,4	0,1	1,5	0,1	0,9
9. <i>Crucella subtilis</i> Marvanová & Suberkr.							0,2	+
10. <i>Flagellospora curvula</i> Ingold	48,9	48,4	45,9	57,6	21,2	16,5	26,7	36,6
11. <i>Filosporella annelidica</i> (Shearer & J.L. Crane) J.L. Crane & Shearer	1,1	2,0	0,2	2,7	0,7	1,8	0,3	9,0
12. <i>Filosporella versimorpha</i> Marvanová et al.	1,0		7,5	0,8	0,2	0,1	5,5	2,3
13. <i>Heliscella stellata</i> (Ingold & V.J. Cox) Marvanová	0,8	0,1	0,3	2,6	0,8	+	0,4	0,1
14. <i>Heliscus lugdunensis</i> Sacc. & Thery	+		0,1					0,2
15. <i>Lemonniera aquatica</i> De Wild.	1,1	0,6	0,3	7,8	1,3	1,1	+	2,3
16. <i>Lemonniera terrestris</i> Tubaki	1,7	0,5	0,1	0,5	1,2	0,7	0,1	1,1
17. <i>Pleuropedium</i> sp.								0,1

18. <i>Stenocladia neglecta</i> (Marvanová & Descals) Marvanová & Descals	6,2	0,2	7,2	0,3	4,2	3,8	1,1
19. <i>Tetrachaetium elegans</i> Ingold	+	6,9		0,9		3,9	1,5
20. <i>Tetracladium marchalianum</i> De Wild.	2,9	9,3	0,5	0,4	3,0	7,4	0,2
21. <i>Tricellula cf. aurantiaca</i> (Haskins) Arx	+	+	+	+	+	+	+
22. <i>Tricladium angulatum</i> Ingold	0,1	+			+	+	0,1
23. <i>Tricladium cf. gracile</i> Ingold						+	+
24. <i>Trinacrium</i> sp.						+	+
25. <i>Tripopermium</i> spp.	0,6		+	+	0,1	+	5,0
26. <i>Tumularia aquatica</i> (Ingold) Marvanová & Descals	+		+	0,2	0,2	0,3	1,0
27. <i>Tumularia tuberculata</i> (J. Gónczöl) Descals & Marvanová	1,7		0,1	0,9	0,3	+	2,6
Liczba taksonów (S)	22	14	20	19	18	20	22
Wsp. różnorodności	2,63	2,47	2,38	2,24	2,76	2,57	3,05
Diversity coef. Shannon (H')							
Wsp. równomierności	0,59	0,65	0,55	0,53	0,66	0,59	0,69
Evenness coef. (H'/ln(S))							



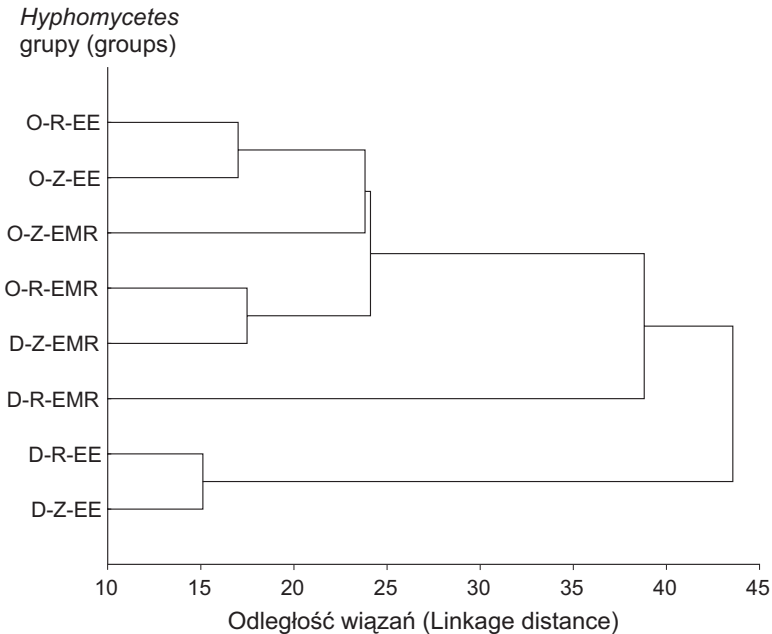
Ryc. 10. Średni współczynnik różnorodności gatunkowej (H' , $n=4$) grzybów *Hyphomycetes* na dwóch gatunkach liści między dwoma typami stanowisk – naturalnym (REF) i zdegradowanym (ZDG) w eksperymencie: EE – wpływ podwyższonej żywności wody (rzeki Gościbia i Cedron) oraz EMR – wpływ modyfikacji roślinności brzegowej (Turbacz i Czerwonka)

Fig. 10. Mean species diversity (H' , $n=4$) of *Hyphomycetes* fungi during the breakdown process of two leaf species, in two bag types (GS – coarse and DS fine net sizes) between two types of sites: REF – reference and degraded sites (ZDG) in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration (rivers Gościbia and Cedron), EMR – effect of modification of riparian zone for series SC (Turbacz and Czerwonka)

3.7.3. Hierarchiczna analiza skupień

Biorąc pod uwagę dane ilościowe konidiów grzybów *Hyphomycetes*, dokonano analizy powiązań gatunków między typami badanych stanowisk (REF i ZDG) i gatunkami analizowanych liści (olsza i dąb, Ryc. 11). Analiza skupień najwyraźniej wyodrębniła grupę występującą na liściach dębu w dwóch rzekach: Gościbi i Cedronie (eksperyment EE). O grupie tej zadecydowała obecność kilku gatunków (np. *Anguillospora longissima* (Sacc. & P. Syd.) Ingold, *A. mediocris* J. Gönczöl & Marvanová, *Tetracladium marchalianum* De Wild.) oraz brak lub niewielka liczba niektórych innych gatunków (*Alatospora flagellata* (J. Gönczöl) Marvanová, *A. pulchella* Marvanová, *Articulospora tetracladia* Ingold), które ilościowo preferowały w tym czasie liście olszy (Tab. 9).

O wyodrębnieniu wąskiej grupy charakterystycznej dla olszy w eksperymencie EE zadecydowała dominacja gatunków *Flagellospora curvula* Ingold i *Tetracladium marchalianum* De Wild. w rzekach Gościbi i Cedronie. Gatunki występujące na liściach



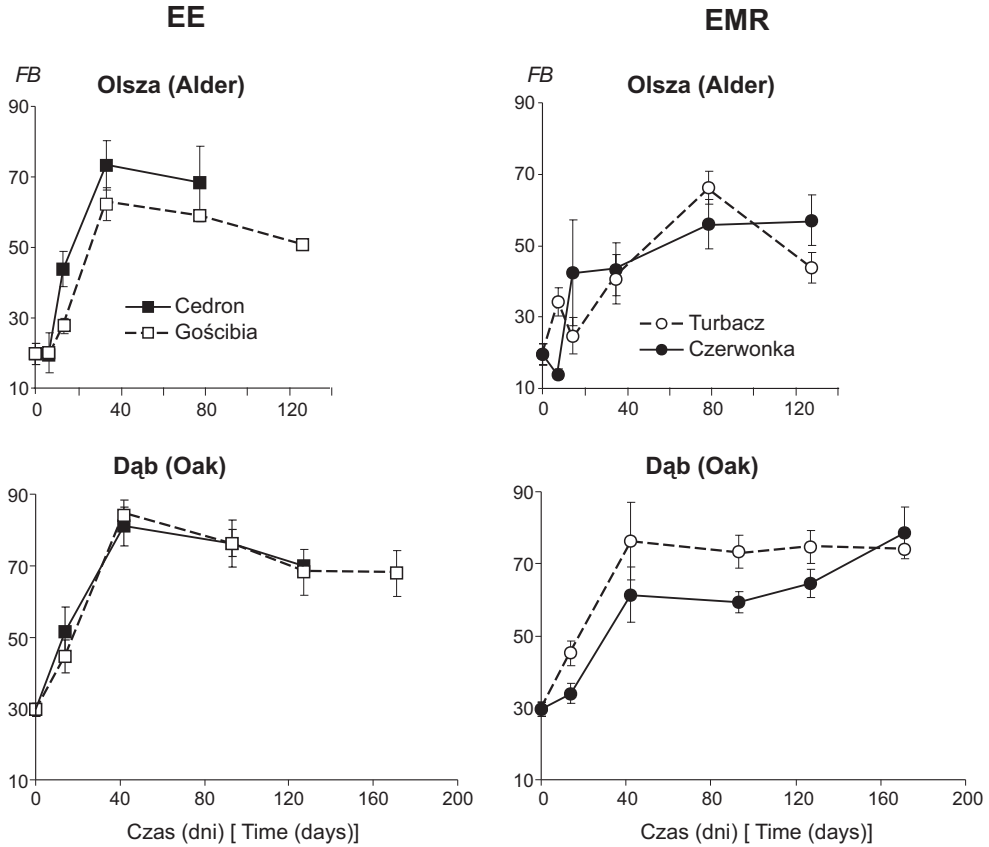
Ryc. 11. Dendrogram powiązań grup grzybów *Hyphomycetes* (liczba prób n=20; 17 gatunków) występujących na liściach olszy i dębu w czterech rzekach serii SC. Na osi Y podano kody stanowisk: gatunek: O – olsza, D – dąb, typ rzeki: R – referencyjna i Z – zdegradowana, rodzaj eksperymentu: EE – wpływ podwyższonej żyzności wody i EMR – wpływ modyfikacji roślinności brzegowej

Fig. 11. Hierarchical cluster analysis for *Hyphomycetes* fungi taxa (samples n = 20, 17 taxa) identified in the alder and oak leaves from 4 rivers used in series SC. On the Y axis site codes are given; species O (Alder), D (oak), type of site: R – reference Z – degraded. EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone

w eksperymencie EMR tworzyły mniej wyraźne i słabiej powiązane grupy z udziałem rzadkich taksonów występujących wyłącznie na liściach dębu, jak *Tricladium* cf. *gracile* Ingold, *Trinacrium* sp. lub gatunku związanego wyłącznie z liśćmi olszy – *Alatospora pulchella* Marvanová. Można ogólnie stwierdzić, że wzajemne położenie grup i ich powiązania wskazują, że bardziej podobne zespoły grzybów występowały na tym samym typie (gatunku) rośliny. Natomiast różnice między różnymi typami stanowisk (REF lub ZDG) miały mniejszy wpływ na zróżnicowanie składu gatunkowego zespołów *Hyphomycetes*.

3.7.4. Biomasa grzybów

Początkowa biomasa grzybów, w materiale zebranym na łądzie, wynosiła w liściach olszy 19,5 mg/g AFDM i 29,6 mg/g AFDM w liściach dębu. W okresie 35 dni ekspozycji w rzekach biomasa grzybów gwałtownie wzrosła ponad trzykrotnie – do wartości maksymalnej 73 mg/g AFDM w liściach olszy (rzeka Cedron) i w podobnym stopniu w liściach dębu do 84 mg/g AFDM (rzeka Gościbia, Ryc. 12). Zmiany biomasy grzy-

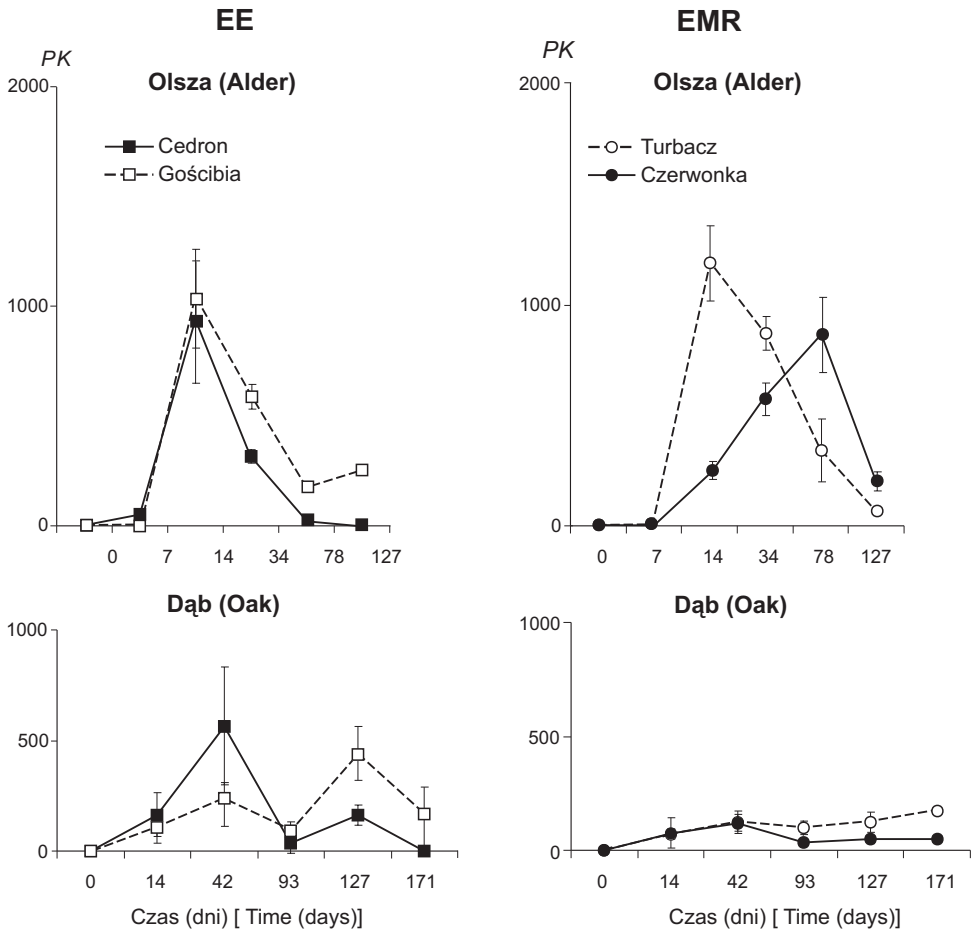


Ryc. 12. Średnia biomasa grzybów *FB* [mg/g AFDM] ($n = 4$, błąd SEM) na stanowisku referencyjnym (REF) i zdegradowanym (ZDG) na dwóch gatunkach liści w eksperymencie: EE – wpływem podwyższonej żyzności wody oraz EMR – modyfikacja roślinności brzegowej

Fig. 12. Mean fungi biomass *FB* [mg/g AFDM] ($n = 4$ with SEM) at two sites: reference (REF) and degraded one (ZDG) for two leaf species (alder and oak) in two experiments: effect of elevated nutrient concentration (EE), and effect of modification of riparian zone (EMR)

bów w liściach obu gatunków między parami rzek Gościbia i Cedron (eksperyment EE) przebiegały prawie równolegle (biomasa wyższa w Cedronie), a różnice biomasy grzybów między stanowiskami były nieistotne (ANOVA, interakcja czynników: stanowisko \times czas, $P < 0,05$).

Nieco inaczej kształtowały się zmiany biomasy grzybów w eksperymencie EMR (Ryc. 12). W liściach olszy w Turbaczu biomasa grzybów utrzymywała się przez pierwsze tygodnie poniżej 50 mg/g AFDM i dopiero po 78 dniach osiągnęła maksymalną wartość – 66 mg/g AFDM. Z kolei w liściach dębu w Turbaczu maksimum to wystąpiło wcześniej (już po sześciu tygodniach) i osiągnęło wartość powyżej 70 mg/g AFDM. O ile dla liści olszy nie znaleziono istotnych różnic w biomacie grzybów między Turbaczem i Czerwonką, to w przypadku liści dębowych różnica ta była istotna (ANOVA, $F_{(1,35)} = 4,2$, $P < 0,05$).



Ryc. 13. Średnia dobowa produkcja konidiów grzybów *Hyphomycetes* (PK) [n/mg AFDM/24h] (n=4 i SEM) na dwóch gatunkach liści, na dwóch typach stanowisk (REF – referencyjne, jasne punkty i ZDG – zdegradowane, ciemne punkty) w eksperymencie nad wpływem żywności wody (EE) i modyfikacji roślinności strefy brzegowej (EMR) z serii SC. Dla każdego gatunku przyjęto inną skalę PK na osi Y

Fig. 13. Mean diel conidia production by *Hyphomycetes* fungi PK [n/mg AFDM/24h] (n=4 with SEM) induced on two leaf species (alder and oak) between two site types REF – reference (white points) and ZDG degraded sites (dark points) in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for series SC. Note – for each species a different PK scale was used on the Y axis

3.7.5. Tempo produkcji konidiów

Tempo produkcji konidiów (PK) w pierwszym tygodniu eksperymentu (EE) na liściach olszy przebiegało bardzo wolno (PK<55 konidiów/mg AFDM/dobę), a następnie w drugim tygodniu osiągnęło wartości maksymalne na obu stanowiskach: Gościbia – 1044 oraz Cedron 936 konidiów/mg AFDM/dobę, Ryc. 13). W przypadku pary stanowisk z ekspery-

mentu EMR, maksima produkcji konidiów w liściach olszy osiągnęły podobne wartości (Turbacz $PK=1184$ i Czerwonka $PK=860$ konidiów/mg AFDM/dobę). Jednak maksima PK były przesunięte w czasie: w Turbaczu wystąpiły po dwóch tygodniach, a w Czerwonce znacznie później, aż po jedenastu tygodniach trwania eksperymentu (Ryc. 13).

Liście dębu wykazywały ogólnie ok. dwa razy wolniejsze tempo produkcji konidiów, niż PK zaobserwowane w liściach olszy. Oprócz tego, pierwsze maksima produkcji konidiów na liściach dębu wystąpiły dopiero po 6 tygodniach ($PK=565$ w Cedronie i 237 w Gościbiu). Charakterystyczne dla eksperymentu EMR było to, że średnia wartość PK nigdy nie przekraczała poziomu 200 konidiów/mg AFDM/dobę, zarówno w Turbaczu, jak i w Czerwonce (Ryc. 13). Między rzekami Turbacz i Czerwonka znaleziono istotne różnice w tempie produkcji konidiów, ale tylko w liściach dębu (ANOVA, $F_{(1,71)}=15$, $P<0,001$).

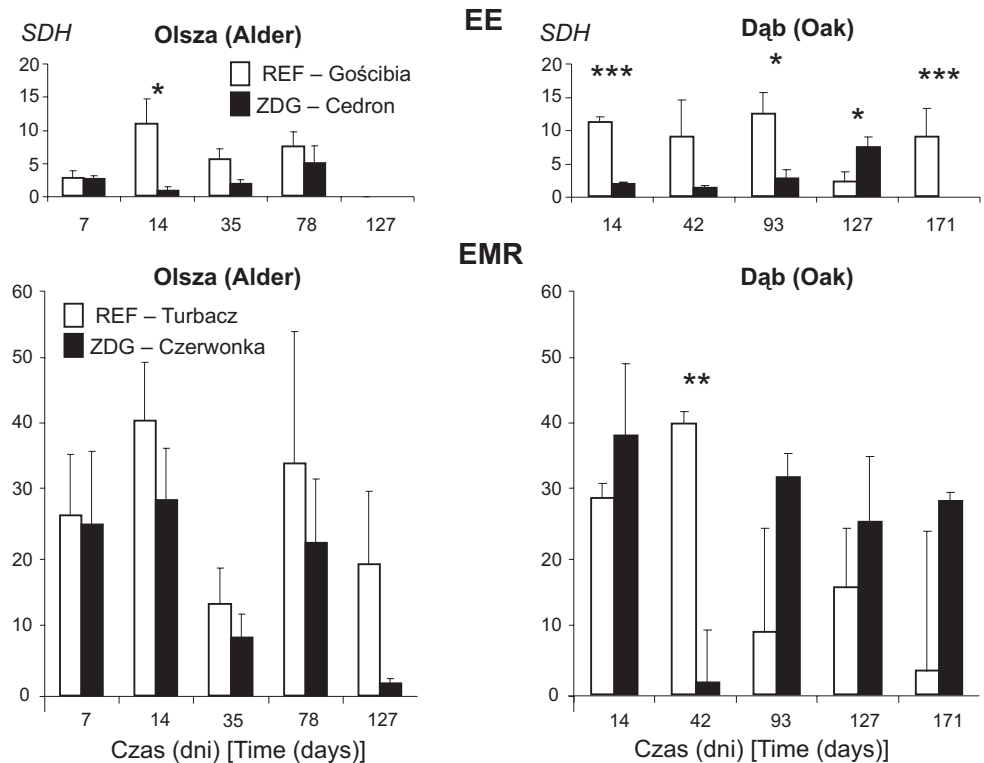
3.8. Struktura rozdrabniaczy bezkręgowych

3.8.1. Badania – metodą serii czasowej (SC)

Średni poziom zagęszczenia rozdrabniaczy bezkręgowych (SHD) zmieniał się w czasie kilku miesięcy badań, ale na ogół w eksperymencie EE (rzeki Gościbia i Cedron), podczas dekompozycji obu gatunków liści, nie przekraczał 15 osobników na próbę (Ryc. 14). Natomiast wartości zagęszczenia w eksperymencie EMR (rzeki Turbacz i Czerwonka) były w przybliżeniu dwa razy wyższe i najczęściej wahały się pomiędzy 20–40 osobników na próbę liści. Zagęszczenia tych zwierząt były na ogół wyższe (tylko eksperyment EE) w próbach umieszczonych na stanowisku referencyjnym (Gościbia), niż na stanowisku zdegradowanym w Cedronie. W ciągu pierwszych dwóch tygodni eksperymentów obserwowano wzrost zagęszczenia rozdrabniaczy na liściach olszy. W analizowanych pięciu terminach (rzeki REF vs. ZDG) zagęszczenia różniły się istotnie (test t, Ryc. 14) między dwoma typami stanowisk, zwłaszcza w przypadku liści dębu (eksperyment EE). Biorąc pod uwagę cały okres badań (pięć terminów) w danych eksperymentach (EE lub EMR) i dwa gatunki liści (olsza lub dąb) okazało się, że zagęszczenie rozdrabniaczy różniło się istotnie między stanowiskami (jednoczynnikowa ANOVA – efekt główny – typ stanowiska: $F_{(1,19)}=4,91$, $P<0,04$ dla olszy, oraz $F_{(1,23)}=19,4$, $P<0,000$ dla dębu) w eksperymencie EE. Uwzględniając interakcje między czynnikami (stanowisko \times czas) w zagęszczeniu bezkręgowców w próbach (zmienna zależna) okazało się, że różnice w zagęszczeniu były nieistotne dla obu eksperymentów (EE i EMR).

3.8.2. Badania – metodą serii jednokrotnej (SJ)

Do identyfikacji bezkręgowców zasiedlających worki GS przebrano, policzono i oznaczono materiał pochodzący w sumie z 240 prób (6 powtórzeń \times 20 rzek \times 2 gatunki eksponowanych liści). Wszystkie oznaczone bezkręgowce pełniące rolę rozdrabniaczy (w przypadku owadów stadia larwalne) należały do czterech grup taksonomicznych: widelnice (*Plecoptera*), chruściki (*Trichoptera*), obunogi (*Amphipoda*) i muchówki (*Diptera*). Rozdrabniacze CPOM z rzędu *Plecoptera* reprezentowane były



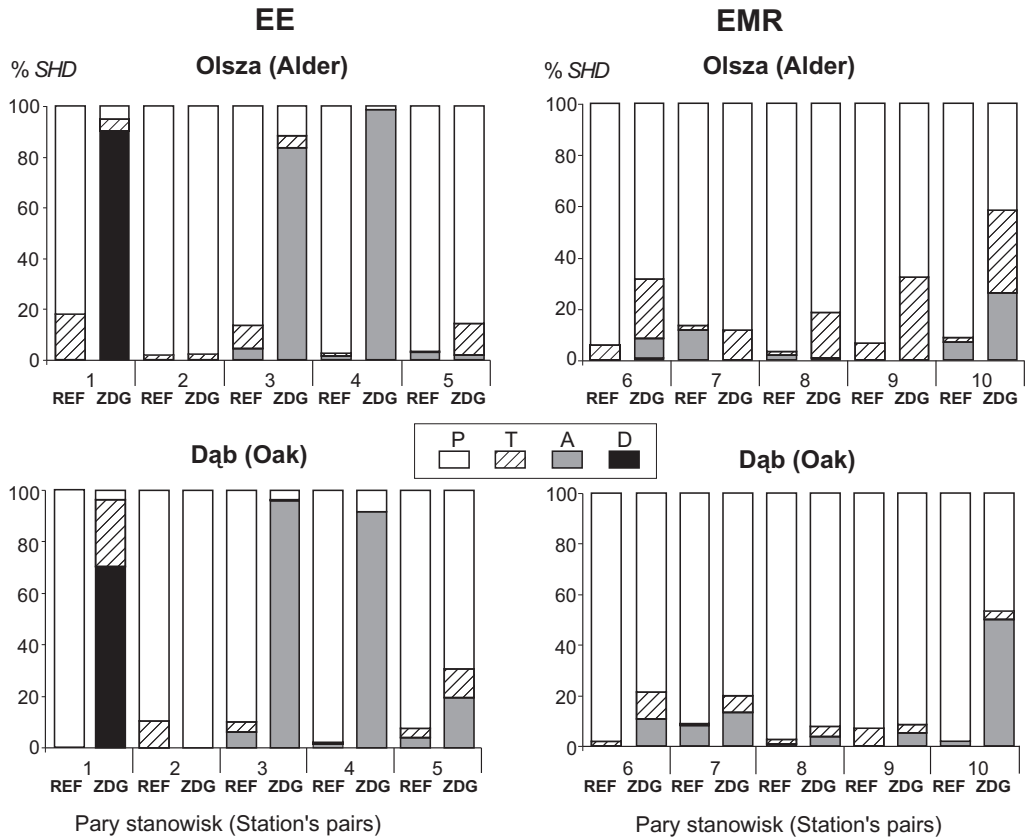
Ryc. 14. Średnia liczebność rozdrabniaczy *SHD* [n/worek] ($n=4$ i SEM) na stanowiskach: referencyjnym (REF) i zdegradowanym (ZDG) dla dwóch gatunków liści, w rzekach z podwyższoną żyznością wody (EE) i w rzekach ze zmodyfikowaną roślinnością brzegową (EMR) dla serii prób SC. Różnice *SHD* między typami stanowisk porównywano testem *t* dla prób niezależnych. Poziomy istotności: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

Fig. 14. Mean shredders abundance *SHD* [n/bag] ($n=4$ with SEM) in two site types: reference (REF) and degraded one (ZDG) for two leaf species, in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for series SC. Differences between sites were tested by *t*-test for independent samples. Levels of significance: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

przez pięć najczęściej spotykanych rodzajów: *Capnia*, *Leuctra*, *Nemoura*, *Amphinemura* i *Protonemura*. Wśród przedstawicieli chrzączków–rozdrabniaczy zidentyfikowano pięć rodzajów: *Atripsodes*, *Chaetopteryx*, *Potamophylax*, *Micrasema*, *Halesus* i rodzinę *Limnephilidae*. Do pozostałych dwóch grup rozdrabniaczy należały gatunki z rodzaju *Gammarus* (kielże) i muchówka *Tipula* sp. (koziulka, *Tipulidae*, *Diptera*).

Eksperyment EE

Porównanie udziału poszczególnych grup rozdrabniaczy bezkręgowych w eksperymencie EE wykazało, że przedstawiciele rzędu *Plecoptera* dominowali na wszystkich stanowiskach referencyjnych (Ryc. 15). Udział tej grupy był wysoki na tego typu stano-



Ryc. 15. Struktura rozdrabniaczy bezkręgowych (wartości średnie SHD, n = 6 dla każdego stanowiska) dla głównych grup taksonomicznych: P – Plecoptera, T – Trichoptera, A – Amphipoda, D – Diptera, na stanowiskach: referencyjnym (REF) i zdegradowanym (ZDG), dla dwóch gatunków liści (seria SJ: olsza 78. dzień, dąb 127. dzień ekspozycji), w rzekach o podwyższonej żyzności (EE) i rzekach ze zmodyfikowaną roślinnością brzegową (EMR)

Fig. 15. Structure of invertebrate shredders (mean values of SHD contribution, n = 6 for each site) for the main taxa of invertebrates: P – Plecoptera, T – Trichoptera, A – Amphipoda, D – Diptera, between two site types: REF – reference and ZDG – degraded sites during breakdown of two leaf species (samples from SJ series: alder day 78th, oak day 127th) in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone

wiskach (REF i ZDG) oraz w obu gatunkach liści, osiągając wartości od 86% w rzece Rozтока Wielka (w trzeciej parze rzek) do 100% w Gościbi (w pierwszej parze rzek). Warto natomiast zauważyć, że na stanowiskach zdegradowanych (z wyjątkiem Cedronu) przeważały ilościowo kielże (>80%). Stanowiły one od 84% całości grupy rozdrabniaczy w Przysietnicy do 99% w Krynicy. Zjawisko to dotyczyło zarówno liści olszy, jak i liści dębu. Jeden wyjątek pod tym względem znaleziono w zdegradowanym

Cedronie (pierwsza para rzek), w którym muchówki (*Tipula* sp.) zastąpiły liczebnie pozostałe bezkręgowce z omawianej grupy rozdrabniaczy. Zdegradowana rzeka Cedron wyróżniała się spośród innych rzek wysokim udziałem larw *Diptera* na liściach olszy (do 90% rozdrabniaczy) i nieco mniejszym na liściach dębu (80%, Ryc. 15).

Eksperyment EMR

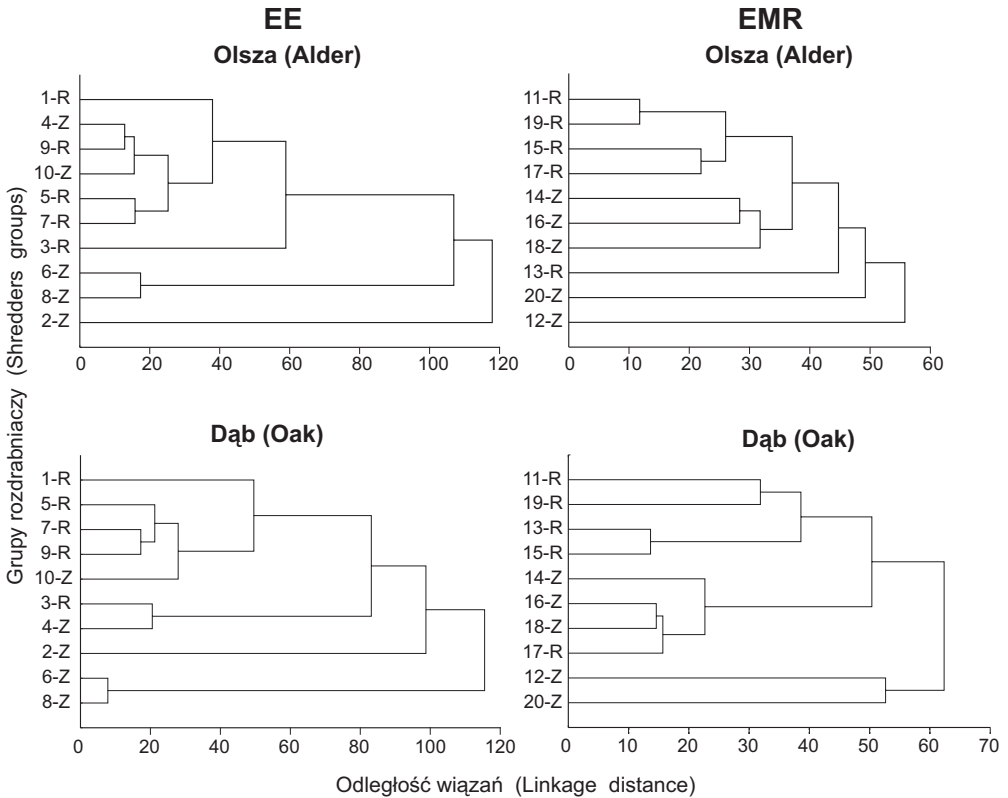
Ogólnie można stwierdzić, że średni udział widelnic (*Plecoptera*) był znacznie wyższy w rzekach eksperymentu EMR (81% – olsza, 87% – dąb), niż w eksperymencie EE (Ryc. 15). Porównanie dwóch rodzajów stanowisk (REF i ZDG) pozwala zauważyć w eksperymencie EMR (podobnie jak w eksperymencie EE), wyższy udział widelnic – rozdrabniaczy na stanowiskach referencyjnych (z wyjątkiem siódmej pary, rzeki Ustępne i Gorcowy). Największe różnice między parami rzek, pod względem udziału widelnic, znaleziono w dziesiątej parze między Roztoką Małą i Sielskim na liściach olszy (odpowiednio 91% i 42%) oraz w tej samej parze rzek na liściach dębu (odpowiednio 98% i 47%). Rozpatrując pozostałe grupy rozdrabniaczy stwierdzono, że larwy z rzędu *Trichoptera* liczniej występowały na liściach olszy (np. Czerwonka 26%, Furcówka i Sielski po 32%), niż na liściach dębu. Z kolei liście dębu liczniej były zasiedlane przez *Gammaridae* (np. Gorcowy 13%, Sielski 50%). Przedstawiciele rozdrabniaczy z rzędu *Diptera* byli zwykle nieobecni na rozkładających się liściach w eksperymencie EMR (z wyjątkiem liści olszy z Czerwonki).

3.8.3. Analiza międzygrupowych powiązań rozdrabniaczy

W oparciu o uzyskane dane średniego zagęszczenia bezkręgowców w workach GS, podczas dekompozycji liści (Seria SJ), przeanalizowano skład taksonomiczny i powiązania zespołów bezkręgowców w obrębie każdego eksperymentu (po 10 rzek dla EE i EMR) i odrębnie dla każdego gatunku liści.

W eksperymencie EE, za pomocą analizy wiązań (WPGMA) wyodrębniono dla liści olszy wyraźne zespoły zwierząt w trzech silnie zdegradowanych rzekach, jak: Cedron, Przysietnica i Kryniczanka (Ryc. 16). W zespołach tych do częstych taksonów bezkręgowych rozdrabniaczy należały *Tipulidae* lub *Potamanthidae* i *Gammaridae*. Na przeciwnym miejscu analiza wydzieliła mniej jednorodną grupę stanowisk składającą się z rzek referencyjnych, jak: Gościbia, Roztoka Wielka, Kamianna, Stupne, Konina wraz z dwiema rzekami bardziej zdegradowanymi – Olszówka i Wojkowski. W przypadku liści dębu analiza ta podobnie powiązała ze sobą te same rzeki (Cedron, Przysietnica i Kryniczanka). Stanowiska referencyjne utworzyły jednak mniejszą i bardziej zwartą grupę trzech rzek: Roztoka Wielka, Kamianna i Stupne. Na tym wykresie pomiędzy stanowiskami referencyjnymi i zdegradowanymi rzeki Konina (REF) i Olszówka (ZDG), położone blisko siebie w Gorcach, utworzyły małą pośrednią grupę. Na stanowiskach referencyjnych częściej występowały widelnice z rodzaju *Protonemura* i *Nemoura*.

Badając skład taksonomiczny bezkręgowców w eksperymencie EMR, otrzymano bardzo wyraźną, ścisłą grupę czterech rzek referencyjnych (Turbacz, Roztoka Mała, Kamianna i Olszowy). Grupy 4 stanowisk były identyczne dla obu typów liści. Dwie zdegradowane rzeki (Czerwonka i Sielski) utworzyły bardzo wyraźną grupę, taką samą dla obu gatunków



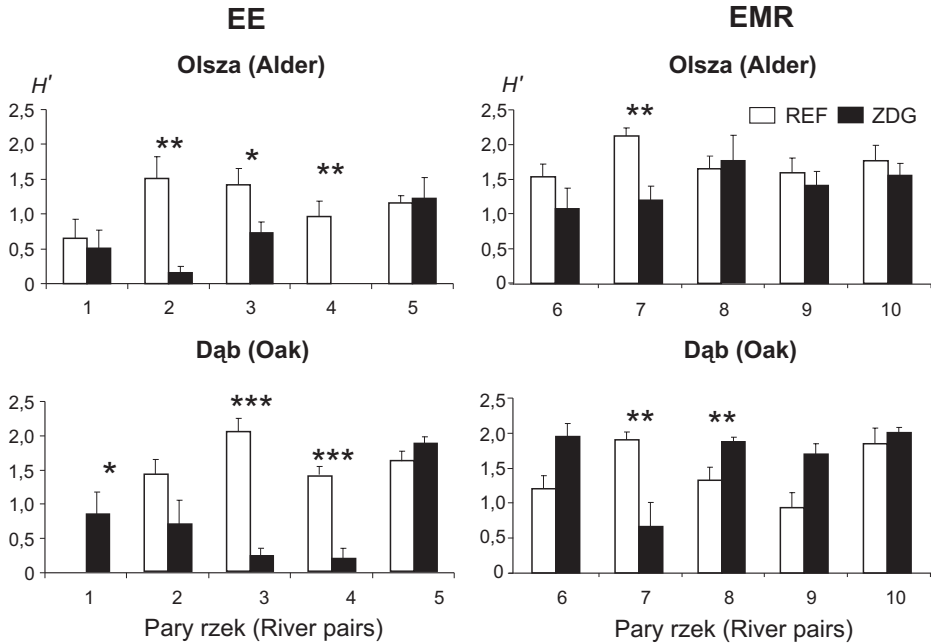
Ryc. 16. Dendrogramy powiązań rozdrabniaczy bezkręgowych (na podstawie udziału liczebności taksonów, n=20) dla dwóch gatunków liści i w dwóch rodzajach eksperymentów: wpływ podwyższonej żyzności wody (EE) i wpływ modyfikacji roślinności brzegowej (EMR) z serii SJ. Na osi pionowej umieszczono kody stanowisk: numer stanowiska (numery jak w Tab. 1) i typ stanowiska: R – referencyjne i Z – zdegradowane

Fig. 16. Hierarchical cluster analysis for the invertebrate shredders (average % of the taxon numbers, n = 20) identified in two leaf species in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone (series SJ). On the vertical axis river codes are presented; site number (numbers as in Tab. 1) and type of the site: R – reference Z – degraded

liści. Pozostałe stanowiska (z przewagą zdegradowanych) utworzyły grupę rzek pośrednich (Gorcowy, Lepietnica, Furcówka, Ustępne). Na stanowiskach referencyjnych częściej występowały w tych rzekach widelnice z rodzaju *Capnia*, *Leuctra* i *Protonemura*.

3.8.4. Różnorodność taksonomiczna rozdrabniaczy – seria jednokrotna (SJ)

Średni współczynnik różnorodności rozdrabniaczy bezkręgowych (eksperyment EE, Ryc. 17) był wyższy na liściach dębu ($H'=1,15$), niż na liściach olszy (0,87) oraz był on niższy na stanowiskach zdegradowanych ($H'=0,71$), niż na referencyjnych (1,31). Analiza wariancji (ANOVA – efekt główny: typ stanowiska lub typ liści) wykazała istotne różnice różnorodności bezkręgowych rozdrabniaczy między stanowiskami REF i ZDG

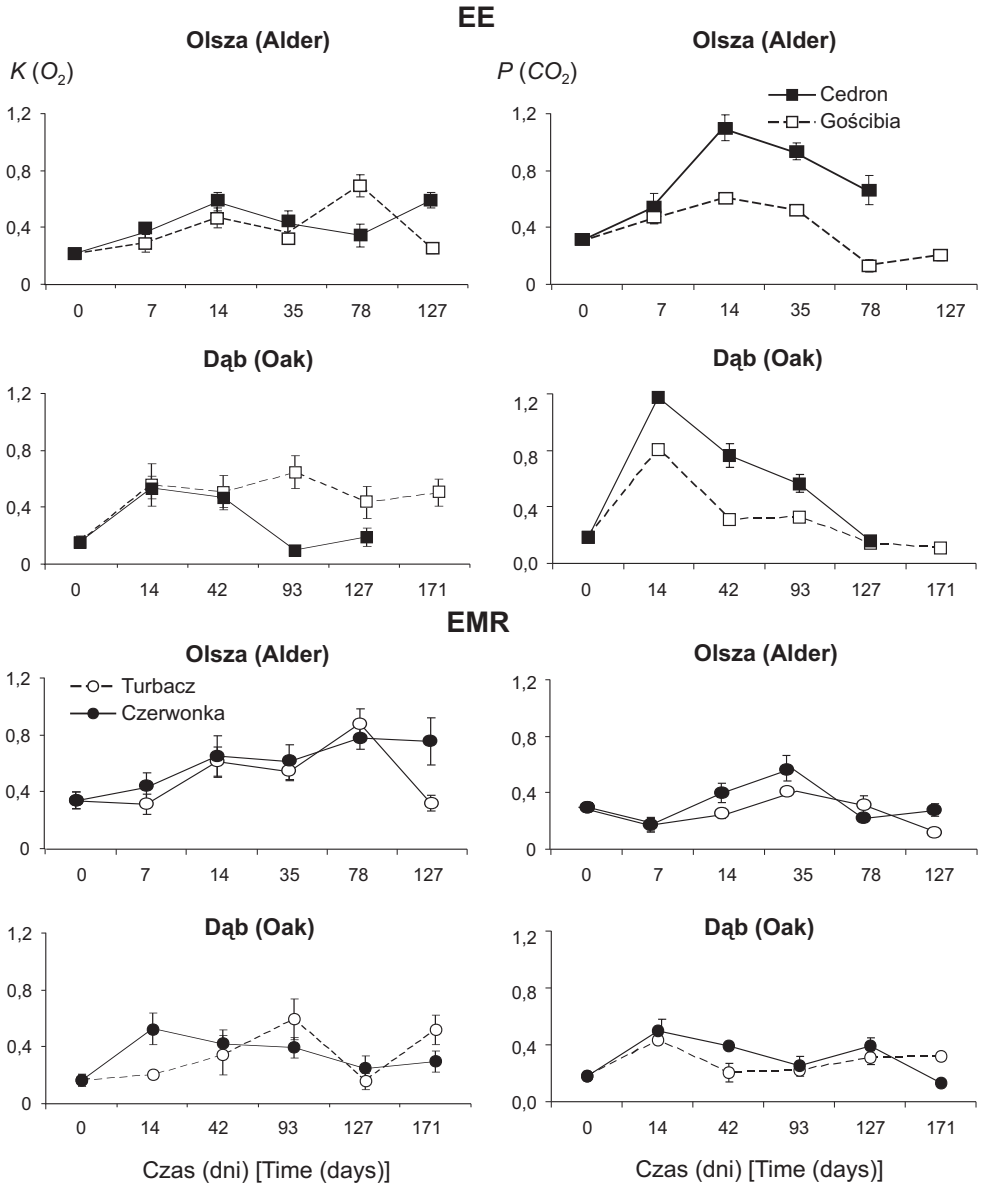


Ryc. 17. Średnie współczynniki różnorodności H' ($n = 6$ i SEM) rozdrabniaczy bezkręgowych (w parach stanowisk REF – referencyjne i ZDG – zdegradowane) w czasie dekompozycji dwóch gatunków liści w rzekach z podwyższoną żyznością wody (EE, pary 1–5) i w rzekach ze zmodyfikowaną roślinnością brzegową (EMR, pary 6–10) dla serii prób SJ. Różnice H' między typami stanowisk badano testem t dla prób niezależnych. Poziomy istotności * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$ *** $P < 0,001$

Fig. 17. Mean diversity H' ($n = 6$ with SEM) of invertebrate shredders in site pairs: REF – reference – ZDG degraded, during the breakdown process of two leaf species, in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration (pairs 1–5), EMR – effect of modification of riparian zone (pairs 6–10) for series SJ. Differences between paired sites were tested with t-test for independent samples. Levels of significance: * $P < 0,05$, ** $P < 0,01$, *** $P < 0,001$

($F_{(1,90)} = 18,8$, $P < 0,000$) oraz między typami eksponowanych liści ($F_{(1,90)} = 4,29$, $P < 0,05$). Najwyższe istotne różnice w różnorodności taksonomicznej (test t) znaleziono w obu typach liści w obrębie trzech par stanowisk: w drugiej parze (Konina – Olszówka), trzeciej (Roztoka Wielka – Przysietnica) i parze czwartej (Kamianna – Kryniczanka, Ryc. 17). W parze pierwszej oraz w piątej różnice i tendencje H' między typami stanowisk nie były tak jednoznaczne, jak w powyżej opisanych.

W eksperymencie EMR (Ryc. 17), różnice H' między typami stanowisk ($H'_{REF} = 1,61$ i $H'_{ZDG} = 1,57$) oraz między typami eksponowanych liści (olsza $H' = 1,59$; dąb $H' = 1,60$) były niewielkie i nieistotne statystycznie (ANOVA: efekt główny – gatunek liści lub typ stanowiska). Wyjątek w eksperymencie EMR stanowiła para siódma, w której stwierdzono wyższą różnorodność na stanowisku referencyjnym (Ustępne: olsza $H' = 2,12$; dąb $H' = 1,9$), niż na zdegradowanym (Gorcowy: olsza $H' = 1,19$; dąb $H' = 0,67$) oraz statystycznie istotne różnice H' (test t) między typami stanowisk dla każdego typu liści (Ryc. 17).



Ryc. 18. Średnie (n=8–10 i SEM) tempo konsumpcji tlenu $K(O_2)$ [$\mu\text{g } O_2/\text{mg AFDM/h}$] i średnie tempo produkcji dwutlenku węgla $P(CO_2)$ [$\mu\text{g } CO_2/\text{mg AFDM/h}$] dla dwóch gatunków liści na stanowiskach referencyjnych (REF) i zdegradowanych (ZDG) w rzekach z podwyższoną żyznością wody (EE) i w rzekach ze zmodyfikowaną roślinnością brzegową (EMR) dla serii prób SC

Fig. 18. Mean rates (n=8–10 and SEM) of oxygen consumption $K(O_2)$ [$\mu\text{g } O_2/\text{mg AFDM/h}$] and of carbon dioxide production $P(CO_2)$ [$\mu\text{g } CO_2/\text{mg AFDM/h}$] for two leaf species at reference site (REF) and at degraded site (ZDG) in two experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone for series SC

3.9. Metabolizm liści

3.9.1. Tempo konsumpcji tlenu

Średnie tempo konsumpcji tlenu (pięć terminów, $n=40-50$) w liściach olszy na stanowisku referencyjnym ($K(O_2)$ Gościbia: $0,41 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$) w niewielkim stopniu odbiegało od wartości na stanowisku zdegradowanym (Cedron: $K(O_2)=0,46$) w eksperymencie EE (Ryc. 18). W liściach dębu natomiast, średnie tempo konsumpcji O_2 na stanowisku referencyjnym było wyższe (Gościbia: $0,54 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$), niż na zdegradowanym (Cedron: $0,33$). W obu gatunkach liści, tempo konsumpcji osiągało maksymalne wartości w ciągu pierwszych dwóch tygodni eksperymentu (olsza $K(O_2)=0,58$, dąb $K(O_2)=0,55$, w Cedronie) (Ryc. 18). Jedynie w rzece Gościbia wystąpiły jeszcze kolejne podwyższone wartości dla olszy po 78 dniach ($0,69 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$) oraz dla dębu po 93 dniach ($0,66$).

W eksperymencie EMR (Ryc. 18), średnie wartości $K(O_2)$ nie różniły się znacznie między rzekami Turbacz i Czerwonka w liściach olszy (odpowiednio $0,33$ i $0,41 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$) i podobnie w liściach dębu (odpowiednio $0,36$ i $0,37$). Jednak konsumpcja tlenu była zróżnicowana w czasie w przypadku olszy i stopniowo rosła podczas eksperymentu EMR, osiągając maksymalne wartości pod koniec tego okresu: w Turbaczu po 78 dniach ($0,55 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$), a w Czerwonce dopiero po 127 dniach dekompozycji ($0,47$). W liściach dębu maksymalne tempo konsumpcji tlenu nie występowały w tym samym czasie. Maksymalna wartość $0,52 \mu\text{g O}_2/\text{mg AFDM/h}$ wystąpiła w Czerwonce po 2 tygodniach, a w Turbaczu zanotowano nieco wyższe maksimum ($0,59$), znacznie później, po 13 tygodniach eksperymentu.

3.9.2. Tempo produkcji dwutlenku węgla

W eksperymencie EE (Ryc. 18) średnie tempo produkcji dwutlenku węgla było znacznie wyższe na stanowisku w zdegradowanym Cedronie. W eksponowanych liściach olszy i dębu w Cedronie średnie wartości były około dwukrotnie wyższe (olsza – $0,81 \mu\text{g CO}_2/\text{mg AFDM/h}$, dąb – $0,66$), niż w Gościbi ($P(CO_2)$): dla olszy – $0,38$, dla dębu – $0,34$).

Maksymalne wartości $P(CO_2)$ w obu gatunkach liści stwierdzono w Cedronie już po dwóch tygodniach eksperymentu: olsza $1,09 \mu\text{g CO}_2/\text{mg AFDM/h}$ i dąb $1,17$ (Ryc. 18).

W liściach olszy i dębu znaleziono istotne różnice w produkcji dwutlenku węgla między stanowiskiem referencyjnym (Gościbia) i zdegradowanym (Cedron) (ANOVA, efekt główny stanowisko i interakcja stanowisko \times czas, Tab. 10). W przypadku tempa konsumpcji tlenu istotne różnice znaleziono dla liści olszy.

W rzekach wybranych do eksperymentu EMR (Ryc. 18), średnie wartości $P(CO_2)$ były nieznacznie wyższe na stanowisku zdegradowanym (Czerwonka) dla obu gatunków liści (olsza – $0,32 \mu\text{g CO}_2/\text{mg AFDM/h}$ i dąb – $0,33$), niż na stanowisku referencyjnym (Turbacz, odpowiednio: olsza $0,25$ i dąb $0,29$). Maksymalne wartości produkcji CO_2 odnotowano w zdegradowanej Czerwonce: początkowo w liściach dębu po 14 dniach ($P(CO_2)=0,49$) i nieco później w liściach olszy – po 34 dniach ($0,57$) (Ryc. 18). Istotne różnice w konsumpcji tlenu między dwoma typami stanowisk wykryto w liściach dębu (ANOVA efekt główny stanowisko oraz interakcja stanowisko \times czas, $P<0,05$, Tab. 10).

Tabela 10. Wyniki analizy wariancji (ANOVA dwuczynnikowa: czynniki typ stanowiska i czas ekspozycji) dla metabolizmu liści: zmienne niezależne $K(O_2)$ – konsumpcja tlenu i $P(CO_2)$ – produkcja dwutlenku węgla dla dwóch gatunków liści (O – olsza i D – dąb) w dwóch rodzajach eksperymentów: EE – podwyższona żywność wody i EMR – modyfikacja roślinności strefy brzegowej z serii SC. Poziom istotności: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – różnice statystyczne nieistotne

Table 10. Results of ANOVA (factors: type of site and time of bags' exposition) for leaf litter metabolism: independent variables $K(O_2)$ – oxygen consumption and $P(CO_2)$ – carbon dioxide production for two leaf species (O – alder and D – oak) in experiments: EE – effect of elevated nutrient concentration, EMR – effect of modification of riparian zone, in series SC. Level of significance: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, NS $p > 0,05$ – statistical differences non significant

ANOVA	Zmienna zależna	Efekt główny		Efekt główny		Interakcja czynników		
	Dependent variable	Main effect		Main effect		Factors' interaction		
		Stanowisko		Czas		Stanowisko x czas		
		Site		Time		Site x time		
EE	O	$K(O_2)$	NS		$F_{(1,76)}=6,9$	**	$F_{(1,76)}=9,3$	**
		$P(CO_2)$	$F_{(1,76)}=8,2$	**	$F_{(1,76)}=30,9$	***	$F_{(1,76)}=6,5$	*
	D	$K(O_2)$	NS		$F_{(1,65)}=3,7$	*		NS
		$P(CO_2)$	$F_{(1,65)}=34$	***	$F_{(1,65)}=97$	***	$F_{(1,65)}=16$	***
EMR	O	$K(O_2)$	NS		$F_{(1,76)}=3,9$	*		NS
		$P(CO_2)$	NS			NS		NS
	D	$K(O_2)$	$F_{(1,72)}=4,2$	*		NS	$F_{(1,72)}=4,3$	*
		$P(CO_2)$	NS		$F_{(1,70)}=7,2$	**		NS

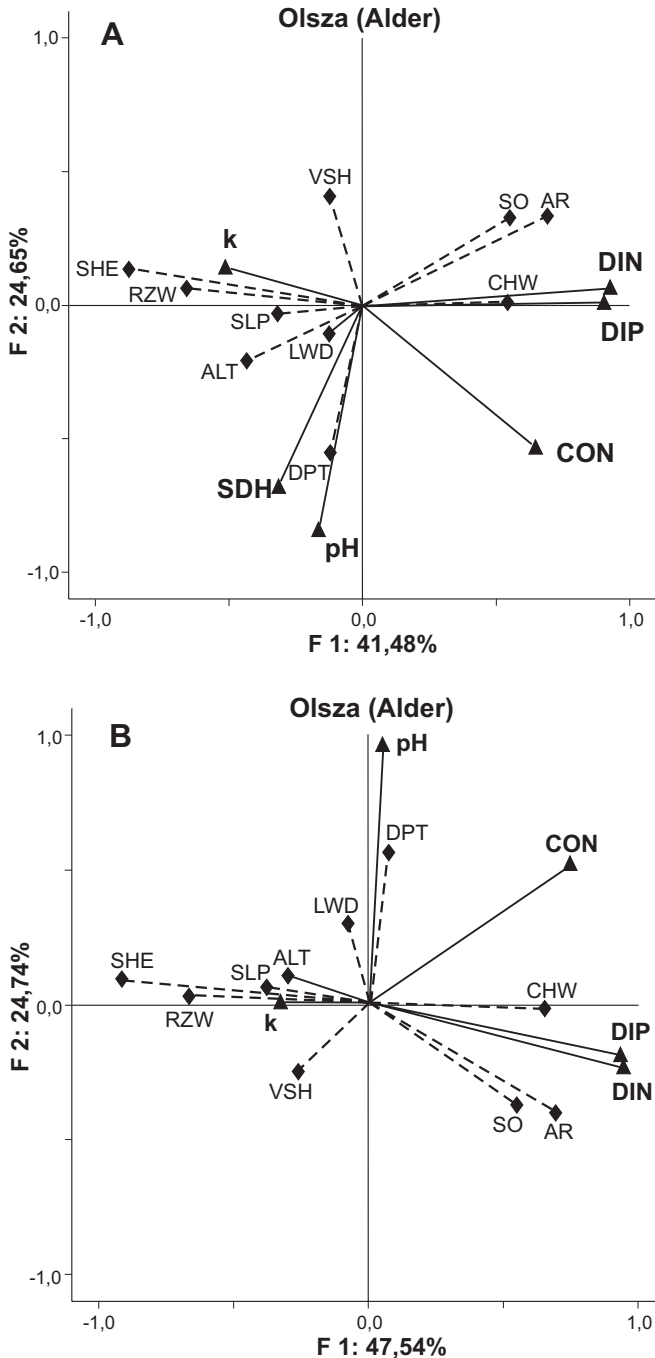
3.10. Czynniki wpływające na tempo dekompozycji i na liczebność rozdrabniaczy (seria SJ)

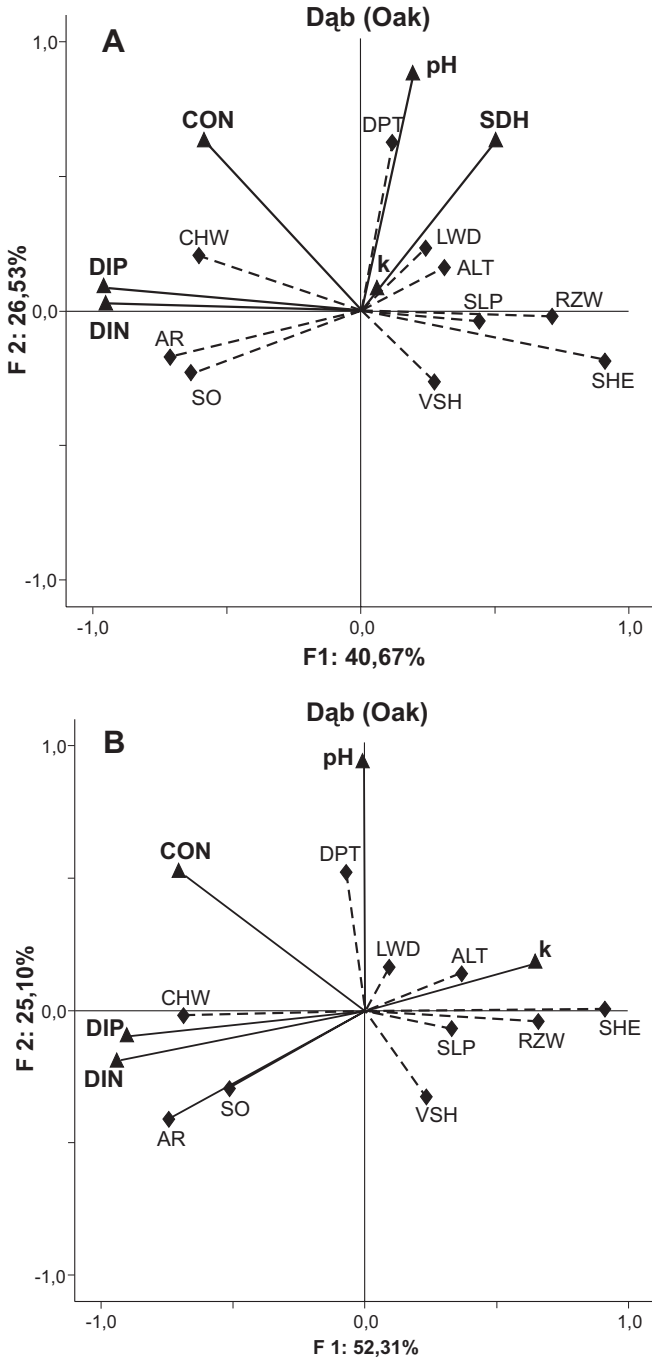
Wyniki analizy PFA (analiza czynników głównych) w eksperymencie nad wpływem żywności wody (EE) na dekompozycję wskazują, że współczynnik dekompozycji k liści olszy w obu rodzajach worków (GS i DS) był pozytywnie związany (wysoki udział ładunków czynnikowych) ze stopniem zacienienia rzeki, szerokością pasa roślinności

Ryc. 19. Wyniki analizy PFA (analiza czynników głównych) dla liści olszy w eksperymencie EE. Rzuty ładunków czynnikowych zmiennych aktywnych (funkcjonalnych - dekompozycji: k współczynnika tempa dekompozycji i SHD – liczebności rozdrabniaczy oraz paramentów wody) i zmiennych dodatkowych (charakterystyka rzeki i jej zlewni) na płaszczyznę czynnika 1 (F1) i czynnika 2 (F2). A – siatki o grubym oku (GS), B – siatki o drobnym oku (DS). Skróty zmiennych aktywnych wytłuszczono. Na osiach F1 i F2 podano procent wariancji wspólnej dla zmiennych. Dane na każdej z rycin pochodzą z 10 rzek z serii SJ. Objasnienia skrótów zmiennych na stronie 12

Fig. 19. Results of the PFA (Principal Factor Analysis) for alder leaves in the EE experiment. Plotted loading factors of active variables (functional variables: leaf breakdown rate – coefficient k and SHD – shredders density and stream water variables) and co-variables (river and catchment characteristics) on factor 1 (F1) vs. factor 2 (F2) plane. A – coarse (GS) and B – fine mesh bags (DS). Active variables are bolded. On each factor axis (F1 and F2) % of common variance for variables is given. In each plot the data are used from ten rivers from SJ series. Explanations of variable abbreviations are given on page 12

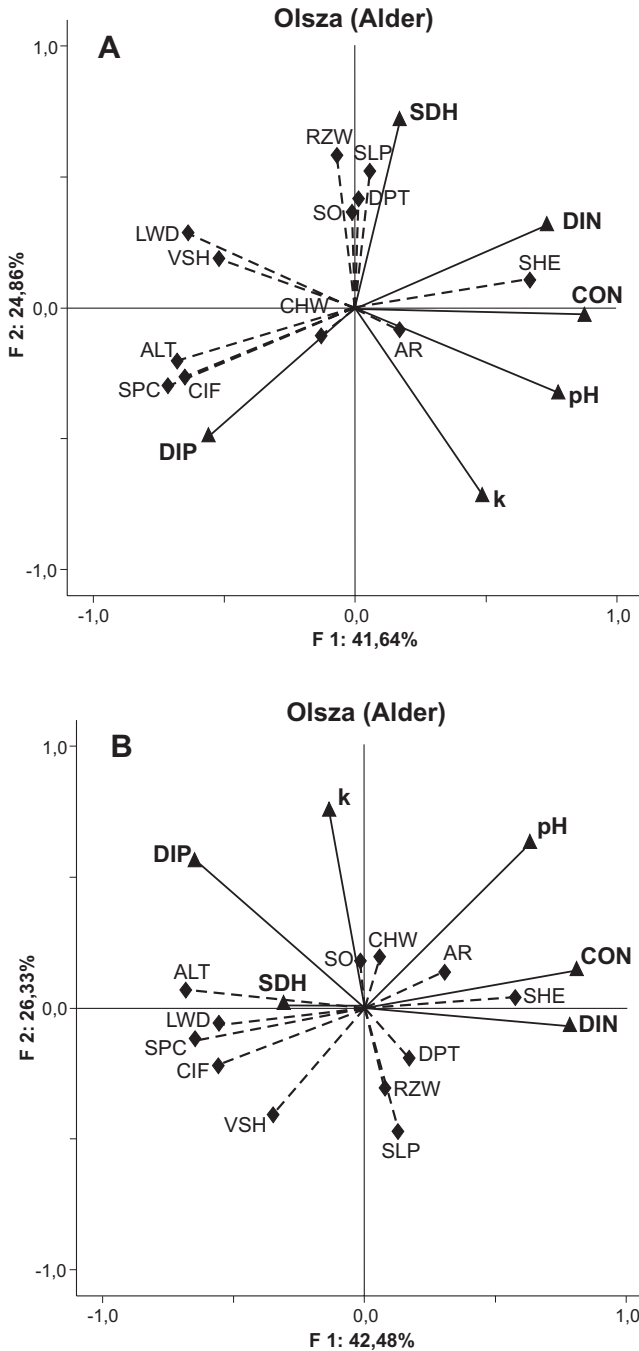
brzegowej i względną wysokością stanowiska nad poziomem morza (Ryc. 19A, 19B). Negatywny wpływ na tempo dekompozycji k liści olszy (przeciwnie położenie względem osi czynnika 1) miały natomiast biogeny rozpuszczone w wodzie (DIP i DIN),





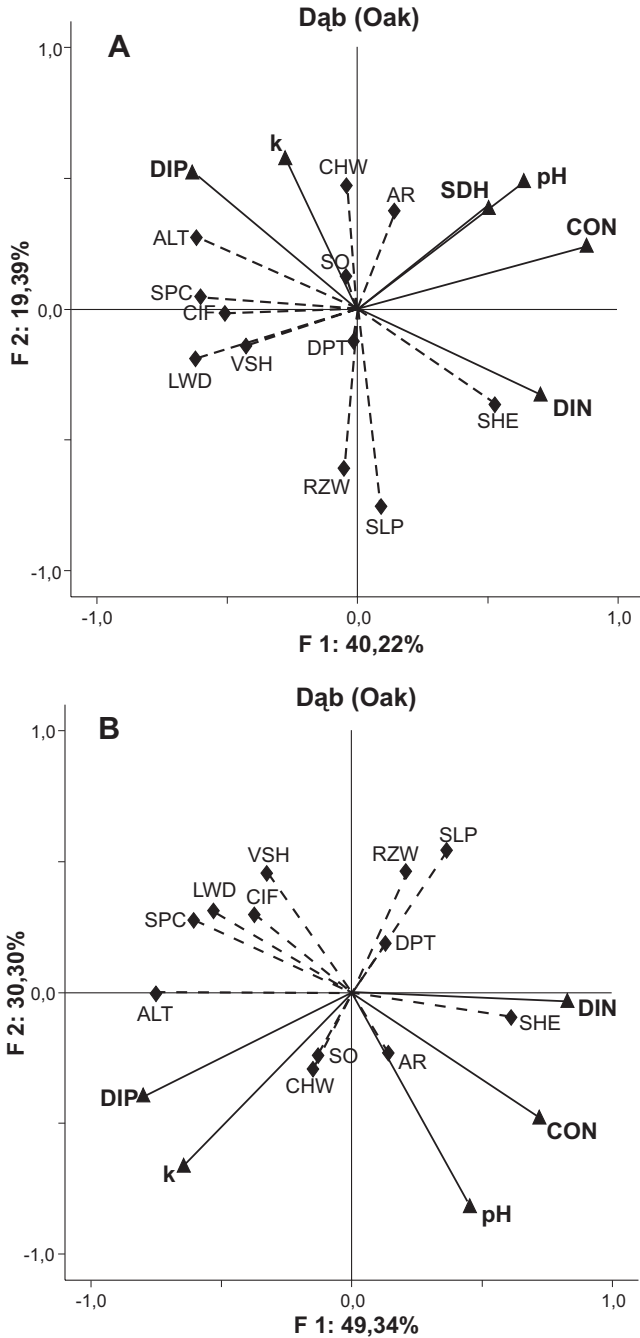
Ryc. 20. Wyniki analizy PFA dla liści dębu w eksperymencie EE. A – siatki o grubym oku (GS), B – siatki o drobnym oku (DS). Dodatkowy opis ryciny jak w podpisie Ryc. 19

Fig. 20. Results of the PFA for oak leaves in the EE experiment. A – coarse (GS) and B – fine mesh bags (DS). Additional explanation as in Fig. 19



Ryc. 21. Wyniki analizy PFA dla liści olszy w eksperymencie EMR. A – siatki o grubym oku (GS), B – siatki o drobnym oku (DS). Dodatkowy opis ryciny jak w podpisie Ryc. 19

Fig. 21. Results of the PFA for alder leaves in the EMR experiment. A – coarse (GS) and B – fine mesh bags (DS). Additional explanation as in Fig. 19



Ryc. 22. Wyniki analizy PFA dla liści dębu w eksperymencie EMR. A – siatki o grubym oku (GS), B – siatki o drobnym oku (DS). Dodatkowy opis ryciny jak w podpisie Ryc. 19

Fig. 22. Results of the PFA for oak leaves in the EMR experiment. A – coarse (GS) and B – fine mesh bags (DS). Additional explanation as in Fig. 19

przewodnictwo wody oraz szerokość rzeki. Z kolei liczebność rozdrabniaczy (*SHD*) była w liściach olszy związana pozytywnie z głębokością rzeki i pH wody, a negatywnie związana z rzędowością rzeki i powierzchnią zlewni (Ryc. 19A).

Tempo dekompozycji liści dębu w workach GS wykazywało małą zmienność (położenie wektora k blisko przecięcia osi F 1 i 2; Ryc. 20A), dlatego trudno jest mówić w tym przypadku o związkach tego parametru ze zmiennymi wody rzek lub ze zmiennymi środowiskowymi. Rozdrabniacze (*SHD*) na liściach dębu (worki GS) wykazywały natomiast wyraźnie silny pozytywny związek z niektórymi parametrami środowiskowymi (wysokość stanowiska nad poziomem morza i liczba kłód zalegających w rzece) oraz negatywny związek z powierzchnią zlewni i rzędowością rzeki oraz częściowo ze stężeniami biogenów (*DIP* i *DIN*, Ryc. 20A). W workach DS tempo dekompozycji k liści dębu (Ryc. 20B), podobnie jak u olszy (Ryc. 19B), było pozytywnie związane z parametrami rzeki i środowiska (spadek, wysokość nad poziomem morza, szerokość pasa roślinności) oraz negatywnie z żyznością wody (*DIP* i *DIN*), szerokością rzeki, rzędowością i powierzchnią zlewni.

Pierwszy z czynników z czterech analiz PFA (eksperyment EE; Ryc. 19A, B, Ryc. 20A, B) miał najwyższe ładunki dla olszy i dębu w przypadku worków DS i odpowiadał za 47% (olsza) i 52% (dąb) wariancji zależności między tempem dekompozycji, zmiennymi fizyczno-chemicznymi wody i parametrami ekosystemów rzek. Największą wariancję dla sumy dwóch pierwszych czynników wyodrębnionych przez PFA (77%) znalaziono dla liści dębu w workach DS (Ryc. 20B).

Badając zależności między zmiennymi z użyciem techniki PFA w eksperymencie dotyczącym wpływu monokultur świerka na proces dekompozycji (Ryc. 21 i 22) stwierdzono, że tempo dekompozycji (współczynnik k) było pozytywnie związane z pH wody, ale tylko w przypadku liści olszy w workach GS (Ryc. 21A). W tych samych workach tempo dekompozycji olszy nie było związane z żyznością wody (*DIP* i *DIN*), ani z jej przewodnictwem (*CON*), na co wskazuje prostopadłe ułożenie wektorów parametrów wody w stosunku do współczynnika k (Ryc. 21A). Z kolei liczebność rozdrabniaczy (*SHD*) na liściach olszy była silnie pozytywnie związana z głębokością rzeki, spadkiem i jej rzędowością oraz z szerokością pasa roślinności brzegowej. Współczynnik dekompozycji k olszy w workach DS (Ryc. 21 B) oraz w obu rodzajach worków z liśćmi dębu (Ryc. 22A, B) był związany negatywnie z głębokością rzeki, spadkiem terenu i szerokością pasa roślinności brzegowej. Tempo dekompozycji liści pozytywnie zależało od stężenia fosforanów w wodzie (*DIP*), oprócz liści olszy w workach GS. Tempo dekompozycji we wszystkich czterech przypadkach analizy PFA (dwa typy worków i dwa gatunki liści) nie było związane ani z udziałem świerka w strefie brzegowej (*SPC*), ani sumą wszystkich drzew iglastych (*CIF*) (Ryc. 21A, B, Ryc. 22A, B). Liczebność rozdrabniaczy bezkręgowych zasiedlających liście dębu była silnie pozytywnie związana z pH wody i jej przewodnictwem (Ryc. 22A). Najwyższą sumę wariancji (79%) dla dwóch pierwszych czynników, podobnie jak w eksperymencie EE, znalaziono dla parametrów opisujących dekompozycję dębu w workach o drobnym oku (Ryc. 22B).

Szczegółowe wartości czynnikowe analizy PFA dla dwóch prezentowanych czynników i wszystkich analizowanych zmiennych z eksperymentów EE i EMR podano w aneksie 1 na końcu pracy.

Tabela 11. Wyniki regresji wielorakiej dla zmiennych funkcjonalnych (Y) i zmiennych objaśniających (X) z analizą wariancji dla modeli regresji w dwóch eksperymentach (EE i EMR), dla dwóch gatunków liści (O – olśza, D – dąb) oraz dla dwóch typów worków (GS i DS). Przedstawiono najbardziej istotne modele regresji

Table 11. Results of multiple regressions for functional variables (Y) and descriptive variables (X) along with analysis of variance for the whole regression in two experiments (EE and EMR) for two leaf species (O – alder, D – oak) and for two bag types (GS and DS). The most significant regression models are presented

Eksperyment/ Experiment	Gatunek/Worek Species/Bag	Zmienna Variable	ANOVA dla regresji ANOVA for the regression													
			log(Y+1)	log(X+1)	BETA	SE	t	p	F	R ² _{sk}	p	SEE				
EE O GS	k	a			0,011	0,002	4,845	0,000								
		PK	-0,694	0,134	-0,000	0,000	-5,152	0,000								
		CON	-0,474	0,134	-0,003	0,000	-3,530	0,002	13,9	0,64	5E-05	0,0003				
	FB	DIP	-0,529	0,140	-0,051	0,013	-3,774	0,001								
		a			5,843	1,040	5,615	0,000					16,8	0,42	0,0005	0,204
	PK	C:N	-0,667	0,162	-3,715	0,904	-4,109	0,000								
		a			3,437	0,342	10,030	0,000					11,4	0,31	0,0027	0,676
	P(CO ₂)	k			-0,584	0,173	-741,4	219,438	-3,378	0,002						
		a			-5,132	1,003	-5,115	0,003								
		k			0,938	0,284	179,065	54,273	3,299	0,021						
%N				1,379	0,286	2,804	0,582	4,816	0,004							
CON				1,820	0,325	1,413	0,252	5,599	0,002	9,3	0,81	0,014	0,047			
DIP				1,181	0,251	17,654	3,756	4,700	0,005							
DIN				-1,491	0,279	-1,871	0,351	-5,330	0,003							
EE O DS	a			-7,942	1,856	-4,278	0,002									
	%N			0,796	0,215	1,071	0,289	3,706	0,006	10,4	0,65	0,0058	0,042			
	pH			0,900	0,215	7,756	1,850	4,191	0,003							
	a			-0,031	0,010	-3,066	0,004									
	pH			0,558	0,157	0,038	0,010	3,546	0,001							
	k	CON	-0,443	0,137	-0,001	0,000	-3,223	0,002	6,8	0,39	0,0004	0,0004				
DIP	DIP	-1,013	0,221	-0,077	0,016	-4,572	0,000									
	DIN	0,760	0,228	0,005	0,001	3,323	0,002									

EE D GS	<i>k</i>	a	-0,018	0,004	-3,863	0,000	0,000	0,000	0,000			
		<i>pH</i>	0,673	0,148	0,024	0,005	4,548	0,000	14,9	0,52	0,0000	0,000
		<i>CON</i>	-0,675	0,148	-0,001	0,000	-4,561	0,000				
FB	<i>a</i>		1,547	0,065	23,654	0,000			17,9	0,38	0,0002	0,088
		<i>DIP</i>	0,632	0,149	10,013	2,362	4,239	0,000				
<i>k</i>	<i>a</i>		0,002	0,000	6,994	0,000						
		<i>CON</i>	-0,780	0,135	-0,000	0,000	-5,769	0,000	13,4	0,56	0,0000	0,0001
		<i>DIP</i>	0,744	0,227	0,017	0,005	3,278	0,003				
		<i>DIN</i>	-0,775	0,215	-0,001	0,000	-3,604	0,001				
EE D DS	<i>a</i>		4,891	1,8405	2,657	0,056						
		<i>pH</i>	-0,661	0,201	-6,95	2,115	-3,286	0,030	11,4	0,82	0,0198	0,046
		<i>CON</i>	1,234	0,213	0,852	0,147	5,778	0,004				
		<i>DIP</i>	-0,568	0,177	-8,722	2,726	-3,199	0,032				
EMR O DS	<i>P(CO)₂</i>	a	4,370	1,284	3,403	0,019			10,9	0,62	0,0211	0,028
		<i>pH</i>	-0,829	0,250	-4,510	1,360	-3,314	0,021				
<i>K(O₃)</i>	<i>a</i>		-0,044	0,041	-1,093	0,316						
		<i>DIP</i>	0,705	0,209	4,250	1,262	3,366	0,015	10,6	0,71	0,010	0,188
		<i>DIN</i>	0,8929	0,2096	0,5040	0,1183	4,2605	0,0053				
EMR D GS	<i>k</i>	a	0,087	0,010	8,454	0,000						
		<i>pH</i>	-1,075	0,126	-0,088	0,010	-8,501	0,000	26,0	0,71	0,0000	0,0003
		<i>DIP</i>	-0,431	0,129	-0,070	0,021	-3,327	0,002				
		<i>DIN</i>	-0,470	0,140	-0,004	0,001	-3,337	0,002				
EMR D DS	<i>K(O₃)</i>	a	15,071	1,747	8,623	0,003						
		<i>%P</i>	2,998	0,341	25,040	2,848	8,790	0,003				
		<i>%N</i>	-3,409	0,364	-2,902	0,310	-9,352	0,002	21,7	0,93	0,014	0,0113
		<i>pH</i>	-3,359	0,396	-17,445	2,060	-8,467	0,003				
		<i>CON</i>	2,432	0,314	0,960	0,124	7,732	0,004				
	<i>DIN</i>	-0,635	0,152	-0,323	0,077	-4,158	0,025					

3.11. Wpływ czynników zewnętrznych i wewnętrznych na wskaźniki funkcjonalne związane z dekompozycją liści (seria SC)

Wyniki regresji wielorakiej (Tab. 11) wskazują, że w zależności od typu stosowanych worków, tempo dekompozycji liści olszy (eksperyment EE) zależało istotnie od: 1. przewodnictwa wody, stężenia ortofosforanów w rzece i tempa sporulacji (worki GS, skorygowany współczynnik pokrycia $R^2_{sk.}=0,64$) oraz 2. w mniejszym stopniu ($R^2_{sk.}=0,39$) od czterech zmiennych fizyczno–chemicznych wody (*pH*, przewodnictwo, *DIP* i *DIN*) (worki DS). Zmienność biomasy grzybów (*FB*) w liściach olszy (worki GS) zależała istotnie od stosunku masy pierwiastków *C:N* ($R^2_{sk.}=0,42$), a tempo sporulacji (*PK*) można wytłumaczyć zmiennością dekompozycji liści (współczynnik *k*) w około 1/3 przypadków ($R^2_{sk.}=0,31$). Z dwóch badanych parametrów funkcjonalnych metabolizmu – zmienność uwalniania dwutlenku węgla zależała silnie ($R^2_{sk.}=0,81$) od parametrów wody (*CON*, *DIP*, *DIN*), ilości azotu w liściach (%*N*) i tempa dekompozycji, oraz tempo konsumpcji tlenu (*K(O₂)*) w około 2/3 przypadków zależało od zawartości azotu w liściach (%*N*) i *pH* wody ($R^2_{sk.}=0,65$) w liściach olszy w workach DS. Z kolei tempo dekompozycji liści dębu (współczynnik *k*) w workach GS zależało istotnie od *pH* wody i jej przewodnictwa ($R^2_{sk.}=0,52$), a w workach DS współczynnik ten istotnie zależał od parametrów związanych z biogenami w wodzie (*CON*, *DIP* i *DIN*, $R^2_{sk.}=0,56$). Zmienność uwalniania dwutlenku węgla w liściach dębu istotnie zależała od parametrów fizycznych wody (*pH*, przewodnictwo) i od stężenia w niej fosforanów (*DIP*) ($R^2_{sk.}=0,82$).

W eksperymencie dotyczącym wpływu monokultur świerka (Tab. 11) na dekompozycję liści olszy okazało się, że parametry metabolizmu liści zależały istotnie od zmienności parametrów wody, w tym: produkcja dwutlenku węgla od *pH* wody ($R^2_{sk.}=0,62$) i konsumpcja tlenu od stężenia w niej biogenów (*DIP*, *DIN*, $R^2_{sk.}=0,71$). Z kolei tempo dekompozycji liści dębu istotnie zależało od *pH* wody i rozpuszczonych biogenów w wodzie ($R^2_{sk.}=0,71$), a konsumpcja tlenu w tych liściach wysoce istotnie zależała od następujących czynników: zawartości biogenów w liściach (%*P* i %*N*) oraz od stężenia azotu w wodzie (*DIN*), jej przewodnictwa i *pH* ($R^2_{sk.}=0,93$).

4. DYSKUSJA

4.1. Metody pomiaru tempa dekompozycji

Najprostszą metodą pomiaru tempa dekompozycji jest pomiar ubytku masy liści w jednostce czasu. Masę wyraża się jako AFDM, by uniknąć błędu ze względu na kumulację osadów nieorganicznych w pakietach. W prezentowanych badaniach w paśmie Beskidów w Polsce oraz w większości współczesnych badań dekompozycji CPOM w Europie (Hieber i Gessner 2002, Fleituch i Leichtfried 2007), Stanach Zjednoczonych (Swan i Palmer 2004), Kanadzie (Sakamaki i Richardson 2008), Ameryce Południowej (Mathuriau i Chauvet 2002, Moulton i Magalhaes 2003), Afryce (Dobson i in. 2003), Australii (Ribas i in. 2006) i Nowej Zelandii (Young i in. 2008) tempo dekompozycji mierzono metodą ekspozycji uprzednio zważonych liści. Metoda pomiaru polega na tym, że liście mocuje się do dna rzeki w postaci luźno ułożonego pakietu, lub bardziej powszechnie, w formie zamkniętych worków plastikowych. Po określonym czasie zostają one zebrane i poddane dalszej analizie. Umieszczanie liści w siatkowych workach o ściśle określonej wielkości oka jest powszechnie stosowaną standaryzacją metody. Dzięki odpowiednio dobranym workom minimalizuje się straty masy podczas dekompozycji (Meyer 1980, Boulton i Boon 1991). W pewnych sytuacjach rozkład liści może być jednak niedoszacowany (wolniejszy) w wyniku:

- eliminacji niektórych bezkręgowców poprzez stosowanie selektywnych siatek (zbyt małe oka);
- powstawania warunków beztlenowych we wnętrzu siatek z powodu zbyt dużej masy liści (Boulton i Boon 1991) lub zaniku tlenu w środowisku zanieczyszczonym, np. ściekami organicznymi;
- osadzania się FPOM na liściach we wnętrzu siatek (np. na skutek zwiększonej erozji zlewni i koryta wywołanych działalnością człowieka w rzekach zdegradowanych), co w efekcie prowadzi do zmniejszenia tempa dekompozycji (Dangles i in. 2001).

Wymienione wyżej czynniki zakłócające naturalny przebieg procesu dekompozycji można częściowo wyeliminować stosując odpowiednie rozmiary ok siatek, małe naważki liści oraz stosunkowo krótkie okresy ekspozycji (Boulton i Boon 1991). Siatki o grubych okach (średnica 0,5–1 cm) umożliwiają kolonizację materiału przez większość detrytusożernych bezkręgowców, przez co warunki panujące w siatkach o grubych okach są bardziej porównywalne z warunkami naturalnymi w rzece, niż warunki w siatkach o drobnych okach o średnicy <1 mm (Chergui i Pattee 1988a, 1988b, Stewart i Davies 1989, Gonzalez i in. 1998, Gessner i Chauvet 2002, Menendez i in. 2003). Powszechnie uważa się, że do badań tempa dekompozycji liści powinny być używane oba rodzaje siatek (np. Gonzalez i in. 1998, Menendez i in. 2003, Pascoal i in. 2003). Dzięki takiej metodzie możliwe jest oszacowanie względnego udziału zarówno bezkręgowców, jak i mikroorganizmów (np. bakterii i grzybów) w procesie dekompozycji (Gessner i Chauvet 2002). Istnieje bogate piśmiennictwo na temat wartości wskaźników tempa dekompozycji dla różnych gatunków roślin i z różnych rejonów świata (np. Bärlocher i in. 1995, Quinn i in. 2000, Haapala i in. 2001, Sampaio i in. 2001, Hieber

i Gessner 2002, Pascoal i in. 2003). Większość cytowanych autorów uznaje racjonalność metody zbierania liści ze strefy brzegowej do badania dekompozycji w wodzie. Jak się przypuszcza, dla oceny zdrowotności rzek w aspekcie funkcjonalnym, względne pomiary dekompozycji (tj. porównanie stanowisk referencyjnych i zdegradowanych) są często ważniejsze, niż bezwzględne wartości tempa dekompozycji (np. porównywanie współczynnika k). Stosując liście gatunku o szybkim tempie rozkładu (np. olsza czarna w niniejszych badaniach) można skrócić czas ekspozycji i dzięki temu wcześniej ocenić status rzeki. Z drugiej jednak strony, gdy planowane jest zbieranie materiału w późniejszym terminie, to lepiej jest wykorzystać gatunek o wolniejszym tempie rozkładu. Stosowanie świeżo opadłych liści umożliwia pomiar naturalnego procesu dekompozycji (Boulton i Boon 1991), jednak czasem trudności logistyczne utrudniają zastosowanie świeżego materiału, gdy badania prowadzone są na dużym terenie lub w wielu rzekach jednocześnie. By zmniejszyć zmienność materiału, liście powinny być zbierane w jednym miejscu (najlepiej z jednego drzewa) i wstępnie wysuszone przed ekspozycją.

Alternatywą dla metody naturalnych liści, okazała się metoda rozkładu celulozy (Hildrew i in. 1984, Boulton i Quinn 2000, Tiegs i in. 2007). Jako pierwszy zastosował ją Egglisshaw (1972). Polega ona na stosowaniu standardowych pasków bawełny, które zanurza się w wodzie, a miarą dekompozycji celulozy jest zmniejszenie się wytrzymałości pasków na rozrywanie. Jak podają Tank i Winterbourn (1996) oraz McTammany i in. (2008), również inne substraty mogą służyć jako standard w badaniach dekompozycji (np. drewniane patyki). Zaletą jednolitych i standardowych substratów jest to, że w przypadku porównywania tempa dekompozycji z wielu rzek nie występuje dodatkowa zmienność, mogąca wynikać między innymi ze zróżnicowanego składu chemicznego materiału (Tiegs i in. 2007). Poza tym, zaletą takiego sztucznego substratu jest jego niska cena i wygoda w transporcie, w porównaniu do naturalnych liści, które cechuje duża łamliwość (Tiegs i in. 2007). Jedną z poważniejszych wad takiego rozwiązania jest możliwość rozwoju nienaturalnych zespołów reducentów na podłożu fizycznie i chemicznie odmiennym od naturalnych liści (np. brak polifenoli, które mogą hamować rozwój drobnoustrojów w początkowej fazie dekompozycji).

Zaplanowanie czasu trwania ekspozycji liści jest trudne, więc jego długość autorzy ustalają arbitralnie (Hill i in. 1992, Gonzalez i in. 1998, Haapala i in. 2001, Hieber i Gessner 2002, Menendez i in. 2003). Ostatnio przeważa pogląd, że na zbadanie dekompozycji liści wystarcza czas około 1. miesiąca (Young i in. 2008). Biorąc jednak pod uwagę zróżnicowanie temperatury rzek w różnych rejonach geograficznych i strefach klimatycznych, nie można stosować takiego samego okresu ekspozycji. Na przykład okres półrozpadu liści tego samego gatunku olszy (*Alnus glutinosa*) wynosi w przybliżeniu 3 tygodnie w rzekach południowego Szwarzwaldy (rzeka Steina, średnia temperatura 4,7°C, zakres od 0 do 8,9°C między październikiem a grudniem, Hieber i Gessner 2002), a w chłodniejszych rzekach górskich Polski południowej trwa aż 11 tygodni (np. rzeka Gościbia średnia temp. 2,4°C, zakres 0–5,1°C między listopadem a styczniem). Rzeki w Polsce wykazywały zróżnicowany reżim termiczny (tj. sumę średnich temperatur) w okresie między listopadem a kwietniem. Maksymalne różnice w termice dla okresu półrozpadu olszy (74 dni) stwierdzono między Lepietnicą (121

stopnio–dni) i Cedronem (328), a dla dębu (127 dni) między rzekami Gorcowy (140 stopnio–dni) i Przysietnicą (425). Z tego porównania wyraźnie widać, że ilość energii cieplnej różniła się między niektórymi typami rzek nawet trzykrotnie w czasie pomiaru dekompozycji i była zwykle wyższa w rzekach zdegradowanych.

Tempo dekompozycji nie jest stałe, a jego zróżnicowane zależy od sezonu, w którym materiał jest eksponowany. Najbardziej wiarygodne wartości tempa dekompozycji pochodzą z okresu największego opadu liści z drzew (Garden i Davies 1989, Boulton i Boon 1991, Lopez i in. 2001, Pascoal i in. 2003).

Śledzenie całego okresu rozkładu liści, np. w celu wykrycia różnic w tempie dekompozycji między stanowiskami, obniża czułość metody. Dzieje się tak, ponieważ dekompozycja wraz z upływem czasu przebiega coraz wolniej (zazwyczaj zgodnie z krzywą wykładniczą). Uważa się, że optymalnym kryterium wyznaczenia czasu trwania ekspozycji, stosowanym również w niniejszych badaniach, jest ubytek około 50% masy początkowej liści (tzw. okres pół–rozpadu). Zakłada się, że okres ten jest wystarczający do wykrycia różnic dekompozycji (tj. utraty masy AFDM) między różnymi rzekami, natomiast jest on za krótki, by zbadać wszystkie aspekty zmian (np. sukcesję mikroorganizmów lub makrobezkręgowców) towarzyszące procesowi dekompozycji, aż do całkowitego rozpadu liści.

Podczas eksponowania liści ważny jest też sposób mocowania worków. Powinny one być przymocowane do stabilnych metalowych prętów wbitych w dno, tak by mogły się swobodnie unosić nad dnem, a przepływ wody w rzece nie powinien odbiegać od naturalnego. Nie jest też wskazane, by worki pływały na powierzchni, ponieważ może to doprowadzić do zmiany tempa dekompozycji (Mutch i in. 1983).

Przy wyborze stanowiska do badań dekompozycji należy mieć na uwadze umiejscowienie worków w rzece. W związku z tym zaleca się siedliska, w których liście gromadzą się w sposób naturalny (Boulton i Boon 1991). Wiadomo już, że tempo dekompozycji zależy od siedliska w rzece, a liście umieszczone w zastoiskach, plosach, czy małych zbiornikach przyrzecznych rozkładają się stosunkowo wolno. Natomiast te same liście umieszczone w siedliskach prądowych wykazują wyższe tempo dekompozycji (Meyer 1980, Casas 1996). Drogą kompromisu wybiera się zwykle do ekspozycji siedliska prądowe, ponieważ zapobiega to powstawaniu warunków beztlenowych w workach.

W badaniach dekompozycji w rzekach stosuje się wykładniczy model spadku, dzięki czemu możliwe jest obliczenie współczynnika tempa dekompozycji k (Zar 1996). Większość autorów wyraża współczynnik k jako ubytek masy w ciągu doby lub, tak jak w niniejszych badaniach, ubytek masy w przeliczeniu na stopnio–dni. Negatywny model wykładniczy opiera się na założeniu, że wskaźnik ubytku masy liści jest wartością stałą dla ilości materii (AFDM) pozostającej po dekompozycji (Boulton i Boon 1991). Z założenia tego modelu wynika, że dla określonego k , tempo dekompozycji na początku i w środkowej fazie procesu jest wyższe, niż w fazie końcowej. Omawiany model wydaje się być dobrze dopasowany do obserwowanych wartości ubytku masy we wczesnych stadiach dekompozycji, kiedy to część materiału CPOM ulega łatwo rozkładowi (Boulton i Boon 1991). Tempo dekompozycji spada w czasie i zależy od składu chemicznego liści. Na początku procesu rozkładowi ulegają substancje łatwo podatne na degradację, a pod koniec proces spalniająca substancje wolno się rozkładające.

Obok najczęściej stosowanego negatywnego modelu wykładniczego, istnieją również alternatywne modele (Weyers i Suberkropp 1996, Rader i in. 1994, Irons i in. 1994), będące kombinacjami podstawowego modelu wykładniczego. Dla przykładu podwójny model wykładniczy (Gazzera i in. 1991) uwzględnia we wzorze dwie kategorie składników liści, w zależności od ich „oporności” na dekompozycję. Korzysta się również z innych modeli, np. funkcji wielomianu czy funkcji kwadratowej (Zar 1996), jednak zastosowanie całego jej przebiegu wydaje się być mało użyteczne ze względu na rzeczywisty przebieg dekompozycji (Boulton i Boon 1991).

W prezentowanych badaniach, jak i w badaniach innych autorów (Campbell i in. 1992, Rowe i in. 1996, Irons i in. 1994), w celu stworzenia bardziej realnego modelu dekompozycji i możliwości porównania jej tempa w różnych rzekach zastosowano modyfikację negatywnego modelu wykładniczego, uwzględniającą efekt temperatury (stopnio–dni). Dzięki tej metodzie uzyskano bardziej realne porównanie przebiegu dekompozycji w rzekach, które wykazywały odmienną termikę wody. Stosowanie jednak poprawki na temperaturę (tj. stopnio–dni) w rzekach może przysparzać dodatkowe trudności interpretacyjne, ponieważ w szerszej skali badań stwierdzono, że efekt temperatury może oddziaływać w różnym stopniu na tempo dekompozycji, w zależności od różnych biomów (Boulton i Boon 1991). Na przykład w obszarach subarktycznych (Alaska), gdzie temperatura jest niska i można oczekiwać wolnej dekompozycji, bywa ona stosunkowo szybka na skutek intensywnego żerowania rozdrabniaczy bezkręgowych (Irons i in. 1994). Z tego względu przebieg dekompozycji należy interpretować bardzo ostrożnie, zwłaszcza w sytuacji, gdy pomiaru dokonuje się wyłącznie w oparciu o dane ubytku masy CPOM, bez uwzględnienia dodatkowych czynników (np. mikroorganizmów, rozdrabniaczy bezkręgowych, żywności wody, metali ciężkich itp.), które mogą mieć zasadniczy wpływ na całość procesu dekompozycji.

Biorąc pod uwagę omówione powyżej ograniczenia, można stwierdzić, że metoda pomiaru tempa dekompozycji liści, jako potencjalnego wskaźnika dla monitoringu rzek, posiada szereg zalet:

- Pomiar jest stosunkowo łatwy i nie wymaga stosowania drogiego sprzętu czy aparatury, a materiał (liście) do eksperymentów są wszędzie łatwo dostępne.
- Wiele badań naukowych na świecie (w Polsce niewiele) poświęcono czynnikom mającym wpływ na dekompozycję. Można zatem przewidzieć z dużym prawdopodobieństwem, jaki będzie kierunek zmian tego procesu pod wpływem naturalnej zmienności i stresorów środowiskowych (Tab. 12, rozdział 4.9).
- Tempo dekompozycji liści można mierzyć we wszystkich wodnych siedliskach, takich jak małe i duże rzeki, ale metoda ta nadaje się też do badania jezior, mokradeł i estuariów.
- Udało się wypracować wstępne kryteria oceny zdrowotności rzek na podstawie tempa dekompozycji liści (Gessner i Chauvet 2002).

Z drugiej strony, omawiana powyżej metoda pomiaru dekompozycji ma również kilka wad:

- Na proces dekompozycji ma wpływ wiele czynników, a wypadkowa ich działania – tempo dekompozycji – jest czasami trudne do interpretacji.

- Pomiar tempa dekompozycji jest przeprowadzany w określonym miejscu rzeki, a jego wynik mówi o tempie tego procesu tylko w danym miejscu/siedlisku, nie można natomiast oczekiwać takich samych wartości na dłuższym odcinku rzeki. Metoda ta nadaje się więc najlepiej do wykrywania lokalnych zmian dekompozycji spowodowanych działaniem stresora w rzekach w małej skali lub powinno wykonać się więcej pomiarów na dłuższym odcinku rzeki.
- Podstawy naukowe tej metody i stosowanie nie są łatwe. Wymagają one odpowiedniego przygotowania z biologii, hydrologii i chemii. Do powszechnego wprowadzenia tej metody do monitoringu rzek konieczne jest opracowanie przystępnych instrukcji dla przedstawicieli instytucji zajmujących się oceną statusu ekologicznego rzek i ich zdrowotności.

4.2. Podwyższona żyzność wody a dekompozycja liści

Mikroorganizmy rozwijające się w liściach podczas dekompozycji mogą wykorzystywać biogeny zarówno z substratu samych liści, jak i otaczającej je wody rzecznej (Suberkropp 1998), tak więc skład chemiczny liści (Gessner i Chauvet 1994, Royer i Minshall 2001, Díez i in. 2002, Stelzer i in. 2003), jak i koncentracja biogenów w wodzie (Suberkropp i Chauvet 1995, Niyogi i in. 2003, Pascoal i in. 2001, 2003) mogą równocześnie wpływać na zespoły destrucentów i tym samym na całość procesu dekompozycji. Ogólnie wzrost koncentracji biogenów w wodzie stymuluje mikroorganizmy związane z liśćmi, co przyspiesza ich rozkład (Elwood i in. 1981, Grattan i Suberkropp 2001, Gulis i Suberkropp 2003a, 2003b).

W eksperymencie EE pięć zdegradowanych rzek, które wykazywały szeroki zakres zmienności biogenów (ogólnie I – V klasa jakości wód) na ogół istotnie różniły się stężeniami biogenów (*DIN* i *DIP*) od rzek referencyjnych (wszystkie w I klasie jakości). Z wyjątkiem pary piątej (Stupne – Wojkowski), wszystkie pozostałe różniły się istotnie stężeniami rozpuszczalnych form azotu, a para czwarta (Kamianna – Kryniczanka) stężeniem fosforanów. Za najbardziej zdegradowaną chemicznie uznano Kryniczankę ($DIN > 11,1$ mg DIN/l), na stanowisku będącym pod wpływem zrzutu wysoko zmineralizowanych ścieków z oczyszczalni w uregulowanym korycie poniżej Krynicy, oraz Cedron, na stanowisku poniżej wysypiska odpadów i dopływu nieoczyszczonych ścieków z obszaru Kalwarii Zebrzydowskiej i przylegających miejscowości.

Wyniki badań potencjalnego wpływu biogenów (eksperyment EE) ujawniły, że tempo dekompozycji k (bez korekty temperatury) było stosunkowo niskie, w porównaniu do wyników badań, prowadzonych w tym samym sezonie, przez innych autorów w Portugalii (González i Graça 2005), Hiszpanii (Poza i in. 1998), Francji (Gessner i Chauvet 1994, Fabre i Chauvet 1998) i Niemczech (Hieber i Gessner 2002). Wahało się ono dla liści olszy od 0,007 (Kryniczanka) do 0,013 (Olszówka) i odpowiednio dla liści dębu 0,003–0,012 (Tab. 6). Tempo dekompozycji k było też niższe w workach DS. Wskaźnik kG/kD (wg Gessner i Chauvet 2002, Tab. 2) wynosił od 1,3 (Roztoka Wielka) do 3,5 (Kryniczanka), co wskazuje na duże różnice w tempie dekompozycji między typami worków, które wynikały bezpośrednio z aktywności bezkręgowców wodnych. Niższe tempo degradacji liści

w zbadanych górskich rzekach w Polsce wynikało przede wszystkim z niższej temperatury w okresie jesieni i zimy, w porównaniu do rzek Europy Zachodniej.

W większości badań, w których eksperymentalnie wzbogacano rzeki w biogeny, wykazano wysokie tempo dekompozycji (Meyer i Johnson 1983, Suberkropp i Chauvet 1995, Pearson i Connolly 2000, Pascoal i in. 2001). Rozkład liści może być stymulowany przez fosforany lub przez fosforany i azotany jednocześnie (Grattan i Suberkropp 2001), a różnice w stężeniach azotanów na ogół wyjaśniają większość zmienności tempa dekompozycji lub aktywności mikrobiologicznej w rzekach o zróżnicowanym chemizmie wody (Meyer i Johnson 1983, Suberkropp i Chauvet 1995). Należy jednak podkreślić, że większość wymienionych wyżej badań w Europie Zachodniej dotyczyła rzek o poziomie biogenów znacznie niższym, niż występujący w Kryniczance i Cedronie. Pascoal i Cássio (2004) wykazali, że tempo rozkładu liści w silnie zanieczyszczonych rzekach w workach o drobnych okach było skorelowane głównie ze stężeniem azotanów, natomiast w workach o grubych okach było ono skorelowane z azotanami, fosforanami i amoniakiem. Zdaniem tych autorów, może to wskazywać na zróżnicowane oddziaływanie azotu i fosforu na aktywność mikrobiologiczną, zależną od obecności lub braku żerujących bezkręgowców.

Ogólnie, przeciwnie do oczekiwania, tempo dekompozycji w niniejszych badaniach skorygowane ze względu na zróżnicowaną termikę wody między stanowiskami było wyższe w rzekach referencyjnych, niż w zdegradowanych (np. Cedron). Uwzględnienie temperatury (stopnio-dni zamiast powszechnie stosowanej doby) w modelu wykładniczym wyeliminowało jej wpływ na współczynnik k i ujawniło jednocześnie nikły wpływ biogenów na rozkład liści (tj. brak istotnych różnic między typami rzek). Zatem otrzymane wyniki stawiają pod znakiem zapytania celowość obliczania tempa dekompozycji bez kompensacji temperatury danej rzeki. Podobną opinię przedstawił Irons i in. (1994), krytykując obiektywność porównań wartości bezwzględnych współczynnika k w rzekach z różnych obszarów geograficznych, a zwłaszcza interpretację wpływu stężenia biogenów na dekompozycję w ekosystemach rzek o odmiennej termice i różnym stopniu przekształcenia zlewni. Powszechnie wiadomo, że działalność człowieka wpływa nie tylko na jakość wód, ale prowadzi również do wielu przekształceń w zlewniach, jak: wylesienie, zmiana gatunków roślin w strefie brzegowej, rolnictwo, odsłanianie koryta rzeki poprzez wycinanie roślin, zabudowa hydrologiczna itd. Zmiany te powodują na ogół wzrost temperatury wody, a w konsekwencji wzrost tempa metabolizmu organizmów wodnych, w tym również organizmów rozkładających CPOM. W tak zmienionych warunkach wzrost dekompozycji nie musi wynikać wyłącznie z dopływu biogenów. Często autorzy porównują dekompozycję w rzekach naturalnych i przekształconych. Okazuje się wtedy, że temperatura wody pozytywnie koreluje ze stężeniami biogenów (np. Suberkropp i Chauvet 1995) i rozdzielenie efektu temperatury od wpływu biogenów na proces dekompozycji nie jest możliwe bez uprzedniej korekty temperatury przy obliczaniu współczynnika k . Natomiast po zastosowaniu korekty temperatury niejednokrotnie okazuje się, że istotny wpływ na dekompozycję miały tylko zmiany temperatury wody.

Wielu autorów uważa, że istnieje bezpośredni związek tempa dekompozycji z rozwojem grzybów *Hyphomycetes* i wpływem na grzyby czynników zewnętrznych, ta-

kich jak stężenia biogenów w wodzie, chociaż powiązania biogenów z grzybami nie są dostatecznie poznane (Chamier 1992). Opinie naukowców na temat przyspieszania tempa dekompozycji wskutek podwyższonej żywności są krańcowo różne. Graça (2001) uważa, że wzrost tempa dekompozycji może wynikać ze zwiększonej biomasy grzybów wodnych, jednak Robinson i Gessner (2000) nie potwierdzili takiej zależności.

Inni autorzy wykazali, że biomasa drobnoustrojów i tempo produkcji konidiów grzybów wodnych są wyższe na liściach kolonizowanych w wodach twardej (wysoka alkaliczność i pH) o wyższych stężeniach biogenów, niż w rzekach o twardej wodzie, ale niskich stężeniach biogenów lub w rzekach o miękkiej wodzie i jednocześnie ubogiej w biogeny (Bärlocher 1982, Rosset i in. 1982, Suberkropp 1991). Badania wymienionych wyżej autorów oraz wykonane w Polsce Południowej wskazują, że aktywność grzybów w liściach może być kontrolowana z zewnątrz przez czynniki chemiczne (chemizm wody). Na przykład, w zdegradowanej rzece Cedron, pod wpływem podwyższonych stężeń biogenów, stężenie fosforu w obu gatunkach liści istotnie wzrosło po dwóch tygodniach ekspozycji, co łączyło się z wyższą biomasa grzybów w liściach obu badanych gatunków. Tempo dekompozycji (wg negatywnego modelu wykładniczego) liści olszy było 3–4 razy wyższe niż liści dębu, co spowodowane było różnicami w ich składzie chemicznym.

W górskich rzekach będących pod długotrwałym wpływem zanieczyszczeń (np. oddziaływanie oczyszczalni na rzekę Kryniczankę), w których nie występują deficyty biogenów, podniesienie stężenia biogenów w wodzie może nie powodować istotnych oznak zwiększenia dekompozycji i zmian aktywności mikroorganizmów (podobnie stwierdzili Grattan i Suberkropp 2001, Royer i Minshall 2001). Poza tym, w przypadku silnego zanieczyszczenia organicznego (np. przez ścieki) stężenie tlenu w wodzie może nagle spadać, co zwykle prowadzi do spadku aktywności, liczebności i różnorodności organizmów wodnych, a w konsekwencji do spadku wartości wskaźników dekompozycji (Pascoal i in. 2001). Takie zjawisko zaobserwowano w Cedronie, gdzie różnorodność grzybów wodnych i rozdrabniaczy były niższe w porównaniu do stanowiska referencyjnego w Gościbi. Mimo, iż w prezentowanych badaniach nie mierzono stężenia tlenu w wodzie, jest wysoce prawdopodobne, że pod koniec zimy (luty–marzec) mogło dochodzić na niektórych zdegradowanych stanowiskach (np. w Cedronie) do znacznych spadków stężenia tlenu, wywołanych pojawieniem się grubej pokrywy lodu, co w efekcie mogło zmniejszyć tempo dekompozycji i metabolizm zespołów mikroorganizmów związanych z rozkładem liści. Ostatnio Hagen i in. (2006) wykazali, że tempo rozkładu nie zmieniało się istotnie między poszczególnymi kategoriami użytkowania rolniczego zlewni i nie wykazywało tendencji zgodnej z gradientem zagospodarowania rolniczego terenu, jaki znalazł wyraźne odbicie w chemizmie wody. Podobnie Huryn i in. (2002) nie znaleźli istotnych różnic w tempie dekompozycji liści klonu między rzekami w zlewniach zalesionych i rolniczych i jako przyczynę uznali antagonistyczny wpływ rozdrabniaczy bezkręgowych i biogenów zawartych w wodzie (azotany i ortofosforany).

Oczekiwany pozytywny wpływ biogenów na rozkład liści (oprócz kwestii kompensacji temperatury) w rzekach o podwyższonej żywności uległ prawdopodobnie również zmniejszeniu wskutek:

- gromadzenia się na liściach osadów drobnoziarnistych (FPOM), zwłaszcza w zlewniach intensywnie użytkowanych przez człowieka,
- niższej aktywności bezkręgowców (tj. mniejszej efektywności i liczebności rozdrabniaczy),
- wyższego stężenia metali ciężkich dopływających z przekształconej zlewni (rolnictwo, ścieki i urbanizacja).

W niniejszej pracy stwierdzono istotne różnice w tempie dekompozycji między liśćmi olszy i dębu oraz między typami worków (tj. z obecnością i przy braku makrokonsumentów). Największe różnice w tempie dekompozycji między typami stanowisk (eksperyment EE) wystąpiły w workach z liśćmi olszy, kolonizowanymi przez rozdrabniacze bezkręgowce. Wskazuje to, że w badanych górskich i chłodnych rzekach rozdrabniacze bezkręgowce mają większy wpływ na dekompozycję, niż podwyższone stężenia biogenów. Do podobnych wniosków doszli Irons i in. (1994). Stwierdzili oni, że wraz ze wzrostem szerokości geograficznej i obniżeniem termiki wody zaobserwować można zmniejszenie aktywności mikroorganizmów w dekompozycji liści i wzrost znaczenia rozdrabniaczy bezkręgowych. Niektórzy badacze znaleźli ilościowe związki stężeń biogenów w wodzie z rozdrabniaczami bezkręgowymi (tj. ich biomasa, liczebnością i różnorodnością), kolonizującymi pakiety liści (Rosemond i in. 2002, Niyogi i in. 2003, Pascoal i in. 2003). W badaniach nad wpływem użyźniania wody w kanałach rzecznych stwierdzono wyższe liczebności bezkręgowców wodnych, niż na stanowiskach kontrolnych naturalnej rzeki (Pearson i Connolly 2000).

Na ogół jednak, w większości badań naukowych nie koryguje się temperatury (patrz zalecenia Cummins i in. 1989, Irons i in. 1994) przy obliczaniu tempa dekompozycji między różnymi rzekami, co w efekcie może prowadzić do błędnych wniosków. Poza tym, tylko nieliczne prace naukowe donoszą o stosunkowo niewielkim wpływie biogenów na proces dekompozycji CPOM.

4.3. Wpływ upraw świerka na dekompozycję

Świerk pospolity jest typowym gatunkiem górskim w Europie środkowej (Alpy) i w Polsce (Karpaty) (Ellenberg 1986). W Beskidach naturalne występowanie świerka jest ograniczone do zespołu boru jodłowo-świerkowego (*Abieti-Piceetum montanum*), najczęściej na płaskich terasach, lokalnych wyniesieniach i wierzchołkach utworzonych z dużych krzemianowych bloków skalnych (Medwecka-Kornaś 1977). Świerk jest pionierskim gatunkiem w Beskidach biorącym udział w sukcesji wtórnej na terenach górskich po zaprzestaniu wypasu zwierząt (Michalik 1990). Gatunek ten występuje również na dnach głęboko wciętych dolin rzecznych. Jest to związane z warunkami termicznymi w zacienionych, chłodnych i wilgotnych terenach (Matuszkiewicz 1977). Jak się uważa, występowanie świerka nad brzegami górskich rzek ma charakter antropogeniczny i jest związane z uprawami świerka i jodły w siedliskach kwaśnej buczyny (Danielewicz i Pawlaczyk 1998).

Świerk ma wysokie wymagania względem wody i jest zaliczany do mezohigrofitów – drzew o ponadprzeciętnym zapotrzebowaniu na wodę (Puchalski

i Prusinkiewicz 1990). Jest on doskonale przystosowany do korzystania z wilgoci zawartej w górnej części gleby w pobliżu rzek, ponieważ posiada gęsty i płaski system korzeniowy. W Beskidach świerk jest wypierany przez gatunki liściaste. W przypadku suszy hydrologicznej słabiej przeżywa, ponieważ system korzeniowy nie dociera do głębszych warstw wód gruntowych (strefa hyporeiczna w pobliżu potoków górskich).

Plantacje świerkowe założone w siedliskach lasów bukowych wyróżniają się wyrównanym wiekiem i osłabioną żywotnością drzew, ubogą różnorodnością gatunkową roślin towarzyszących w runie oraz zmianami w zespole fitocenoz na gatunki acidofilne. Maksymalizacja produkcji drewna w Beskidach doprowadziła w okresie dwustu ostatnich lat do nasilenia uprawy świerka w monokulturach. Do upraw świerka używano roślin pochodzących z obcych genetycznie i siedliskowo dla Polski obszarów południowych Niemiec.

W różnych rejonach Beskidów (nadleśnictwa Nowy Targ, Krościenko, Myślenice i Piwniczna) występują lite drzewostany świerkowe charakteryzujące się złym stanem zdrowotnym (Pauli-Wilga i in. 2005). Wspomniany obszar zagrożonych świerczyn pokrywa się dokładnie z lokalizacją stanowisk na rzekach objętych badaniami dekompozycji w eksperymencie EMR w Beskidach (Ryc. 3). W zdegradowanych rzekach (eksperyment EMR), w strefie brzegowej udział świerka wynosił od 30% (np. Furcówka i Sielski) do 80% (Lepietnica). W uprawach świerka, który nie tworzył wyłącznie jednogatunkowych zespołów nad brzegami rzek, często występowała jodła (*Abies alba* Mill.) od 10 do 20% powierzchni (Furcówka, Czerwonka, Gorcowy, Ustępane i Sielski). W niniejszych badaniach stanowiska zdegradowane uprawami świerka połączono w pary ze stanowiskami referencyjnymi (rzeki Roztoka Mała, Olszowy, Kamienica, Turbacz i Ustępane), na których przeważały drzewa liściaste, głównie buk zwyczajny (*Fagus sylvatica* L.) i olsza szara (*Alnus incana* (L.) Moench), a zajmowały one od 40 do 80% powierzchni brzegów.

W małej skali badań (para rzek Turbacz–Czerwonka, seria SC) nie znaleziono istotnych różnic w tempie dekompozycji (dwa typy worków i dwa gatunki liści) między rzeką naturalną i potencjalnie zdegradowaną wpływem upraw świerka. W szerszej skali przestrzennej (pięć par stanowisk, seria SJ, eksperyment EMR) wykryto efekty wpływu pojedynczych czynników (typ worka, gatunek liści, typ stanowiska) na tempo dekompozycji. Uprawy świerka nie wywierały jednak jednoznacznego wpływu na tempo dekompozycji, a zależało ono raczej od danej pary stanowisk (np. 7. para – pozytywny wpływ, 10. para – negatywny). Brak jednoznacznie negatywnego wpływu upraw świerka można najprawdopodobniej tłumaczyć: 1. słabym oddziaływaniem świerka na pH rzek w wyniku buforujących właściwości gleby na podłożu fliszu karpackiego (Berger i in. 2002) i/lub 2. maskowaniem wpływu w wyniku dopływu liści gatunków drzew liściastych, co miało pozytywny wpływ na tempo dekompozycji. Wielu badaczy (głównie w Europie Zachodniej) wykazało negatywny wpływ sztucznych upraw drzew iglastych na strukturę organizmów i dekompozycję w rzekach (Ormerod i in. 2004, Dobson i Cariss 2000, Laitung i in. 2002, Harriman i in. 2003), jak również na funkcjonowanie całego ekosystemu (Pretty i Dobson 2004, Pretty i in. 2005). Jak już wiadomo, drzewa iglaste mają szereg negatywnych oddziaływań na dekompozycję CPOM w małych

rzekach (Graça 2001). Ich igły są twarde, ubogie w biogeny (Friberg i Jacobsen 1994, Berg i Laskowski 2006) i zawierają substancje antygrzybicze (Bärlocher i Oertli 1978), co powoduje, że mają niską wartość jako źródło pokarmu, zarówno dla detrytosożerców bezkręgowych, jak i dla reducentów mikrobiologicznych.

Negatywny wpływ upraw drzew iglastych na ekosystemy rzeczne najczęściej przejawia się w zredukowanej liczebności, różnorodności, biomacie, wylotach imago i wielkości dorosłych owadów (Ventura i Harper 1996, Thomsen i Friberg 2002). W cytowanych powyżej badaniach ten negatywny wpływ wynikał z zakwaszenia gleby lub wody w rzekach. W prezentowanych badaniach w paśmie Beskidów nie stwierdzono natomiast zakwaszenia wody w rzekach płynących w lasach z uprawami świerka (Ryc. 5). Co ciekawe, Friberg (1997) badając w Danii większe rozdrabniacze o dłuższych cyklach życia odkrył, że są one ściślej związane z lasami iglastymi, niż z liściastymi. Dekompozycja liści w rzekach o niskim pH może ulegać spowolnieniu w wyniku utraty kluczowych gatunków, które działają efektywnie jako rozdrabniacze CPOM (np. kielże, Dangles i in. 2004a).

Biomasa i sporulacja wodnych grzybów *Hyphomycetes* w Gorcach nie były związane ze składem gatunkowym drzew strefy brzegowej. Na liściach dębowych różnorodność gatunkowa i produkcja konidiów *Hyphomycetes* w zmodyfikowanej uprawami świerka zlewni Czerwonki były istotnie wyższe w porównaniu do referencyjnej rzeki Turbacz.

W badaniach rzek beskidzkich stwierdzono negatywny wpływ upraw świerka na zespoły rozdrabniaczy bezkręgowych. Względne zmniejszenie dopływu CPOM (liście drzew liściastych) we wszystkich zdegradowanych rzekach powodowało wyraźną zmianę struktury rozdrabniaczy. Następową ilościową redukcją małych gatunków widelnic i wzrost liczebności większych gatunków rozdrabniaczy (*Trichoptera* i *Gammaridae*) w obu gatunkach liści. Istotnie niższą różnorodność zespołu rozdrabniaczy na obu gatunkach liści dla rzeki zdegradowanej znaleziono w 7. parze (Ustępne – Gorcowy). Ogólnie, analiza PFA (dla każdego typu worka i gatunku liści, seria danych SJ) wykazała, że ani udział świerka, ani ogólniej udział drzew iglastych (świerk, jodła i modrzew) w strefie brzegowej nie wpływały na tempo dekompozycji i liczebność rozdrabniaczy.

Whiles i Wallace (1997) stwierdzili ogólnie spadek liczebności (o 57%) i biomasy (o 74%) bezkręgowców w rzece w lesie sosnowym (sosna amerykańska *Pinus strobus* L.), w porównaniu do rzeki w mieszanym lesie liściastym. Biomasa rozdrabniaczy też była niska w rzece z lasem sosnowym, ale ogólnie liczebność rozdrabniaczy, spowodowana obecnością drobnych larw *Leuctra* spp. była wyższa w lesie iglastym. Odwrotnie było w przypadku badań prowadzonych w Gorcach. W referencyjnej rzece Turbacz ilościowo dominowały drobne *Plecoptera* na liściach dębu i w porównaniu do zdegradowanej Czerwonki liczebność rozdrabniaczy była ok. dziesięciokrotnie wyższa, ale tylko w jednym terminie (po 42. dniach ekspozycji). W późniejszym okresie liczebność rozdrabniaczy wzrosła w Czerwonce. Prawdopodobnym wyjaśnieniem przyczyn tych zmian liczebności w trakcie eksperymentu EMR było wyczerpywanie się CPOM w Czerwonce po 93. dniach. Na skutek ograniczenia puli CPOM rozdrabniacze, w poszukiwaniu wartościowego pokarmu, zaczęły liczniej zasiedlać eksponowane worki z liśćmi dębu, ponieważ dzięki powolnej dekompozycji liści stanowiły w tym okresie atrakcyjniejsze źródło pokarmu, niż lokalne źródła C w postaci igieł świerka i jodły.

Poza tym liście dębu cechowała wysoka różnorodność grzybów, w porównaniu do liści olszy. W badaniach przeprowadzonych w Kanadzie i USA (eksperymenty z manipulacją zasobami CPOM) stwierdzono, że stopniowe wyczerpywanie się źródła pokarmu (CPOM) w okresie późnej zimy prowadzi do wystąpienia okresu „głodówki” u bezkręgowców, tak więc dostępność CPOM jest czynnikiem limitującym liczebność i produkcję wtórną tych zwierząt (Richardson 1991, Wallace i in. 1997).

Badania metabolizmu w Turbaczu i Czerwonce ujawniły między innymi istotną zależność respiracji liści olszy od pH wody (regresja wieloraka $R^2_{sk.} = 0,62$, $P < 0,02$) oraz związek między konsumpcją tlenu przez mikroorganizmy w liściach dębu a zawartością biogenów w liściach (P i N) oraz z pH wody, przewodnictwem i rozpuszczonym azotem nieorganicznym w wodzie ($R^2_{sk.} = 0,93$, $P < 0,02$).

Jak zatem wynika z powyższej dyskusji – pokrywa roślinna pasa brzegowego rzek wpływa znacząco na skład i liczebność wodnych rozdrabniaczy bezkręgowych, aby jednak wpływ roślinności miał istotne znaczenie powinny być spełnione trzy warunki:

- roślinność pasa brzegowego małych i średnich rzek stanowi główne źródło energii (liści) dla określonego odcinka rzeki,
- bezkręgowce rzeczne wykazują wybiórczość względem gatunków roślin,
- ilość pokarmu w rzekach ogranicza rozwój bezkręgowców (Richardson 1991, Dobson i in. 1992, Wallace i in. 1997, 1999).

Dane prezentowane w tej pracy wraz z wynikami innych autorów na ten temat nie pozwalają na wysuwanie tak jednoznacznych wniosków. Stout i in. (1993) porównali populacje rozdrabniaczy bezkręgowych z dwóch typów rzek przepływających przez względnie dojrzały las z rzekami przepływającymi przez tereny, na których dokonano zrębu całkowitego przed 11 laty. Dojrzały las, w porównaniu z lasem młodym (zdegradowanym), był zasobniejszy w drzewa z wolno rozkładającymi się liśćmi, wyższa była też w nim ilość materii organicznej. Pomimo istnienia tych różnic stwierdzono, że produkcja rozdrabniaczy była wyższa w drugim systemie zdegradowanym. Z kolei Abelho i Graça (1996) wykazali niskie zagęszczenie bezkręgowców w rzekach płynących przez teren z monokulturą eukaliptusa, w porównaniu z terenem lasu mieszanego. Jak się okazało później, zjawisko to było związane z niską wartością pokarmową liści eukaliptusa dla rozdrabniaczy (Canhoto i Graça 1999). Cummins i in. (1989) zaproponowali model pozwalający ocenić zmiany w pasie roślinności brzegowej, wpływające na ekosystemy rzek. Według tego modelu, sezonowe zmiany biomasy rozdrabniaczy bezkręgowych mogą być wyznaczone na podstawie składu roślinności brzegowej lub stopnia zacienienia rzeki. Autorzy ci sugerowali, że odchylenia od wyznaczonej biomasy rozdrabniaczy w zdegradowanych środowiskach wodnych można wykorzystać jako wskaźnik zakłócenia ekosystemu rzeki. Hipoteza ta jednak nie doczekała się ani wielu badań, ani praktycznego zastosowania w monitoringu rzek.

Należy stwierdzić, że ze względu na złożoność relacji i liczbę potencjalnych czynników regulujących powiązania ekosystemu lądowego z ekosystemem rzeki, nie udało się w pełni wyjaśnić wątpliwości (na podstawie badań własnych i innych autorów) odnośnie przeważających obecnie opinii o negatywnych konsekwencjach wprowadzania

upraw drzew iglastych lub innych roślin obcego pochodzenia w strefach brzegowych rzek górskich (Collen i in. 2004, Dangles i in. 2004b).

4.4. Stechiometria biogenów w liściach podlegających dekompozycji

Dotychczas podjęto niewiele szczegółowych badań z zastosowaniem wskaźników chemicznych i strukturalnych, w celu wyjaśnienia wzajemnych zależności między tempem dekompozycji i różnymi aspektami jakości zasobów pokarmowych zawartych w detrytusie rzeczny (Moe i in. 2005). Do wskaźników tych zalicza się zawartość ligniny, twardość liści oraz proporcje biogenów (C:N, C:P, N:P) oraz ich kombinacje, jak np. lignina:N (Melillo i in. 1982, Gessner i Chauvet 1994, Quinn i in. 2000, Royer i Minshall 2001).

Udział biogenów w badanych liściach ulegał zmianom. Przed zanurzeniem w wodzie, w suchej masie liści olszy znajdowało się 3,01% N i 0,09% P, a w liściach dębu 1,64% N i 0,12% P. Zaraz po zanurzeniu, zawartość P w liściach obu typów gwałtownie spadała względem wartości początkowych. Wyjątek stanowiły liście olszy eksponowane w zdegradowanym Cedronie (EE). W Turbaczu i Czerwonce (EMR) w obu gatunkach liści nastąpił spadek P w drugim tygodniu ekspozycji. W liściach dębowych (2 tydzień), zawartość P była wyrównana i nie różniła się istotnie między typami rzek (EMR). Podczas dekompozycji, zawartość N niezależnie od rodzaju eksperymentu, typu rzeki, czy rodzaju worków, była zawsze wyższa w liściach olszy, niż dębu. Zawartość fosforu w liściach dębu (z wyjątkiem Cedronu), nie przekraczała 0,08%, a w Czerwonce (EMR) zawartość P dla obu gatunków spadła poniżej tej wartości. Najwyższe wartości P dla obu gatunków występowały w bogatym w biogeny Cedronie.

Generalnie stwierdzono, że podczas dekompozycji w badanych rzekach w obu typach liści (oprócz spadku ich bezwzględnej masy) następował spadek stosunku biogenów C:N – dla olszy z 16,3 do 15,1; dla dębu z 31,3 do 25,5 oraz C:P – dla olszy z 1963 do 979 i dla dębu z 1754 do 1075 (wskaźniki wagowe przeliczono na stosunki molowe – [mol:mol] – dla C:N i C:P, Sterner i Elser 2002). Zatem w trakcie dekompozycji detrytusu CPOM następuje zmiana jakościowa biogenów: z detrytusu o względnie wysokiej zawartości C (tj. o niskiej wartości odżywczej dla bezkręgowców), do detrytusu o wysokim udziale N i P (o wysokiej wartości odżywczej). Podobne stosunki (obliczone z wartości molowych biogenów) C:N dla olszy – 14,3 i dębu – 25,5 oraz C:P dla olszy – 884 i dębu – 1121 podali Hładyz i in. (2009), badając dekompozycję tych samych gatunków liści w Irlandii.

Proporcje C do biogenów w detrytusie CPOM są zwykle wysokie w porównaniu z wartościami dla dennych producentów pierwotnych i peryfitonu (Enriquez i in. 1993, Findlay i in. 2002, Cross i in. 2003, Stelzer i in. 2003), a ich wysokie wartości mogą być przyczyną hamowania wzrostu i ogólnego rozwoju rozdrabniaczy bezkręgowych (Iversen 1974, Cross i in. 2003). Na takie działanie wskazują wyniki doświadczeń laboratoryjnych, w których larwy muchówki (*Tipula*) często obserwowanej w badanych rzekach o wysokim stężeniu biogenów, karmiono liśćmi topoli osikowej (*Populus tremuloides* Michx.) poddanymi uprzednio działaniu wysokiego stężenia CO₂, co powo-

dowało wzrost stosunku C:N w liściach (Tuchman i in. 2002). Wskaźniki efektywności trawienia i wzrostu dla tych larw muchówek były znacznie niższe, niż wskaźniki dla larw kontrolnych, karmionych liśćmi nie poddanymi działaniu CO₂.

Kontrolowane doświadczalnie zwiększanie CO₂ dla uprawianych roślin powoduje w nich wzrost stosunku C do biogenów, co jednak w niewielkim stopniu wpływa na rozkład liści przez mikroorganizmy (Rier i in. 2005). W drobniejszym detrytusie FPOM wskaźniki C do biogenów stopniowo maleją wraz ze zmniejszaniem się wielkości cząstek tej frakcji (Sinsabaugh i Linkins 1990). Redukcji cząstek towarzyszy z kolei zwiększanie się stosunku powierzchni do objętości cząstek, co sprzyja immobilizacji i adsorpcji mikrobiologicznej biogenów. Na przykład, Cross i in. (2005) stwierdzili w górskich rzekach Appalachów spadek C:biogenów z 4000 do 350 (C:P) i z 70 do 25 (C:N) wraz ze spadkiem wielkości cząstek FPOM od >4 mm do <125 μm. W niniejszych badaniach stężenie biogenów w analizowanych liściach rosło w czasie ekspozycji w czterech rzekach (najwyraźniej w Cedronie) przy jednoczesnym spadku stosunku C:biogenów, a pod koniec eksperymentu (głównie w workach DS) przeważała drobniejsza frakcja FPOM pozostałej masy liści, skolonizowana przez mikroorganizmy. Grzyby i bakterie rozkładające liście w rzekach różnią się znacznie stosunkiem C:biogenów i ich zakresy wynoszą odpowiednio dla grzybów/bakterii C:N 6,5–9,0/2,9–7,6 oraz C:P 300–1190/3–700 (Sterner i Elser 2002, Cross i in. 2005).

Sucha masa ciała konsumentów bezkręgowych w rzekach wykazuje niższe wskaźniki C:biogenów i mniejszą zmienność biogenów, niż ich podstawowy pokarm, jakim są liście (Cross i in. 2003, 2005). Hladyz i in. (2009) wykazali stosunkowo niskie wartości wskaźników C:biogenów (w zakresach C:N 6,2–7,1 oraz C:P 56–552) dla podobnych rozdrabniaczy, jakie opisano dla rzek Polski Południowej w niniejszym opracowaniu (rodzaje *Protonemura*, *Gammarus*, *Halesus*, *Potamophylax*). Takie duże różnice (niekiedy o rząd wielkości) między wskaźnikami stechiometrycznymi sugerują istnienie dużej nierównowagi między zasobami pokarmowymi a konsumentami detrytusy, co jest typowe dla heterotroficznych ekosystemów rzek (Liess i Hillebrand, 2005). Jest to widoczne u kielży (*Gammarus*), które miały ze wszystkich badanych bezkręgowców najniższy wskaźnik C:P (wartość 56), a tym samym najwyższą zawartość fosforu (Hladyz i in. 2009).

Przyjmując funkcjonalną klasyfikację bezkręgowców (FFG, sposób odżywiania się wg Cummins i Kluga 1979), wykazano, że drapieżniki zawierają wyższe ilości P i N (o 12–93% > P i 7–16% > N), niż pozostałe grupy włączając w to rozdrabniacze (Cross i in. 2003).

Jakość detrytusy powstającego z liści, który stanowi podstawowy pokarm konsumentów rzecznych, różni się zasadniczo i zależy od gatunku roślin (Gessner i Chauvet 1994, Tibbets i Molles 2005) w strefie pasa brzegowego rzeki, która z kolei jest kształtowana przez szereg naturalnych i antropogenicznych czynników (rozdział 4.3). Do czynników tych, w dużym uproszczeniu, można zaliczyć naturalną sukcesję lasów (Benfield i in. 2001), inwazje obcych gatunków (Lecerf i in. 2007a) oraz zastępowanie rodzimych gatunków gatunkami obcego pochodzenia (np. plantacje eukaliptusa, Graça i in. 2002).

Wiele stref brzegowych rzek na całym świecie posiada obecnie sztucznie wprowadzone i/lub zawleczone nierodzące gatunki roślin i chociaż nie wszystkie gatunki obce

stają się inwazyjnymi, niektóre z nich naturalizują się i mogą mieć silny wpływ na ekosystem rzeki (Mack i in. 2000, Chapin 2003), powodując zmiany w dopływie i jakości CPOM z lądu (Molinero i Pozo 2006). Powyższe zjawiska mogą wywierać istotny wpływ na wyższe poziomy troficzne, które są zależne zarówno od detrytosożerców jak i mikroorganizmów, a te z kolei od skomplikowanego łańcucha przemian detrytusu (Woodward i in. 2005a, Woodward i in. 2005b).

4.5. Tempo dekompozycji w ocenie zdrowotności rzek

Kondycja rzeki może się zmieniać wskutek zakłóceń, przechodząc od stanu naturalnego do zdegradowanego. Jednym z ważniejszych warunków poprawy jakości stanu rzek jest właściwa ocena, pozwalająca na wykrycie przypadków degradacji lub efektów renaturalizacji rzek. Zwykle stosuje się jedną lub kilka miar oceny w celu oszacowania lub monitorowania zdrowotności rzek. Zdrowotność rzek mierzyć można tradycyjnie przy użyciu wskaźników strukturalnych, jak na przykład analizy fizyczno–chemiczne wody i/lub skład zespołów organizmów (bezkęgowce, glony, bakterie, Barbour i in. 1999, Boulton 1999). Okazuje się jednak, że ekosystemy rzek posiadają również cechy funkcjonalne (Meyer 1997), które można mierzyć za pomocą wskaźników lub procesów zachodzących w czasie na różnych poziomach ekosystemu. Właściwa charakterystyka ekosystemu wymaga szerokiej wiedzy o rzekach (Gessner i Chauvet 2002), ponieważ stresory (tj. czynniki wywołujące negatywne efekty) mogą powodować zmiany w strukturze lub w funkcjonowaniu rzek lub w obu tych aspektach analizy ekosystemu jednocześnie (Bunn i Davies 2000, Riipinen i in. 2009).

Bezpośrednie pomiary funkcji ekosystemu mogą również umożliwić wyróżnienie klas jakości wód pod kątem gradientu warunków biologicznych (Davies i Jackson 2006). Jedynym funkcjonalnym wskaźnikiem stosowanym rutynowo przy ocenie jakości wód jest biologiczne zapotrzebowanie tlenu (ZBT), które jest miarą całkowitej potencjalnej respiracji (mikroorganizmów) w toni wodnej. Jest ono stosowane najczęściej przy badaniu stanowisk narażonych na dopływ ścieków organicznych. Pozostałe procesy zachodzące w ekosystemie mogą być używane alternatywnie jako funkcjonalne wskaźniki stanu zdrowotności. Do procesów tych można zaliczyć tempo przyswajania biogenów (Sabater i in. 2000), respirację mikrobiologiczną (Hill i in. 2002), nityfikację (Bernhardt i in. 2002), eksport FPOM (Wallace i in. 1996), retencję CPOM (Quinn i in. 2007) i produkcję wtórną bezkręgowców (Buffagni i Comin 2000). Badanie tych procesów nie jest jednak łatwe, wymaga dużej wiedzy i doświadczenia oraz znacznych nakładów finansowych (Benfield 1996, Gessner i Chauvet 2002). Spośród wymienionych wyżej wskaźników, tempo dekompozycji i metabolizm ekosystemu (produkcja glonów i respiracja ekosystemu, Hornberger i in. 1977, Bott 1996, Hill i in. 1997, Young i Huryn 1999, Bunn i Davies 2000, Fellows i in. 2006) uwidacznia wpływ stresorów środowiskowych, a stosowanie tych wskaźników funkcjonalnych jest względnie łatwe (Matthews i in. 1982).

Gessner i Chauvet (2002), w oparciu o tempo dekompozycji materii organicznej, zaproponowali użyteczne narzędzie—test oceny zdrowotności rzek (Tab. 2). W przeprowa-

dzonych badaniach zastosowano kryteria zaproponowane przez powyższych autorów celem sprawdzenia przydatności tego testu do oceny rzek w południowej Polsce. Test Gessnera i Chauveta opiera się na dwóch zasadach:

1. polega na względnym porównaniu wartości k z badanej rzeki z wartościami z odpowiedniej rzeki referencyjnej i wprowadza kryteria dysfunkcji ekosystemu w oparciu o wartości z rzek referencyjnych. Na przykład, jeżeli tempo dekompozycji w rzece testowanej mieści się w 30% tempa zmierzonego w rzekach referencyjnych, to wskazuje to na dobry stan zdrowotności, podczas gdy tempo wynoszące $<50\%$ lub $>200\%$ wartości tempa stanowisk referencyjnych świadczy o istnieniu nieprawidłowości w funkcjonowaniu ekosystemu. Wartości pośrednie między zakresami wskazują umiarkowany efekt stresora/stresorów. Dla ułatwienia oceny zdrowotności różnych rzek, każdemu zakresowi przyporządkowano punkty w skali od 0 do 2.

2. polega na porównaniu bezwzględnej wartości k stanowiska testowanego z wartościami bezwzględnymi na stanowisku referencyjnym (Tab. 2). Gessner i Chauvet (2002) sugerują, że wartości k (doba^{-1}) w zakresie 0,01–0,03 wskazują na ogólnie dobrą kondycję rzeki, podczas gdy wartości spoza tego zakresu sugerują umiarkowaną lub na silną dysfunkcję ekosystemu. Bez bliższej wiedzy o rodzaju liści i bez dokładnej charakterystyki rzek nie można jednak ustalić wiarygodnej wartości bezwzględnej współczynnika dekompozycji k (Young i in. 2008).

Jeśli zatem w jakimś określonym rejonie monitoringu rzeki są już sklasyfikowane oraz zmierzone jest też tempo dekompozycji na stanowiskach referencyjnych, to można wyznaczyć w innych rzekach, z pewną dozą prawdopodobieństwa, wartości absolutne współczynnika dekompozycji k , nie odbiegające w zasadniczy sposób od wartości dla stanowisk referencyjnych.

W oparciu o dane dotyczące tempa dekompozycji uzyskane w niniejszych badaniach i na podstawie omówionych wyżej kryteriów Gessnera i Chauvet (Tab. 2) testowano stan zdrowotności potencjalnie zdegradowanych rzek, na które wpływały dwa typy stresorów: podwyższona żywność wody (EE) i modyfikacja strefy brzegowej (EMR). Na podstawie tempa dekompozycji liści olszy w obu rodzajach worków, wykazano dysfunkcję ekosystemów rzek o żyznej wodzie w zakresie od umiarkowanej do silnej. Zanieczyszczenia miały większy wpływ na rozkład liści dębu, niż olszy, co widać wyraźnie na przykładzie silnie zanieczyszczonej Kryniczanki. Dekompozycja, która zachodziła w rzekach będących pod wpływem upraw świerka ujawniła umiarkowane zakłócenia w pięciu badanych rzekach (liście olszy w workach o drobnych okach). Ocena zdrowotności tych samych rzek na podstawie rozkładu liści dębu wykazała natomiast silniejszy negatywny wpływ strefy brzegowej. Biorąc pod uwagę wszystkie testowane wskaźniki (w tym rodzaje worków i oba gatunki liści), największą dysfunkcję wykazała Furcówka.

Zastosowana metoda oceny zdrowotności rzek (Gessner i Chauvet 2002) potwierdziła negatywny wpływ badanych stresorów na ekosystemy rzek, chociaż wartości wskaźników nie zawsze się pokrywały i nie dawały jednoznacznej oceny. Wątpliwości budzi nieuwzględnianie przez autorów testu wpływu temperatury na proces dekompozycji. Taka korekta temperatury we wskaźnikach opartych na bezwzględnych wartościach

k (np. kz) wydaje się konieczna, ponieważ jesienią i zimą w górskich rzekach niskie wartości tempa dekompozycji ($kz < 0,005$) mogą wynikać w większym stopniu z niskiej temperatury wody, niż z oddziaływania niekorzystnych czynników.

Stosując względne wskaźniki tempa dekompozycji (z użyciem obu typów worków), oparte o metodę oceny Gessnera i Chauvet (2002), Pascoal i in. (2003) wykazały zgodność oceny dysfunkcji zanieczyszczonych rzek w Portugalii z ocenami otrzymanymi na podstawie wskaźników biotycznych, opartych na makrobezkręgowcach dennych. W najnowszym piśmiennictwie przeważają jednak negatywne opinie na temat tej metody i możliwości jej stosowania przy szacowaniu zdrowotności ekosystemów wód płynących. Na przykład Hagen i in. (2006) wykazali, że proces dekompozycji liści w rzekach Ameryki Północnej nie był przydatny do ich oceny, ponieważ tempo dekompozycji w rzekach nie zmieniało się istotnie między poszczególnymi kategoriami użytkowania rolniczego zlewni. Tempo dekompozycji w tych rzekach nie wykazywało tendencji zgodnej ze stopniem zagospodarowania rolniczego terenu, który jednak znalazł wyraźne odbicie w chemizmie wody. Z drugiej strony autorzy ci przyznali, że brak różnic w tempie dekompozycji między użytkowymi kategoriami odcinków rzek mógł być także spowodowany małą ilością prób i dużą naturalną wariacją tempa dekompozycji.

Na tempo dekompozycji ma wpływ wiele czynników, często o przeciwnym działaniu, co ogranicza stosowanie tego parametru jako wskaźnika przy ocenie zdrowotności rzek. Huryn i in. (2002) nie stwierdzili istotnych różnic w tempie dekompozycji liści klonu między rzekami w zlewniach zalesionych i rolniczych, a jako przyczynę uznali antagonistyczny wpływ na ten proces zarówno rozdrabniaczy bezkręgowych, jak i biogenów zawartych w wodzie (azotany i $P-PO_4$). W badaniach tych, w rzekach o niskich stężeniach biogenów, liczebność rozdrabniaczy była wysoka (zlewnie zalesione), a w rzekach o wysokich stężeniach biogenów – przeciwnie – liczebność tych zwierząt była niewielka (rzeki pod wpływem rolnictwa).

Podobnie Niyogi i in. (2003), badając rzeki w zlewniach leśnych i rolniczej, nie znaleźli różnic w ocenie zdrowotności na podstawie wskaźników dekompozycji, a za przyczynę uznali negatywny efekt sedymentacji na rozkład liści.

Podsumowując wyniki własne i innych autorów należy zalecić dużą ostrożność w stosowaniu i interpretacji metody oceny zdrowotności rzek na podstawie tempa dekompozycji.

Wiadomo, że idealny wskaźnik powinien w sposób przewidywalny reagować na stresory antropogeniczne i jednocześnie być mało wrażliwy na naturalną (czasową i przestrzenną) zmienność ekosystemu rzeki (Norris i Hawkins 2000). Takie wskaźniki, jak tempo dekompozycji czy metabolizm są wrażliwe zarówno na naturalną zmienność, jak i na zmiany wywołane przez aktywność człowieka, dlatego przy doborze wskaźnika nie da się uniknąć szeregu kompromisów. Potencjalnym wskaźnikom stawiane są wysokie wymagania: możliwość szerokiego stosowania, odpowiednia czułość i niezawodność we wszystkich sytuacjach (Gessner i Chauvet 2002). Wskaźniki zdrowotności ekosystemu rzeki powinny uwzględniać zarówno lokalne warunki panujące w naturalnych rzekach, mających wody chemicznie niezanieczyszczone, jak i warunki

w rzekach, w których mogą wystąpić zanieczyszczenia. Właściwie dobrane wskaźniki funkcjonalne, powinny mieć następujące cechy (Norris i Hawkins 2000):

- prostota pomiaru w rzece,
- łatwość interpretacji wyników,
- kompatybilność z istniejącymi systemami i skalami pomiarowymi,
- przydatność dla instytucji administrujących ciekami,
- możliwość weryfikacji naukowej – szacowanie błędu i przedziałów ufności oceny.

4.6. Rola grzybów *Hyphomycetes* w dekompozycji

Gdy liście wpadają jesienią do rzek, są już zasiedlone przez mikroorganizmy (Paul i Meyer 1996). Po zwilżeniu liści następuje gwałtowny przyrost biomasy mikroorganizmów (Suberkropp i in. 1983, Gessner i in. 1997). Towarzyszy temu kolonizacja przez wodne grzyby *Hyphomycetes* (Bärlocher 1992), które podczas dekompozycji liści w wodzie zastępują lądowe mikroorganizmy (Rodrigues i Graça 1997). Bakteryjna kolonizacja liści ma mniejsze znaczenie, zwłaszcza jeżeli bierze się pod uwagę przyrost masy organizmów (Baldy i in. 1995).

Grzyby oznaczone w badanych rzekach należą w większości do gatunków kosmopolitycznych, spotykanych w większości rzek świata. Znajdowane są one również na różnych substratach w wodach powierzchniowych Polski (Czeczuga i Orłowska 1995, Czeczuga i in. 2002). Wyniki badań wykazały, że na obu eksponowanych gatunkach liści i we wszystkich rzekach dominował grzyb *Flagellospora curvula* Ingold (16,5–57,6%). Dwa gatunki: *Clavariopsis aquaticus* Ingold i *Anguillospora mediocercis* Gönczöl & Marvanova kolonizowały licznie liście dębu. Natomiast *Tetrachaetum elegans* Ingold preferował w zanieczyszczonej rzece Cedron (wpływ biogenów) liście olszy (6,9%). Średnia liczba taksonów ($S=14$) i różnorodność grzybów ($H'=2,47$) były niższe na liściach olszy w rzece Cedron (wpływ żyzności wody), niż na pozostałych stanowiskach. Podobnie Czeczuga i in. (1984–85) stwierdzili największe bogactwo gatunkowe grzybów wodnych w czystych wodach powierzchniowych, w porównaniu z zanieczyszczonymi (rzeki Narew i Supraśl).

W odróżnieniu od liści olszy, na liściach dębu liczba taksonów i różnorodność osiągnęły wartości maksymalne (odpowiednio $S=2$, $H'=3,05$) w rzece Czerwonce, będącej pod wpływem monokultury świerka.

W prezentowanych badaniach stwierdzono za pomocą analizy skupień, że najbardziej odrębne taksonomicznie zespoły grzybów występowały na liściach dębu (eksperyment – wpływ biogenów EE). Wbrew oczekiwaniom, wyniki analizy skupień wykazały bardziej zbliżony skład zespołów grzybów na tych samych gatunkach roślin, niż między typami stanowisk (zdegradowane czy naturalne). Zatem typ rzeki i jej żyzność nie wpływał w takim stopniu na skład gatunkowy grzybów, jak typ liści. Obserwacja ta może sugerować, że skład chemiczny liści w badanych rzekach był istotniejszy dla grzybów *Hyphomycetes*, niż skład chemiczny wody w rzekach (patrz różnice składu biogenów w liściach, rozdział 4.3). Z kolei z badań Wood–Eggenschwiler i Bärlocher (1983) wynika, że zespoły grzybów z szes-

nastu rzek różniły się istotnie między czterema badanymi regionami geograficznymi (Szwarcwald, Wogezy, Alpy i Jura Szwajcarska), a w obrębie regionów zespoły te były bardzo podobne.

W badaniach w Polsce Południowej wykazano, że na różnorodność grzybów (H') kolonizujących liście olszy nie miały większego wpływu ani żyzność wody (rzeka Cedron), ani obecność monokultury świerka pospolitego (rzeka Czerwotka), natomiast wpływ ten zaznaczył się w stosunku do dekompozycji liści dębu – negatywnie w przypadku biogenów i pozytywnie w przypadku monokultury świerka.

Duarte i in. (2008) także prowadzili porównawcze badania wpływu wody na mikrobiologiczną dekompozycję liści na stanowisku naturalnym i zanieczyszczonym. Grzyby na liściach początkowo eksponowano w czystej rzece, a następnie przeniesiono je do położonego poniżej odcinka zanieczyszczonego. Odcinki rzeki wykazywały istotne różnice w stężeniach organicznych i nieorganicznych biogenów oraz metali ciężkich. W wodzie zanieczyszczonej nastąpiło zmniejszenie tempa dekompozycji, biomasy grzybów i tempa sporulacji, podczas gdy biomasa bakterii wzrosła. Różnorodność grzybów była aż czterokrotnie niższa w zanieczyszczonej wodzie, niż w czystej. Wykazano ponadto, że liczba dominujących gatunków na niezanieczyszczonego stanowisku (m.in. *Articulospora tetracladia*, *Anguillospora filiformis* i *Lunulospora curvula*) uległa znacznej redukcji na stanowisku zdegradowanym. Wyniki te wskazują wyraźnie na wrażliwość tych gatunków na zanieczyszczenia. Potwierdzają to też badania Suberkroppa i Chauveta (1995), którzy analizowali wpływ czynników chemicznych wody na dekompozycję, stężenie ATP i zespoły grzybów kolonizujące liście tulipanowca amerykańskiego (*Liriodendron tulipifera*) w ośmiu zróżnicowanych rzekach. Znalezione pozytywne związki między temperaturą i chemizmem rzek (fosforany i azotany) a biomasa grzybów i ich aktywnością. W rzekach o twardej wodzie badane parametry grzybów były związane tylko z azotanami. Próba przeniesienia badanych liści z rzeki o twardej i żyznej wodzie do rzeki uboższej w biogeny i sole mineralne powodowała istotne obniżenie aktywności grzybów wodnych w liściach (m.in. tempo sporulacji i stężenie ATP).

Niektórzy badacze zbadali różne gatunki grzybów pod kątem istnienia ewentualnego związku między biomasa grzybów a zawartością ergosterolu w liściach. Taką zależność udało się jednak stwierdzić tylko dla trzech badanych gatunków: *Flagellospora curvula*, *Tetrachaetum elegans* i *Tetracladium marchalianum* (Bermingham i in. 1995). Z wymienionych taksonów wszystkie występowały w badanych rzekach beskidzkich (oprócz *T. elegans* w Turbaczu). Powyższe badania wskazują więc, że do wyników wyznaczania biomasy należy podchodzić ostrożnością, jeżeli mamy do czynienia z różnorodnymi gatunkami grzybów (Gessner i Chauvet 1993).

Początkowa biomasa grzybów wyznaczona w przeprowadzonych badaniach była o około 35% niższa w liściach olszy, niż w liściach dębu (odpowiednio 19,5 i 29,6 mg/g AFDM). Zwiększona żyzność wody nie miała istotnego wpływu na wzrost biomasy grzybów rosnących na liściach olszy i dębu. Monokultury świerka natomiast wpływały istotnie na rozwój biomasy grzybów (rzeka Czerwotka), ale dotyczyło to tylko liści dębu.

Jak niektórzy badacze obliczyli, biomasa grzybów eksponowanych w rzekach może stanowić do 18% masy liści (Ferreira i in. 2006a, Gulis i in. 2006) i znaczna część ich

produkcji jest przeznaczana na rozmnażanie wegetatywne (Gessner i Chauvet 1994), a do 7% początkowej masy liści może być przekształcana w masę zarodników (Ferreira i in. 2006a).

Wyróżnia się następujące trzy sposoby kolonizacji liści i innych substratów przez wodne *Hyphomycetes*:

- przerośnięcie grzybni z liścia (lub kawałka drewna) skolonizowanego na nieskolonizowany w wyniku bezpośredniego kontaktu,
- oderwanie od skolonizowanego liścia fragmentu grzybni i przeniesienie z prądem wody (Park 1974, Knudsen i Stack 1991),
- osiadanie wegetatywnych konidiów na powierzchni liścia (Read i in. 1992).

Ostatni z wymienionych sposobów kolonizacji jest najczęstszym mechanizmem rozprzestrzeniania grzybów *Hyphomycetes* w rzekach (Sridhar i Bärlocher 1997). Po osiągnięciu substratu konidia kiełkują w ciągu kilku godzin (Read i in. 1992, Au i in. 1996) wypuszczając jeden lub więcej kiełków, które tworzą na podłożu rodzaj macek (łac. *appresorium*, Read i in. 1992). Tak wytworzone struktury grzyba zapewniają mu silne przyleganie do kolonizowanej powierzchni (Webster i Davey 1984) i pomagają w późniejszej penetracji tkanki roślinnej przez strzępki grzybni (Hatzipapas i in. 2002). Na początku kolonizacji rozwój grzybni w tkance liścia może być szybki (Suberkropp i Weyers 1996, Gessner i Chauvet 1997, Pascoal i Cassio 2004). W porównaniu z innymi grzybami, wodne *Hyphomycetes* zaczynają zwykle wytwarzać konidia natychmiast po wstępnej kolonizacji nowego podłoża i produkować do 7000 konidiów/mg suchej masy/dobę (Bärlocher 1982, Suberkropp 1991, Gessner i Chauvet 1994, Gulis i Suberkropp 2003a, Pascoal i in. 2005). W wyniku produkcji grzybów zagęszczenie konidiów w górskich rzekach może sięgać jesienią do kilku tysięcy w litrze wody (Bärlocher 1992). Konidia wodnych grzybów mogą być transportowane od kilkuset metrów do kilku kilometrów w dół rzeki (Thomas i in. 1990). Zdolność do kiełkowania zachowują przez kilka dni (Iqbal i Webster 1973, Sridhar i Bärlocher 1994). Istnieją dowody, że wcześniejsza kolonizacja liści świeżo opadłych do wody przez pionierskie gatunki grzybów daje im przewagę nad innymi gatunkami w późniejszym okresie (Bärlocher i Schweizer 1983, Suberkropp i Chauvet 1995). Skuteczne przyleganie do powierzchni liści stanowi punkt krytyczny w rozwoju grzybów wodnych, a decydujące znaczenie w ich przytwierdzeniu ma kształt konidiów (Dang i in. 2007). Najbardziej sprzyjający kształt do kolonizacji mają konidia czteroramienne (Webster i Davey 1984), które posiada na przykład gatunek *Alatospora acuminata*, licznie występujący na badanych stanowiskach i na obu badanych gatunkach liści (z wyjątkiem zdegradowanej rzeki Cedron).

W porównaniu z grzybami na liściach dębu, grzyby na liściach olszy (seria SC) wykazywały ok. 2–4 razy większe tempo produkcji konidiów (maksymalnie w rzekach Gościbia – 1044 i Cedron – 936 konidiów/mg AFDM/dobę), większą jej zmienność i wcześniej osiągały maksimum produkcji (po 2 tygodniach). W przypadku liści olszy nie znaleziono istotnego wpływu żyzności wody (Cedron) ani modyfikacji roślinności brzegowej (Czerwonka) na tempo produkcji konidiów. Dla liści dębu natomiast wykryto istotnie wyższą produkcję konidiów *Hyphomycetes* w zdominowanej uprawami świerka zlewni Czerwonki.

W liściach dębu z niektórych rzek beskidzkich (Turbacz i Czerwonka) stwierdzono wyraźnie wyższą produkcję konidiów gatunku *Alatospora acuminata*. Obserwowane liczebności, jak się wydaje, mogą wynikać z określonego kształtu konidiów tego gatunku. Niedawno Dang i in. (2007) badali kształt konidiów (m.in. maczugowaty, wrzecionowaty lub czteroramienny) i ich efektywność w kolonizacji dwóch gatunków liści: olszy szarej (*Alnus glutinosa*) i dębu omszonego (*Quercus pubescens*). Wymienione powyżej gatunki roślin były podobne do gatunków zastosowanych w prezentowanych badaniach. Wyniki Danga i in. (2007) dowiodły, że gatunek grzybów i struktura liści miały istotny wpływ na przyczepianie się konidiów do liści w czasie 24 godzin. Zaobserwowali oni, że dolna powierzchnia liści dębu z rozległymi kępkami włosków wychwytywała około 2,4–8,8 razy więcej konidiów, niż ich górna strona oraz niż łącznie obie strony liści olszy. W drugim eksperymencie autorzy ci testowali siedem gatunków grzybów i zbadali skuteczność przyczepiania się konidiów do liści. Okazało się, że trzy gatunki (spośród badanych) o dużych rozmiarach z czteroramiennymi konidiami (*Tetracladium elegans*, *Alatospora acuminata*, *Tetracladium marchalianum*) przytwierdzały się częściej i skuteczniej do powierzchni liści, a pozostałe gatunki o innym kształcie konidiów znacznie rzadziej.

Oprócz kondycjonowanych liści, same grzyby mogą także stanowić pożywienie rozdrabniaczy. Powszechnie uważa się, że rozwój lądowych, roślinożernych owadów jest limitowany w większym stopniu biogenami, niż dopływem energii (Begon i in. 1990). Jeżeli takie zjawisko występuje u owadów roślinożernych na lądzie, to można oczekiwać, że takie samo ograniczenie może występować u zwierząt odżywiających się detrytusem w wodzie, przy założeniu, że ilość biogenów w wędnących liściach ulega redukcji w wyniku procesu readsorpcji (Stapel i Hemminga 1997). Aerts (1996) badając zjawisko readsorpcji stwierdził w czasie rozkładu liści spadek biogenów (N i P) o około 50%, w stosunku do wartości początkowych. W prezentowanych badaniach, na wszystkich stanowiskach obserwowano stopniowy wzrost udziału biogenów (tj. spadek masy C w stosunku do N i do P) w obu gatunkach roślin i w obu rodzajach worków. Z ekologicznego punktu widzenia bardzo istotne jest zjawisko większej zawartości biogenów w grzybni rosnącej na liściach, niż w tkance obumierających liści. Relacje te zostały potwierdzone w badaniach Slanskyego i Scribera (1985), którzy zaobserwowali, że w liściach zawartość azotu wahała się między 0,5–1,5%, a w grzybni była wyższa (od 1 do 7% N). Biorąc zatem pod uwagę azot i inne biogeny, grzyby stanowią lepsze źródło pokarmu dla rozdrabniaczy niż liście. Na tej samej zasadzie można również wytłumaczyć zachowanie rozdrabniaczy bezkręgowych, które chętniej żerują na liściach kondycjonowanych, niż na nieskolonizowanych przez grzyby.

Kolonizowanie liści przez grzyby jest bardzo istotne, jeżeli ich biomasa jest wystarczająca, by pokryć energetyczne zapotrzebowanie rozdrabniaczy bezkręgowych. Niektórzy autorzy oszacowali, że 10–15% masy liści w czasie dekompozycji stanowią grzyby (Gessner i Chuvet 1994). Według niektórych autorów (np. Paul i Meyer 1996) biomasa grzybów w liściach podczas dekompozycji może wystarczyć, by pokryć energetyczne zapotrzebowanie rozdrabniaczy w rzece między październikiem a styczniem.

Niezależnie od wartości energetycznych i odżywczych liści kondycjonowanych

dowodzono, że karmienie detrytusożerców wyłącznie niekondycjonowanymi liśćmi ma negatywny wpływ na ich wzrost, przeżywalność i wydajność w reprodukcji (Graça 2001). Z tego względu uważa się, że grzyby są kluczowym czynnikiem w ekologii odżywiania rzecznych rozdrabniaczy.

Skład gatunkowy grzybów wpływa na konsumpcję rzecznych bezkręgowców. W eksperymentach laboratoryjnych wykazano, że rozdrabniacze mogą wykazywać wybiórczość względem rozkładających się liści, co przekłada się na gatunki grzybów, którymi substrat został zainfekowany (Arsuffi i Suberkropp 1989, Suberkropp 1992). Butler i Suberkropp (1986) badali osiem różnych gatunków grzybów i określili ich wpływ na degradację liści dębu i „walory smakowe” liści testowane na larwach rozdrabniaczy (*Trichoptera*). Wszystkie gatunki grzybów powodowały stratę masy liści i wzrost stężenia ATP, niemniej zmiany te były zróżnicowane i zależały od gatunku grzyba. Prawie wszystkie gatunki grzybów powodowały zmiękczenie liści, a *Heliscus lugdunensis* i *Tetracladium marchalianum* miały najmniejszy wpływ na ich degradację. Spośród testowanych gatunków grzybów chruściki wybierały najczęściej liście dębu zainfekowane *Alatospora acuminata* lub *Flagellospora curvula*. Liście poddane natomiast wpływowi grzyba *Clavariopsis aquatica* były mniej preferowane przez chruściki. W rzece Cedron, gdzie stwierdzono małą liczebność rozdrabniaczy, wszystkie trzy wymienione gatunki grzybów występowały na liściach dębu, ale tylko *A. acuminata* wyraźnie miał mniejszy udział w stosunku do pozostałych stanowisk. Zredukowany udział tego gatunku na rzecz pozostałych, mniej „atrakcyjnych” mógł powodować słabsze kondycjonowanie liści dębu i w efekcie zmniejszenie liczebności rozdrabniaczy bezkręgowych.

Przyczyny wybiórczości pokarmowej rozdrabniaczy tkwią prawdopodobnie w produkcji przez grzyby zróżnicowanych mikro–biogenów, biostymulatorów pokarmowych lub substancji wpływających na „doznania smakowe” bezkręgowców (Arsuffi i Suberkropp 1989). Rong i in. (1995) dokonali z powodzeniem symulacji preferencji pokarmowych dwóch konsumentów liści, używając liści niekondycjonowanych poddanych działaniu ekstraktów z grzybni dwóch różnych gatunków grzybów.

Relacja może być także odwrotna, to rozdrabniacze bezkręgowce mogą wpływać na zespoły wodnych *Hyphomycetes*. Przykładem mogą być badania Suberkroppa i Wallacea (1992), którzy wykazali niższą liczebność konidiów w rzece naturalnej, w porównaniu z rzeką poddaną działaniu insektycydów. Co ciekawe, między rzekami badanymi przez tych autorów nie znaleziono różnic w składzie gatunkowym grzybów.

Wiele badań wykazało, że na rozmieszczenie wodnych grzybów mają wpływ czynniki fizyczne i chemiczne wody oraz roślinność brzegowa okalająca rzeki. W szerokim zakresie całej kuli ziemskiej temperatura należy do głównych czynników determinujących rozmieszczenie wodnych *Hyphomycetes* we wszystkich strefach klimatycznych. W mniejszej, regionalnej skali badań chemizm wody ma większy wpływ na grzyby niż temperatura (Wood–Eggenschwiler i Bärlocher 1983). Inni autorzy uważają, że również wysokość nad poziom morza wpływa istotnie na kształtowanie się struktury gatunkowej grzybów (Chauvet 1991, Raviraja i in. 1998a). Niektórzy autorzy podają, że rzeki o miękkiej wodzie wykazują wyższe bogactwo gatunkowe grzybów, niż rzeki o twardej wodzie (Harrington 1997, Gönczöl i Révay 2003), chociaż Gönczöl i Révay (2003)

zwrócili uwagę, że taka zależność nie jest regułą. W ostatnich latach badacze wykazali, że wzrost stężenia azotu i fosforu spowodował wzrost bogactwa gatunkowego tej grupy mikroorganizmów (Gulis i Suberkropp 2003b, 2004). Rozwój rolnictwa, rozbudowa miast i przemysłu negatywnie wpłynęły na potoki i rzeki, przez co naturalne ekosystemy rzeczne stały się z reguły uboższe gatunkowo. Dotyczy to także grzybów wodnych. Wodne grzyby *Hyphomycetes* są związane z czystymi i dobrze natlenionymi wodami i przypuszcza się, że są wrażliwe na zanieczyszczenia (Bärlocher 1992). Niektórzy badacze udowodnili, że pod wpływem zanieczyszczeń organicznych (Raviraja i in. 1998b) i metali ciężkich (Birmingham i in. 1996, Niyogi i in. 2002) następuje spadek różnorodności gatunkowej grzybów. Z drugiej strony, w innych badaniach wykazano występowanie szeregu gatunków *Hyphomycetes* w silnie zanieczyszczonych rzekach (Krauss i in. 2001, Luo i in. 2004, Pascoal i in. 2003).

Sridhar i in. (2000) przeprowadzili badania taksonomiczne i analizę różnorodności grzybów wodnych w wielu bardzo zanieczyszczonych wodach powierzchniowych w Niemczech. Nie znaleźli oni istotnego wpływu wysokich zanieczyszczeń organicznych i metali ciężkich na zbiorowiska grzybów, co wskazuje na dużą tolerancję grupy *Hyphomycetes* na skrajne czynniki środowiska wodnego. Jako jeden z dominujących gatunków w wodach bardzo zanieczyszczonych pojawiał się *Tetracladium marchalianum*. W badaniach prowadzonych w Beskidach *T. marchalianum* występował na wszystkich stanowiskach, a w zdegradowanej biogenami rzece Cedron zawsze dominował (średnio > 7%) na obu typach liści. Obserwacja ta wskazywać może, że różne gatunki *Hyphomycetes* wykazują odmienną tolerancję na zanieczyszczenia. Przyczyny powyższych różnic wrażliwości *Hyphomycetes* nie są znane i wymagają dalszych badań (Pascoal i in. 2005, Pascoal i in. 2010).

4.7. Rozdrabniacze bezkręgowce

Większość badaczy uważa, że funkcjonalna grupa bezkręgowych rozdrabniaczy ma możliwości przyspieszania dekompozycji w rzekach (przegląd piśmiennictwa w Graça 2001), ponieważ zwierzęta te odżywiają się liśćmi włączając ich masę i biogeny do ogólnej puli produkcji wtórnej bezkręgowców, a wytwarzane odchody (FPOM) są wykorzystywane przez zespoły organizmów zlokalizowanych poniżej ich występowania (teoria kontinuum rzecznoego, Vannote i in. 1980). W prezentowanych badaniach do oszacowania wpływu rozdrabniaczy na dekompozycję w rzekach zastosowano powszechnie znaną i często wykorzystywaną metodę ekspozycji worków o dużych (10 mm) i drobnych (0,5 mm) okach siatki. Jednak metoda ta ma pewne ograniczenia, a wyniki porównania dekompozycji liści między różnymi typami worków nie zawsze są jednoznaczne. Większość autorów wykazała wyższy ubytek masy liści w workach o dużych okach siatki (np. Imbert i Pozo 1989), niektórzy jednak zaobserwowali brak istotnych różnic między dwoma typami worków o różnej wielkości ok (Stockley i in. 1998). Jak się przypuszcza, tak rozbieżne wyniki mogą być spowodowane różnicami w zagęszczeniu bezkręgowców między analizowanymi rzekami. Stewart (1992) postanowiła sprawdzić tę hipotezę, eksponując liście w rzekach o wysokim i niskim za-

gęszczeniu bezkręgowców na dnie. Wyniki badań dowiodły, że w rzekach z wysokim zagęszczeniem tempo dekompozycji było w przybliżeniu 15% szybsze w workach z siatką o grubych, niż drobnych okach (tj. pozbawionych makrobezkręgowców), gdy natomiast zagęszczenia były niskie na dnie, różnice zagęszczenia między rodzajami siatek też były niewielkie, a w kilku przypadkach nie znaleziono istotnych różnic liczebności zwierząt w ogóle. Podobnie, zgodny z oczekiwaniami, szybki rozkład liści obserwowali Robinson i in. (1998) w rzekach z dominacją gatunku *Acrophyllax zerberus* (Trichoptera), w porównaniu do rzek z małą liczebnością rozdrabniaczy CPOM.

W badanych górskich rzekach w Beskidach znaleziono typowych przedstawicieli rozdrabniaczy CPOM, reprezentujących różne grupy bezkręgowców jak: *Plecoptera* (z rodzajów: *Capnia*, *Leuctra*, *Nemoura*, *Amphinemura* i *Protonemura*), *Trichoptera* (*Atripsodes*, *Chaetopteryx*, *Potamophylax*, *Micrasema*, *Halesus* i rodzinę *Limnephilidae*), *Amphipoda* (*Gammaridae*) i *Diptera* (*Tipulidae*) (Tachet i in. 1987, Moog 1995). W niektórych rzekach (np. często w strefie sub- lub tropikalnej) okazuje się, że w przypadku braku typowych funkcjonalnych przedstawicieli wymienionych powyżej (dla strefy umiarkowanej), ich rolę w rozdrabnianiu CPOM przejmują inne bezkręgowce. Taki przykład plastyczności pokarmowej znaleziono w rzekach Maroka (Chergui i Pattee 1991), gdzie rolę rozdrabniaczy żerujących na liściach pełniły ślimaki *Melanopsis praemorsa* i *Physa acuta*. Sposób odżywiania się rozdrabniaczy jest skomplikowany. Jak stwierdzono w niektórych eksperymentach laboratoryjnych, rozdrabniacze nie żerują wyłącznie na detrytusie CPOM. Friberg i Jacobsen (1994) wykazali, że mimo obecności rozkładających się liści zwierzęta te uzupełniają swoją dietę glonami i tkankami makrofitów. Interesujące doświadczenie nad odżywianiem się bezkręgowców przeprowadzili Mihuc i Mihuc (1995), karmiąc pięć różnych gatunków rozdrabniaczy osobno trzema kategoriami pokarmu (CPOM, FPOM lub peryfitonem). Dowiedli oni, że tylko w jednym przypadku nastąpiło zahamowanie wzrostu gatunku pozbawionego liści w diecie, a w pozostałych nie stwierdzono wpływu pokarmu. Podobnie, Friberg i Jacobson (1999) zaobserwowali, że wzrost typowego rozdrabniacza (chrząstki *Sericostoma personatum*) nie zmieniał się, gdy w skład jego diety wchodziły tylko glony nitkowate z rodzaju *Microspora*.

W rzekach beskidzkich grupa widelnic zwykle dominowała na stanowiskach referencyjnych (86–100%), co było związane z jakością wody na tych stanowiskach i ze specyficznymi przystosowaniami tej grupy bezkręgowców, które w większości należą do typowych gatunków stenotermicznych (Brittain 1990) w klimacie umiarkowanym (np. w chłodnych obszarach strefy alpejskiej lub borealnej).

W strefie klimatu umiarkowanego opad liści, a tym samym dopływ CPOM do rzek odbywa się sezonowo (Poza i in. 1997, Abelho i Graça 1998). W rzekach i strumieniach europejskich bezpośredni dopływ materii organicznej pochodzącej z lasów liściastych waha się w zakresie od 42 do 1719 g suchej masy/m²/rok (Weigelhofer i Waringer 1994).

Sezonowość i krótki czas tego zjawiska w klimacie umiarkowanym (w Polsce okres na przełomie października i listopada) może powodować ograniczenia pokarmu dla rozdrabniaczy poza jesienią (np. na wiosnę, Haapala i in. 2001). Natomiast w okre-

sach wzmoczonego dopływu POM obserwuje się często maksima zagęszczenia rozdrabniaczy związane z gromadzeniem się materii organicznej (Giller i Twomey 1993). W prowadzonych badaniach zsynchronizowano naturalny opad liści z czasem ekspozycji worków (początek listopada).

Największe zagęszczenia rozdrabniaczy obserwowano w workach (seria SC) po dwóch tygodniach ekspozycji na liściach olszy (połowa listopada) i nieco później po 6 tygodniach na liściach dębu (połowa grudnia). Townsend i Hildrew (1988) sugerują, że czynnikiem kontrolującym zagęszczenie rozdrabniaczy może być dostępność materii organicznej, a z kolei jej ilość zależy od stopnia retencji rzek. Eksperyment, który przeprowadzili Wallace i in. (1999), udowodnił jednoznacznie znaczenie dopływu CPOM dla rozwoju rozdrabniaczy. Blokowali oni przez cztery lata dopływ materii organicznej, rozwieszając siatki nad wybranym odcinkiem rzeki. Ten zabieg doprowadził w efekcie do istotnej redukcji biomasy, liczebności i produkcji rozdrabniaczy bezkręgowych. W celu zbadania wzajemnych relacji rozdrabniacze–CPOM inni badacze stosowali też odmienne metody manipulacji zasobami rzek. Dobson i in. (1992) zwiększali retencję rzeki poprzez wprowadzenie dodatkowej masy CPOM do rzeki, co w następstwie spowodowało wzrost liczebności rozdrabniaczy. Z kolei Richardson (1991) zwiększał dopływ CPOM do górskiej rzeki w Kanadzie i zaobserwował, że pod wpływem tego zabiegu nastąpił wzrost zagęszczenia niektórych gatunków rozdrabniaczy, wydłużenie czasu potrzebnego do wylotów owadów i zwiększenie masy organizmów przed przeobrażeniem do stadium imago. Podobnie, jak się przypuszcza, przywrócenie kłód (LWD) do koryt rzek może zwiększyć zróżnicowanie rumoszu, depozycję CPOM i różnorodność zespołów bezkręgowców (Bilby i Bisson 1998).

Zatem uzasadnione wydaje się twierdzenie, że rozmieszczenie bezkręgowych rozdrabniaczy zależy od:

- czynników hydraulicznych rzek,
- rozmieszczenia pokarmu związanego z CPOM,
- różnorodności siedlisk.

Rozdrabniacze są w stanie żywić się wybiórczo różnymi liśćmi (Graça 2001). W naturalnym środowisku CPOM w rzekach składa się z różnych gatunków liści. W ostatnio przeprowadzonych badaniach terenowych (Schindler i Gessner 2009) nie udało się jednak stwierdzić istotnych różnic w tempie dekompozycji między pakietem mieszanych gatunków liści, a pakietami z tylko jednym gatunkiem (np. dziewięć gatunków liści, różne typy worków). Jednak w warunkach laboratoryjnych, kiedy można dać wybór rozdrabniaczom, okazuje się, że preferują one określone gatunki liści, pomijając inne (Canhoto i Graça 1995, Schultze i Walker 1997). Jak się przypuszcza, selekcja pokarmowa ma uzasadnienie fizjologiczne, ponieważ liście preferowane w diecie bezkręgowców mają wyższą wartość odżywczą i zapewniają im lepszy wzrost, a pomijane gatunki są niskoenergetyczne (Graça 2001). Dla przykładu, w prezentowanym opracowaniu zawartość azotu w liściach olszy była ok. dwukrotnie wyższa niż w liściach dębu. Zjawisko wybiórczości pokarmowej potwierdzili Canhoto i Graça (1995) u muchówki *Tipula lateralis*, która częściej żywi się liśćmi olszy (*Alnus glutinosa*), niż liśćmi dębu (*Quercus fraginea*) czy eukaliptusa (*Eucalyptus globulus*). Powodem takiego zacho-

wania tej larwy jest powolny wzrost i niższe szanse przeżycia w przypadku żerowania na liściach dębu i eukaliptusa. Laboratoryjne wyniki badań nad selektywnością pokarmową rozdrabniaczy zostały potwierdzone przez badania kolonizacji liści w rzekach. W warunkach naturalnych często okazuje się, że liście olszy są preferowane przez rozdrabniacze, w porównaniu do liści innych gatunków roślin (Malmqvist i Oberle 1995, Webster i Benfield 1986). Potwierdziły to wyniki badań przeprowadzone na stanowisku zdegradowanym (rzeka Cedron), gdzie muchówki częściej wybierały liście olszy (90% liczebności), niż dębu (80%). Duża „atrakcyjność” olszy była związana z większą zawartością azotu i fosforu oraz wyższą ilością zarodników grzybów wodnych. Jednak wyraźnie wyższa liczebność kielży na liściach dębu (eksperyment EMR) musiała wynikać z innych przyczyn, niż wartość odżywcza liści.

W rzekach zdegradowanych z powodu zanieczyszczeń (m.in. wpływ podwyższonej żywności wody: rzeki Kryniczanka, Olszówka, Cedron) zarówno liczebność osobników, jak i liczba taksonów małych rozdrabniaczy (jak np. *Nemoura*, *Protonemura*, *Amphinemura* z *Plecoptera*) były niższe na rozkładających się liściach olszy i dębu, a żerowały na tych liściach głównie kielże (80–99% liczebności) lub muchówki (*Tipula* sp.). Różnice w kolonizacji i żerowaniu kielży oraz muchówek, w stosunku do widelnic na stanowisku zdegradowanym (Cedron), mogą wynikać ze specyficznej fizjologii tych organizmów i ich adaptacji do przyswajania określonego pokarmu (Bärlocher i Kendrick 1975). Bärlocher i Porter (1986) analizowali pH przewodów pokarmowych oraz możliwości trawienia białek i węglowodanów przez kielże i muchówki. Okazało się, że pH zawartości przewodów pokarmowych kielży jest obojętne, a muchówek alkaliczne. Ponadto autorzy ci stwierdzili, że tylko larwa *Tipula* sp. była w stanie zhydrolizować białka z niekondycjonowanych liści klonu, natomiast węglowodany lepiej trawione były przez kielże. Poza tym okazało się, że enzym karbohydraza pochodzenia grzybiczego konsumowany wraz z liśćmi klonu, pozostawał aktywny i wspomagał trawienie u kielży, natomiast w przewodach muchówek był nieaktywny. Inni badacze (Sharma i in. 1984) wykazali dla muchówki *Tipula abdominalis* wysoki poziom aktywności proteolitycznej w treści pokarmowej (detrytus CPOM) w środkowej części jelita. Aktywność ta była uwarunkowana przez kilka enzymów, składających się w większości z proteaz serynowych o swoistości trypsyny lub chymotrypsyny. Enzymy te mają optimum aktywności przy wysokim pH (ok. 11) i są stabilne w zakresie pH 8,5–11,5 przy temperaturze 15°C. Właściwości te umożliwiają badanym larwom muchówek efektywnie trawić pokarm CPOM w jelicie o wysokim pH (9,5–11,5), nawet w zimnej wodzie (0–25°C). Poza tym, wspomniane enzymy mają bardzo niski punkt izoelektryczny i prawdopodobnie ich anionowe właściwości zapobiegają inaktywacji w wyniku adsorpcji spożytej ligniny, kwasów humusowych lub gliny (Martin i in. 1980). Enzymy te są produkowane w komórkach nabłonkowych środkowego jelita larwy *Tipula abdominalis*, nie pochodzą jednak od symbiotycznych mikroorganizmów lub spożytego przez larwy pokarmu, jak przypuszczano wcześniej. Stwierdzono dodatkowo, że przewód pokarmowy tego gatunku jest przystosowany do wydajnego trawienia nawet niewielkich ilości białek znajdujących się w kondycjonowanych liściach (Sharma i in. 1984).

W badanych rzekach Polski Południowej taksonomiczna różnorodność rozdrabniaczy bezkręgowych była wyższa na liściach dębu niż olszy, co jest prawdopodobnie związane z większą zawartością celulozy w liściach dębu, dłuższym czasem ich dekompozycji (np. dla dębu $t_{50}=127$ dni) i przez to bardziej zaawansowaną sukcesją mikrobiologiczną. Różnorodność ta (eksperyment EMR) była paradoksalnie wyższa w większości przypadków na stanowiskach zdegradowanych (przewaga świerka w zlewniach Czerwonki, Lepietnicy, Furcówki i Sielskiego), co jest prawdopodobnie spowodowane małym dopływem i znikomą naturalną retencją CPOM, przy jednocześnie większej „atrakcyjności” eksponowanych liści (liście drzew liściastych) dla lokalnych rozdrabniaczy ze stanowisk ubogich w materiał CPOM.

Stosunkowo wysoka żyzność wody w rzekach zdegradowanych (np. w Cedronie i Kryniczance) powodowała redukcję różnorodności rozdrabniaczy. Różnice te okazały się istotne między typami stanowisk oraz między gatunkami eksponowanych liści. Niektórzy badacze uważają, że reakcje gatunków—rozdrabniaczy detrytusu na zmiany różnorodności zespołów bezkręgowców pod wpływem antropopresji nie są jednoznaczne (Jonsson i Malmqvist 2000). Wydaje się, że zmniejszona różnorodność bezkręgowców i przyszłe zachowanie zespołu (oraz jego funkcjonowanie) zależy od tego, który konkretnie gatunek (o określonej roli w zespole) został utracony i od specyficznej reakcji gatunków pozostających przy życiu w zespole (Ruesink i Srivastava 2001). Stąd wynika wniosek, że nie ma prostego związku między bioróżnorodnością a funkcjonowaniem ekosystemu – innymi słowy nie zawsze potwierdza się zasada, że jeżeli maleje różnorodność zespołu to ekosystem będzie mniej sprawnie funkcjonował.

Grupy rzek referencyjnych i zdegradowanych z eksperymentu EMR wykazywały średnio o 15% wyższą liczebność widelnic (*Plecoptera*) na liściach olszy i o 22% na liściach dębu, niż grupy rzek z eksperymentu EE. Jak dowiodły przeprowadzone badania w Beskidach, wprowadzenie upraw monokultury świerka w strefie brzegowej rzeki nie powodowało istotnego obniżenia różnorodności rozdrabniaczy bezkręgowych, natomiast wpływ ten zaznaczył się jedynie w zmniejszeniu liczebności widelnic w całej grupie rozdrabniaczy.

Różnice w kolonizacji liści przez bezkręgowce można tłumaczyć czynnikami związanymi z budową i składem liści (twardość, ilość biogenów i ilość substancji „obronnych”). Twardość liści stanowi fizyczną barierę dla zwierząt, tzn. liście twardsze są dla nich trudniejsze do gryzienia. Nolen i Pearson (1993) wykazali, że starsze larwy australijskiego chruścika *Anisocentropus* (*Calamocentridae*) odżywiały się twardymi liśćmi, podczas gdy młodsze osobniki tego gatunku nie były w stanie ich pogryźć. Różnice w zawartości biogenów, jak wykazano w niniejszej pracy dla liści olszy i dębu, stanowią o ich wykorzystaniu przez bezkręgowce. Wiele eksperymentów laboratoryjnych na rozdrabniaczach liści potwierdziło preferowane przez te zwierzęta liście, które zawierają wyższe ilości biogenów, a zwłaszcza azotu (Irons i in. 1988). Niektóre badania potwierdziły dodatnie korelacje między ilością azotu w liściach a wzrostem zwierząt (np. Walker i in. 1997). Friberg i Jacobsen (1994) wykazali jednak, że problem ten może być bardziej skomplikowany, ponieważ nie udało się skorelować stosunku C:N w liściach lub twardości liści z preferencjami pokarmowymi kilku gatunków rozdrabniaczy. Obserwacja ta wskazuje,

że selekcja pokarmowa rozdrabniaczy bezkręgowych może być uzależniona od większej liczby czynników, niż tylko struktura liści, czy ich skład chemiczny.

Po opadnięciu liści z drzew, wiele substancji w nich zawartych zachowuje nadal aktywność w czasie dekompozycji w rzece. Substancje te mogą być toksyczne, wpływać źle na trawienie rozdrabniaczy lub też niekorzystnie na smak liści. Wśród tych substancji wymienia się głównie polifenole (np. tanina, lignina), ale w podobny sposób mogą też działać niebiałkowe aminokwasy, terpeny, saponiny, flawonoidy i alkaloidy (Waterman i Mole 1994). Odstraszający efekt polifenoli był stwierdzony w środowiskach morskich (Steinberg 1988), u konsumentów wód słonawych (Bärlocher i Newell 1994) i u słodkowodnych detrytosożerców (Graça i Bärlocher 1998). Wykonano też badania, w których dodawano niewielkie ilości polifenoli do pokarmu zwierząt. Efektem było ograniczenie wskaźników konsumpcji i wzrostu masy ciała zwierząt (Winter i Estes 1992, Kok i in. 1992). Przeprowadzone badania w rzekach beskidzkich nie potwierdzają jednak hamującego oddziaływania polifenoli zawartych w liściach dębu na liczebność rozdrabniaczy, w stosunku do zagęszczenia tych zwierząt na rozkładających się liściach olszy, w których zwykle stwierdza się niższą zawartości polifenoli, niż w liściach dębu (Sampaio i in. 2001).

Obecnie istnieje wiele dowodów naukowych na to, że kondycjonowanie liści jest istotnym procesem dla rzecznych rozdrabniaczy bezkręgowych. Laboratoryjne badania rozdrabniaczy dowiodły, że preferują one odżywanie się liśćmi kondycjonowanymi (Graça i in. 1993). Istnieją także dowody na istnienie silnej korelacji liczebności rozdrabniaczy z biomasa grzybów w liściach (Robinson i in. 1998). Podejmowano wiele prób wytłumaczenia tej zależności, a dwie z nich zasługują na uwagę (Graça 1993):

- bezkręgowce odnoszą korzyści z efektów oddziaływania grzybów na liście,
- bezkręgowce odżywiają się grzybami.

Nie każdy rozdrabniacz jest w stanie wytwarzać enzymy trawiące liczne struktury zawarte w liściach (Walters i Smock 1991). Bezkręgowce wodne posiadają jednak w przewodach pokarmowych endosymbionty (Klug i Kotarski 1980), mające zdolność trawienia celulozy, a podobne przykłady symbiontów można spotkać u lądowych detrytosożerców. Grzyby i bakterie zasiedlające liście produkują celulazy, ksylazy, pektynazy i inne enzymy (Rodrigues i Graça 1997), które trawią substancje zawarte w ścianach komórkowych liści. Powstałe na tej drodze łatwostrawne substancje są przyswajane przez rozdrabniacze bezkręgowce. W ten sposób grzyby zwiększają macerację liści powodując przemiany związków z trudno- do łatwo przyswajalnych substancji. Ponadto, grzyby powodują zmiękczenie liści, co dodatkowo przyspiesza pobieranie pokarmu przez rozdrabniacze w rzekach.

4.8. Metabolizm CPOM w rzekach

Metabolizm ekosystemu obejmuje produkcję i respirację materii organicznej oraz może wyznaczać względny udział węgla organicznego pochodzenia auto- i allochtonicznego w łańcuchu pokarmowym ekosystemu. Ze względu na specyficzne wymagania procesu respiracji, na jego intensywność ma zwykle wpływ temperatura, dostępność

węgla, pierwiastki biogenne i tlen. Oprócz tego poziom respiracji w rzekach zależy od dostępności różnych form węgla organicznego, jak: rozpuszczony węgiel organiczny (Young i Huryn 1999), osady zdeponowane na dnie – FPOM (Hedin 1990), materia gruboziarnista – CPOM (w tym liście, Fleituch 2001a, 2001b, Gulis i Suberkropp 2003b) i kłody powalonych drzew (Houser i in. 2005).

Metabolizm zalicza się do funkcjonalnych wskaźników aktywności ekosystemu, ponieważ uwzględnia on wiele procesów regulujących dynamikę materii organicznej i obieg biogenów w rzekach. Z tego powodu pomiar metabolizmu ekosystemu może służyć do określania zdrowotności rzek (Fellows i in. 2006, Young i in. 2008).

Do badania metabolizmu ekosystemu służą obecnie dwie podstawowe techniki: 1. wprowadzona przez Oduma (1956) – metoda wymiany gazowej otwartego koryta rzeki oraz 2. wprowadzona przez McIntire i in. (1964) – metoda pomiaru zmian nasycenia gazów w zamkniętych komorach. Pomimo licznych późniejszych udoskonaleń i modyfikacji (Bott i in. 1978, Wanninkhof i in. 1990, Marzolf i in. 1994, Fleituch 1998, Young i Huryn 1999) oraz prób wprowadzenia nowych metod (Morse i in. 2007), nie udało się uniknąć pewnych ograniczeń (przegląd metod Young i in. 2008, Tank i in. 2010). Za najbardziej przydatną w przeprowadzonych badaniach uznano metodę pomiaru metabolizmu związanego z rozkładem liści w komorach za pomocą respirometru w kontrolowanych warunkach (m.in. stała temperatura, krótki czas ekspozycji, mała naważka substratu). Uzyskane wartości metabolizmu w tych badaniach są względne z uwagi na stałą temperaturę, brak naturalnej turbulencji wody w komorach, sztuczne oświetlenie i inne czynniki. Pomimo braku naturalnej zmienności w stosowanych komorach, metoda ta umożliwiła jednak równoczesne porównanie metabolizmu między różnymi substratami z rzek o różnej jakości wody.

W analizowanych próbach liści z rzek beskidzkich stwierdzono, że podwyższona żywność wody nie wpływała istotnie na konsumpcję tlenu w liściach olszy podczas dekompozycji, znaleziono natomiast negatywny wpływ żywej wody w liściach dębu. Żywność wody wpływała pozytywnie na respirację mikrobiologiczną (tempo produkcji CO_2) w obu gatunkach liści. Liście ze zdegradowanej rzeki (Cedron) wykazywały ok. dwukrotnie wyższe tempo uwalniania CO_2 , niż liście z rzeki referencyjnej (Gościbia). Ponadto po 2 tygodniach ekspozycji zaobserwowano w obu gatunkach liści maksimum metabolizmu zsynchronizowane z produkcją mikrobiologiczną konidiów grzybów wodnych. Gulis i Suberkropp (2003b), stosując podobną metodę pomiaru metabolizmu, stwierdzili dla dwóch gatunków liści (klon i rododendron) wyższą respirację w wodzie z podwyższonymi stężeniami biogenów, niż w wodzie kontrolnej, a z kolei wskaźniki respiracji związane z liśćmi klonu były wyższe, niż dla rododendronu w obu typach rzek. W omawianych badaniach rzek w Polsce Południowej zmiany w respiracji mikrobiologicznej (uwalnianie CO_2) w liściach olszy (worki DS) w ponad 80% ($P < 0,01$) zależały od kilku czynników, jak: tempo dekompozycji, skład chemiczny liści (%N) oraz chemizm wody (przewodnictwo i stężenia DIN i DIP), a w liściach dębu respiracja zależała w podobnym stopniu od pH, przewodnictwa oraz stężenia ortofosforanów w rzekach ($R^2_{\text{sk}} = 0,82$; $P < 0,02$). Wcześniejsze badania (Elwood i in. 1981) dowiodły, że respiracja materii organicznej zależała w 33% (naturalna rzeka) i w 39% (podwyższona

żywność wody) od ubytku masy liści dębu. Inni autorzy (Baldy i Gessner 1997) stwierdzili, że respiracja liści olszy czarnej tylko w 17% zależała od ubytku ich masy w rzece o umiarkowanie wysokich stężeniach biogenów.

Wycinanie lasu w zlewni, karczowanie zarośli w strefie brzegowej, czy też regulacja koryt rzek może powodować wzrost przepływu wody, intensyfikację penetracji światła w toni wodnej i na dnie, podwyższenie temperatury, zmianę jakości i ilości materii allochtonicznej, co w konsekwencji powoduje zmianę ekosystemu rzeki z heterotroficznego na autotroficzny (Vannote i in. 1980, teoria kontinuum rzecznoego). Rzeki płynące w zalesionych zlewniach o zwartym naturalnym drzewostanie, otrzymują większy dopływ materii organicznej i wykazują istotnie wyższe tempo respiracji, niż rzeki w zlewniach rolniczych z przewagą pasterstwa (Houser i in. 2005). Podobny przykład zmian, jakie zachodzą w respiracji ekosystemu rzeki stanowi redukcja roślinności w nadbrzeżnej strefie w zlewni zmienionej pod wpływem antropopresji. Jak zaobserwował Bunn i in. (1999), zabieg wylesiania pasa brzegowego doprowadził do zwiększenia tempa produkcji pierwotnej w rzekach wraz z równoczesnym obniżeniem się tempa respiracji. Podobnych zmian można również spodziewać się w metabolizmie rzeki po introdukcji obcych gatunków roślin. W przypadku badań wpływu upraw świerka pospolitego na metabolizm wybranych rzek beskidzkich okazało się, że produkcja CO₂ w liściach olszy zależała od pH wody, a konsumpcja tlenu od stężenia biogenów w wodzie. Z kolei konsumpcja tlenu w liściach dębu zależała od zawartości biogenów w liściach (%P i %N) oraz od stężenia azotu w wodzie (*DIN*), przewodnictwa i pH ($R^2_{sk.} = 0,93$, $P < 0,011$). Jak pokazują powyższe wyniki, parametry metabolizmu stanowią dosyć czuły instrument detekcji zmian towarzyszących dekompozycji CPOM, zarówno tych pochodzących ze środowiska wodnego, jak i tych, które zachodzą w samym detrytusie. Jednak, jak wskazują ostatnie analizy piśmiennictwa (Tank i in. 2010), tylko w 11% prac naukowych poświęconych badaniom dekompozycji w rzekach w ciągu ostatnich 22 lat stosowano pomiary metabolizmu.

Analiza metabolizmu (tj. zarówno produkcji, jak i respiracji) jako potencjalnych wskaźników funkcjonalnej zdrowotności rzek i przemian materii organicznej CPOM ma następujące zalety:

- pomiary metabolizmu są reprezentatywne dla całego odcinka rzeki i obejmują cały zakres występujących w nim siedlisk, ponieważ masa wody opływająca worki z liśćmi ulega stałemu mieszaniu (zaleca się siedlisko nurtu),
- materiał na worki jest tani, a worki łatwe do umieszczenia w rzece,
- czas ekspozycji można skrócić dzięki zastosowaniu liści łatwo ulegających degradacji (np. liście olszy), koszt uzyskania substratu jest niewielki, liście po wysuszeniu można przechowywać do kolejnych badań przez dłuższy okres czasu,
- metabolizm (netto) stanowi wypadkową, pokazując równowagę pomiędzy dopływem energii i jej wykorzystaniem w ekosystemie, przez co ujawnia pochodzenie źródła energii w danym okresie (tj. odzwierciedla zmiany sezonowe w rzekach pomiędzy auto- i heterotrofią),
- pomiary metabolizmu mają ścisły związek ze stężeniem tlenu w wodzie i są przedmiotem analiz instytucji prowadzących monitoring jakości rzek,

- koszt ekspozycji liści jest znacznie niższy, niż metod alternatywnych – np. pomiar zmiany stężenia tlenu w otwartym korycie (1–2 stanowiska wyposażone w tlenomierze z ciągłym zapisem danych w okresie co najmniej doby),
- czas pomiaru w respirometrze jest krótki (kilka pomiarów z przerwami w czasie od 30 minut do kilku godzin),
- przyjmując pewne standardy inkubacji (np. temperaturę wody, oświetlenie lub jego brak przy pomiarze respiracji) można porównać metabolizm z wielu rzek,
- do pomiaru i monitorowania stężenia tlenu łatwo jest przekonać przedstawicieli władz lokalnych i organizacje społeczne.

Metabolizm liści jako potencjalny bio wskaźnik ma również kilka wad:

- ekspozycja liści musi trwać ponad 2 tygodnie (do osiągnięcia okresu półrozpadu) w terenie, pomiary w laboratorium zajmują kilka godzin, co w sumie zajmuje więcej czasu niż metody alternatywne,
- zebranie liści w niewłaściwy sposób (np. bez uwzględnienia zmienności genetycznej) może prowadzić do dużej zmienności wyników,
- liście muszą być szybko dostarczone do laboratorium, a pomiar metabolizmu wykonany natychmiast,
- do inkubacji materiału najlepiej jest stosować wodę z rzeki, w której eksponowano materiał, pomiary wymagają próby kontrolnej (sama woda),
- respirometry o dużej czułości (zautomatyzowane do rutynowych badań) są drogie i wymagają kalibracji przed pomiarem oraz okresowych przeglądów serwisowych,
- materiał po ekspozycji, a przed pomiarem wymaga przygotowania: płukania i wycięcia standardowych krążków. Po inkubacji w respirometrze krążki należy zważyć, spalić i obliczyć suchą masę bezpopielną,
- badania z zastosowaniem liści, by uzyskać realne wyniki, powinny być ograniczone do jesieni, ponieważ jest to okres, w którym zachodzi naturalny proces rozkładu w rzekach.

Można mieć nadzieję, że powyższe argumenty „za” i „przeciw” dla stosowania tej metody doprowadzą w przyszłości do jej uproszczenia i wypracowania odpowiednich standardów.

4.9. Czynniki wpływające na dekompozycję liści

Czynniki wpływające na dekompozycję CPOM można pogrupować według różnych kryteriów.

Ze względu na miejsce pochodzenia wyróżniamy czynniki:

- wewnętrzne (endogenne),
- zewnętrzne (egzogenne).

Ze względu na rodzaj wyróżniamy czynniki:

- naturalne (naturalna zmienność środowiskowa),
- sztuczne (spowodowane działalnością człowieka).

Do czynników wewnętrznych, które mają wpływ na dekompozycję różnych form materii organicznej, w tym CPOM, zalicza się najczęściej: zawartość azotu (Kaushik

i Hynes 1971, Richardson i in. 2004, omówienie w rozdziale 4.4), ligniny (Gessner i Chauvet 1994, Royer i Minshall 2001), taniny (Mathuriau i Chauvet 2002) i strukturę liści (Bärlocher i in. 1978). W obszernym opracowaniu, z użyciem wystandaryzowanych metod i jednorodnych warunków, Ostrofsky (1997) stwierdził, że połowę wariacji tempa dekompozycji liści u 48 gatunków roślin można było wytłumaczyć zawartością fenoli. Jak wykazują jednak najnowsze badania jakości materii organicznej, zmienność składu chemicznego, istniejąca w obrębie jednego gatunku, wpływa na tempo dekompozycji. LeRoy i in. (2007) wykazali, że cztery hybrydy topoli różniły się jakością materii organicznej (zawartością związków taniny i ligniny), co powodowało zróżnicowanie tempa dekompozycji. Powyższa obserwacja potwierdza hipotezę, że genetyczne różnice w skali jednego gatunku i pomiędzy różnymi gatunkami roślin mogą determinować tempo dekompozycji. Inni autorzy również potwierdzili istnienie różnic w liściach tego samego gatunku (*Alnus glutinosa*), które zebrano w pięciu różnych krajach i eksponowano w tej samej rzece (Lecerf i Chauvet 2008). W wyniku tego eksperymentu otrzymano różne tempo dekompozycji w liściach olszy czarnej, wynikające z różnej zawartości fosforu (0,034–0,187%) i ligniny (3,9–18,7%).

W warunkach naturalnych (w określonym miejscu rzeki), występują skupiska CPOM składające się z wielu gatunków roślin. Stosunkowo niedawno podjęto badania nad wzajemnym wpływem wielu gatunków liści ulegających rozkładowi. Już McArthur i in. (1994) stwierdził, że mieszane pakiety zawierające liście dębu czarnego (*Quercus nigra* L.) i ambrowca amerykańskiego (*Liquidambar styraciflua* L.) rozkładały się stosunkowo wolno, ponieważ rozpuszczalne w wodzie związki pochodzące od liści dębu oddziaływały na drugi gatunek i w efekcie hamowały w ambrowcu rozwój mikroorganizmów.

W kilku ostatnich doniesieniach naukowych wykazano, że różnorodność wielogatunkowych pakietów liści wpływa na tempo dekompozycji w środowiskach wodnych (LeRoy i Marks 2006, Kominoski i in. 2007, Lecerf i in. 2007b, Taylor i in. 2007). Wielu autorów wymienionych prac zwraca jednak uwagę, że w niektórych przypadkach efekty poszczególnych eksponowanych gatunków liści mogą być zdominowane przez warunki środowiskowe. Badanie dekompozycji wielu gatunków roślin w pakietach jest bardzo ważne, ponieważ może wyjaśnić skutki zmian roślinności spowodowane działalnością człowieka.

Działalność człowieka może także zmieniać jakość liści wpadających do wody poprzez zmiany warunków wzrostu roślin (np. wzrost stężenia CO₂ i O₃ w atmosferze, większa intensywność promieniowania UV, stres hydrologiczny). Badania dotyczące stresorów antropogenicznych są często podejmowane w ekologii lądowej (np. Caldwell i in. 2007), natomiast stosunkowo niewiele prac powstało na temat wpływu globalnych zmian na tempo dekompozycji materii organicznej w rzekach. Należą do nich m.in. publikacje Riera i in. (2002, 2005) oraz Tuchmana i in. (2002, 2003). Rier i in. (2002) wykazali, że liście topoli osikowej uprawianej w atmosferze podwyższonego stężenia CO₂, miały większe stężenia fenoli i ligniny oraz wyższy stosunek C:N, co w efekcie dało wzrost „oporności” testowanej rośliny na dekompozycję w stosunku do topoli rosnącej w warunkach naturalnych. Badania Kominoskiego i in. (2007) wykazały, że wzrost

stężenia CO₂ w atmosferze spowodował wzrost frakcji DOM w liściach, co może mieć w konsekwencji wpływ na produkcję pierwotną glonów i na rozwój konsumentów pierwotnych w rzekach.

Do czynników zewnętrznych, które mają wpływ na dekompozycję zalicza się najczęściej stężenia biogenów w wodzie, temperaturę, stężenie O₂ i abrazję fizyczną. Różne eksperymenty potwierdzają, że rozkładające się liście wykazują większą produkcję grzybów i bakterii w żywnych rzekach o twardej wodzie, niż w naturalnych rzekach o miękkiej wodzie (Weyers i Suberkropp 1996, Methvin i Suberkropp 2003). Eksperymentalne wzbogacanie rzek w biogeny powoduje wzrost aktywności mikrobiologicznej i biomasy mikroorganizmów na cząstkach materii organicznej (Tank i Webster 1998, Grattan i Suberkropp 2001, Gulis i Suberkropp 2003b, Stelzer i in. 2003, Gulis i in. 2004, Ferreira i in. 2006b), co w kaskadowym efekcie daje kolejne zwiększenie asymilacji biogenów przez mikroorganizmy wodne (Suberkropp i Chauvet 1995). Wzrost temperatury powoduje ogólny wzrost metabolizmu i w konsekwencji przyspiesza tempo dekompozycji CPOM (patrz rozdziały 4.1 i 4.8). Wzmocniony metabolizm badanych liści wykryto w zdegradowanym Cedronie, a respiracja eksponowanych liści dębu (uwalnianie CO₂) zależała istotnie od czynników zewnętrznych (chemizm wody) i wewnętrznych (stężenia N w liściach). Wpływ upraw świerka na respirację liści dębu był natomiast niewielki w badanych rzekach.

Dekompozycja CPOM w strefie tropikalnej jest zdominowana przez mikroorganizmy (Abelho i in. 2005), co wiąże się bezpośrednio z termiką wody, a wpływ makrokonsumentów bezkręgowych praktycznie nie istnieje, ponieważ ich liczebność jest znikoma (<0,5%). W rzekach bardzo zimnych (Short i Ward 1981) i wypływających spod lodowców strumieni alpejskich (Robinson i Jolidon 2005) proces dekompozycji przebiega bardzo wolno. W większej skali geograficznej dekompozycja CPOM zmienia się wraz z szerokością geograficzną (Irons i in. 1994) i wysokością nad poziom morza (Fabre i Chauvet 1998, Fleituch 2001b). Ostatnio udowodniono, że spadek stężenia tlenu w wodzie pociąga za sobą spadek różnorodności i aktywności grzybów wodnych w liściach w czasie dekompozycji (Medeiros i in. 2009). Mechaniczna abrazja liści przyspiesza natomiast ich dekompozycję w rzekach (Canton i Martinson 1990, Rader i in. 1994, Niyogi i in. 2001). Aby oddzielić wpływ makrobezkręgowców i mechanicznej abrazji, Rader i in. (1994) zastosowali chemiczne inhibitory na liściach ambrowca i okazało się, że najważniejszym czynnikiem odpowiedzialnym za dekompozycję były jednak mikroorganizmy. Ferreira i in. (2006a) stwierdzili, że zmienna siła prądu wody do wartości 2,35 m/s nie wpływa istotnie na rozkład liści olszy w sztucznym środowisku pozbawionym osadów dennych.

Działalność człowieka wywiera wpływ na dekompozycję materii organicznej poprzez zmiany takich czynników zewnętrznych, jak: zanieczyszczenia, dopływ biogenów i wzrost zakwaszenia wody. Mulholland i in. (1987) odkryli, że woda o pH=5,7 powoduje obniżenie tempa dekompozycji przez spowolnienie aktywności mikroorganizmów, co z kolei spowodowane jest toksycznym działaniem związków glinu, które są lepiej rozpuszczalne w środowisku kwaśnym. Podobny, ujemny wpływ wzrostu zakwaszenia wody na rozkład CPOM potwierdziło wielu innych badaczy (np. Thompson

i Bärlocher 1989, Dangles i Guerold 1998). Negatywny wpływ arsenu na dekompozycję dwóch gatunków liści poprzez eliminację bezkręgowców wodnych zaobserwowali Chaffin i in. (2005). W eutroficznych rzekach Portugalii, Pascoal i in. (2005) stwierdzili wysoką biomasę, produkcję grzybów wodnych oraz duże tempo dekompozycji w liściach. Dopływ zanieczyszczeń organicznych może wywierać jednak też zróżnicowany wpływ na dekompozycję, co wykazano w niniejszej pracy (rozdział 4.2). Wielu autorów stwierdziło, że wysokie stężenia biogenów mogą stymulować dekompozycję mikrobiologiczną i jednocześnie powodować redukcję rozdrabniaczy bezkręgowych, co w efekcie może powodować obniżenie wskaźników dekompozycji (niniejsze badania, Huryn i in. 2002, Hagen i in. 2006). Zatem tempo dekompozycji jest wypadkową działania wielu czynników.

Na dekompozycję liści wpływa poza tym wiele naturalnych czynników. Wykazują one zmienność między różnymi rzekami wskutek odmiennej budowy geologicznej, zmian klimatu wzdłuż biegu danej rzeki (np. teoria kontinuum rzecznoego, Vannote i in. 1980) i między stanowiskami badań (np. wysokość nad poziomem morza). Zmienność czynników może być też indukowana działalnością człowieka (np. zmiany w szacie roślinnej zlewni lub bezpośrednio w strefie brzegowej, toksyczne spływy z pól oraz źle oczyszczone ścieki z oczyszczalni).

Niektóre parametry zmieniają się zarówno w sposób naturalny, jak i pod wpływem antropopresji (np. stężenie biogenów, pH, osady, skład roślinności brzegowej, temperatura wody). Wahania tempa dekompozycji, wywołane na skutek zmienności tych czynników, muszą być uwzględniane przy wykorzystywaniu tego wskaźnika jako miary zdrowotności ekosystemu rzeki (Young i in. 2008). Przykładowo, tempo dekompozycji jest zwykle wyższe w cieplejszej wodzie, dlatego też wskaźniki dekompozycji mogą różnić się między stanowiskami na różnych wysokościach, w różnych klimatach, czy w różnych ekoregionach. Rzeki, znajdujące się na zróżnicowanych bezwzględnych wysokościach i w różnych ekoregionach, cechuje specyficzna naturalna zmienność stężenia biogenów, reżimu hydrologicznego, geomorfologii koryta, substratu dna i struktury roślinności brzegowej, która zacieniając koryto wpływa na temperaturę wody. W prezentowanych badaniach, przeprowadzonych w Polsce południowej w szerszej skali (seria SJ), na podstawie analizy PFA stwierdzono, że tempo dekompozycji liści olszy (eksperyment EE) było pozytywnie związane z następującymi zewnętrznymi czynnikami: stopień zacienienia rzeki, szerokość pasa roślinności brzegowej oraz względna wysokość stanowiska nad poziom morza dla obu typów worków. Natomiast liczebność rozdrabniaczy była pozytywnie związana z głębokością rzeki i pH wody, a negatywnie z rzędowością rzeki i powierzchnią zlewni. Inne czynniki decydowały o liczebności rozdrabniaczy na liściach dębu (worki GS): pozytywny efekt był związany z parametrami środowiskowymi (wysokość stanowiska nad poziomem morza i liczba kłód zalegających w rzece), a negatywny ze zlewnią i wielkością rzeki (powierzchnią i rzędowością rzeki) oraz z biogenami obecnymi w wodzie (*DIP* i *DIN*).

Nawet jeżeli w różnych wodach płynących zaistnieją identyczne warunki fizyczno-chemiczne, to tempo dekompozycji może się różnić wskutek występowania w nich innych zespołów destruentów (np. różnych gatunków bezkręgowych rozdrab-

niaczy o różnej efektywności pobierania pokarmu, jak *Asellus* czy *Tipula*). Ogólnie jednak rzecz ujmując, w rzekach, w których jest więcej bezkręgowców odżywiających się CPOM, dekompozycja liści zachodzi szybciej. Często się zdarza, że zmienność tempa dekompozycji w różnych miejscach na dnie rzeki jest związana z mozaikowym występowaniem konsumentów CPOM.

Przy ocenie tempa dekompozycji liści, wobec istnienia wielu czynników antropopresji (np. dopływ FPOM, toksyczne związki chemiczne, zmiany pH i temperatury wody oraz przepływu rzek), wpływ wspomnianych naturalnych czynników na proces rozkładu powinien zostać zminimalizowany.

Zdarzają się przypadki, że aktywność człowieka polega na indukowaniu jednego stresora, ale częściej zmiany ekosystemów lotycznych są bardziej kompleksowe. Na przykład, w wyniku wycięcia strefy roślinności brzegowej pod uprawy rolne, bądź budowy osiedli ludzkich, następuje w rzece kaskadowy wzrost temperatury, biogenów i udziału drobnoziarnistych osadów (FPOM), co stwierdzono w badaniach Cedronu. W ten sposób różne stresory mogą oddziaływać równocześnie, powodując zróżnicowane reakcje (pozytywne i negatywne), jak wzrost tempa dekompozycji (wzrost temperatury i stężenia biogenów) i jednocześnie spadek dekompozycji (FPOM) (Niyogi i in. 2003). Podobnie, negatywne efekty wyższych stężeń metali ciężkich mogą niweczyć pozytywne efekty wysokich stężeń biogenów (Sridhar i in. 2001). Przykładem istnienia skomplikowanych zależności antagonistycznego oddziaływania różnych czynników w warunkach antropopresji są badania Pascoal i in. (2001), którzy ustalili, że spadki tempa rozkładu liści i liczebności rozdrabniaczy wywołane dopływem ścieków z oczyszczalni mogą być kompensowane przez wzmoczoną aktywność mikrobiologiczną.

W podsumowaniu (Tab. 12) zebrano najważniejsze czynniki naturalne i antropogeniczne, które potencjalnie mogą mieć wpływ na proces dekompozycji w rzekach. Określone tendencje przy poszczególnych czynnikach wskazują ogólny kierunek zmian, ale ze względu na kompleksowość zjawiska oraz udział wielu czynników o działaniu antagonistycznym, ostateczny kierunek zmian tempa dekompozycji może być różny. Modyfikacje tempa dekompozycji zostały przedyskutowane w niniejszej pracy w rozdziałach 4.1–4.9.

4.10. Wskaźniki strukturalne i funkcjonowanie ekosystemów rzek: stan aktualny i perspektywy

Ramowa Dyrektywa Wodna (RDW) wydana przez Komisję Europejską (WFD 2000) definiuje „stan ekologiczny” poprzez określenie jakości **struktury** i **funkcjonowania** ekosystemu wód powierzchniowych (paragraf 2, załącznik V, RDW), gdzie termin „struktura” odnosi się zarówno do warunków fizycznych i chemicznych, jak i do składu biologicznego ekosystemu. RDW określa grupy organizmów (np. ryby, glony, makrofity i bezkręgowce denne rzek) oraz zmienne zależne (np. wskaźniki składu taksonomicznego, liczebność, różnorodność, oraz gatunki wrażliwe i niewrażliwe na zakłócenia środowiskowe), które powinny być zastosowane w celu oceny stanu środowiska. Ramowa Dyrektywa Wodna zakłada, że miary struktury biologicznej (jak np. miary różnorodności lub składu zespołów w oparciu o gatunki wrażliwe) są bezpośred-

Tabela 12. Zestawienie wpływu przewidywanych reakcji tempa dekompozycji liści (CPOM) w odpowiedzi na działanie naturalnych i antropogenicznych czynników środowiska (wg. Younga i in. 2008, zmodyfikowane)

Table 12. Expected patterns in leaf breakdown rate (CPOM) in relation to natural variation and to responses on environmental stressors (acc. Young et al. 2008, modified)

Czynnik	Zmiana czynnika	Zmiana tempa dekompozycji
Strefa klimatyczna	<ul style="list-style-type: none"> • Ciepłsza woda 	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost
Położenie względem wzdłużnej osi rzeki (od źródła do ujścia)	<ul style="list-style-type: none"> • Liczebność bezkręgowych rozdrabniaczy wyższa w małych rzekach • Liczebność bezkręgowych rozdrabniaczy lub biomasa grzybów rośnie wraz z biegiem rzeki • Stężenie biogenów rośnie wraz z biegiem rzeki 	<ul style="list-style-type: none"> • Szybsze w małych rzekach • Rośnie wraz z biegiem rzeki • Rośnie wraz z biegiem rzeki
Rodzaj siedlisk rzeki	<ul style="list-style-type: none"> • Prąd – zastoisko – zbiornik zaporowy • Osady grubo – lub drobno – ziarniste • Rodzaj dna i jego stabilność 	<ul style="list-style-type: none"> • Najszybsze w siedlisku prądowym • Najwolniejsze w mule • Najszybsze przy stabilnym dnie
Wpływ FFG bezkręgowców	<ul style="list-style-type: none"> • Działanie efektywnego rozdrabniacza (lub jego drapieżnika) 	<ul style="list-style-type: none"> • Szybsze, gdy w zespołach brak drapieżników
Temperatura wody	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost temperatury 	<ul style="list-style-type: none"> • Szybsze w ciepłych rzekach lub w cieplejszych porach roku
Osady	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost FPOM 	<ul style="list-style-type: none"> • Spadek
pH	<ul style="list-style-type: none"> • Spadek pH 	<ul style="list-style-type: none"> • Spowolnienie
Przewodnictwo wody	<ul style="list-style-type: none"> • Woda twarda – woda miękka 	<ul style="list-style-type: none"> • Szybsze w rzekach o twardej wodzie
Biogeny	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost stężenia 	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost w pewnym zakresie
Organiczne zanieczyszczenia	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost stężenia 	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost
Substancje toksyczne	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost stężenia metali ciężkich • Wzrost stężenia insektycydów 	<ul style="list-style-type: none"> • Spadek • Spadek
Roślinność strefy brzegowej	<ul style="list-style-type: none"> • Wylesienie i zmniejszenie zacienienia rzeki • Wprowadzanie różnych gatunków roślin/liści 	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost • Spadek lub wzrost w zależności od gatunku
Regulacja rzek	<ul style="list-style-type: none"> • Budowa zapory 	<ul style="list-style-type: none"> • Wzrost
Zabudowa rzek	<ul style="list-style-type: none"> • Redukcja siedlisk 	<ul style="list-style-type: none"> • Spadek

nio związane z funkcjonowaniem ekosystemu rzeki. Stąd ostatnie programy monitoringu oraz badanie ocen i kryteriów pomiaru ekosystemów śródlądowych są nastawione na udoskonalanie wskaźników strukturalnych, szczególnie w rzekach znacznie zdegradowanych w wyniku działalności człowieka (Hering i in. 2004, Furse i in. 2006, Dolédec i Statzner 2010). Jednak po bliższym zapoznaniu się z dyrektywą RDW okazuje się, że nie definiuje ona pojęcia „funkcjonowanie”, przesuując w praktyce zastosowanie tej koncepcji do monitoringu operacyjnego.

Jak się wydaje, termin „funkcja” można odnieść w rozważanym kontekście do wielu zachodzących jednocześnie procesów, do roli jaką pełnią różne gatunki i w końcu do działania wszystkich elementów w całym ekosystemie (Jax 2005). Poza tym „funkcjonowanie” można zdefiniować jako aktywność, procesy w ekosystemie, na które mają wpływ jego ożywione składniki środowiska (Naeem i in. 2002). „Funkcjonowanie” można też charakteryzować poprzez różne wskaźniki lub tendencje zachodzące w ekosystemie (Meyer 1997).

Bezpośrednie zastosowanie strukturalnych mierników stanu rzek w ocenie ich zdrowotności napotyka na trudności wynikające z możliwości powiązania strukturalnych właściwości zespołów organizmów z procesami w ekosystemach wodnych. Często wskaźniki strukturalne (np. bogactwo gatunkowe) są zastępczo stosowane dla określania funkcjonalnych cech ekosystemu rzeki (np. obiegu biogenów, retencji, produkcji, dekompozycji i metabolizmu), nawet jeżeli nie daje się powiązać struktury z funkcją w ekosystemie. Na przykład zmianom struktury w ekosystemie nie zawsze towarzyszą wykrywalne zmiany w jego funkcjonowaniu i na odwrót.

Mając na celu powiązanie (lub wykazanie braku związku) struktury z funkcją ekosystemu i roli, jaką **gatunek** może pełnić w ekosystemie rzeki, Naeem i in. (2002) zaproponowali trzy hipotezy:

1. Gatunki występują w środowisku w sposób nadmiarowy, a jeżeli nastąpi eliminacja jednego z nich, to zostanie on zastąpiony przez inny gatunek;
2. Gatunki są wyjątkowe i niepowtarzalne. Posiadają jedyne w swoim rodzaju znaczenie w funkcjonowaniu, a inny gatunek nie jest w stanie zastąpić utraconego;
3. Znaczenie i rola gatunków zależą od całego systemu czynników i są nieprzewidywalne.

Należy zauważyć, że jeżeli hipoteza 2. jest prawdziwa, to każdy gatunek pełni niepowtarzalną rolę w funkcjonowaniu i dlatego w takim przypadku możliwy jest monitoring i ocena funkcjonowania ekosystemu poprzez analizę struktury. Jeżeli jednak hipoteza 1. jest prawdziwa, to analiza struktury powinna być wrażliwszym wskaźnikiem zmian w ekosystemie, niż jego funkcja. Natomiast jeżeli słuszna jest hipoteza 3., to równoczesne pomiary struktury i funkcji powinny stanowić kompatybilne aspekty w analizie ekosystemu rzeki (np. przy ocenie efektów działalności człowieka).

W nawiązaniu do powyższych hipotez, Young i in. (2008) zaproponowali prostsze ujęcie potencjalnych sytuacji w ekosystemie rzeki stwierdzając, że stresory zmieniają strukturę, ale nie funkcję, albo zmieniają zarówno strukturę jak i funkcję, ewentualnie zmieniają funkcję bez zmiany struktury ekosystemu. Z kolei Gessner i Chauvet (2002) postawili hipotezę, że struktura determinuje zjawiska, ale i na odwrót, że zjawiska też determinują strukturę, a oba podejścia opisują różne aspekty tego samego podmiotu. Sugerują oni, że funkcjonowanie (np. wskaźniki dekompozycji liści) jako miara zdrowotności ekosystemu może stanowić cenne uzupełnienie opisu jego struktury. W obecnie stosowanym monitoringu rzek używany jest wyłącznie opis struktury ekosystemu (Gessner i Chauvet 2002).

W ostatnich kilku latach gwałtownie wzrosło zainteresowanie badaczy wód śródlądowych stosowaniem zarówno strukturalnych, jak i funkcjonalnych miar oceny stanu

rzek. Autorzy opublikowanych niedawno badań ujawnili zjawisko silnej reakcji zmiennych funkcjonalnych na zaburzenia w środowisku rzeczonym oraz słabsze reakcje lub ich brak w przypadku zmiennych strukturalnych (Stephenson i Morin 2009, McKie i Malmqvist 2009, Riipinen i in. 2009). Badania tych autorów obejmowały swoim zakresem zmiany w zlewniach rzek, wynikające z różnego składu gatunkowego lasu strefy brzegowej albo też z braku zadrzewień. McKie i Malmqvist (2009) porównywali w rzekach Szwecji różnice w funkcjonowaniu i strukturze (tempo dekompozycji liści i struktura rozdrabniaczy) zlewni zalesionych ze zlewniami wylesionymi, powstałymi w wyniku zrębu całkowitego. Riipinen i in. (2009) porównywali rzeki Wielkiej Brytanii, których zlewnie porośnięte były lasem liściastym z rzekami, których zlewnie przekształcono w wyniku stosowania sztucznych nasadzeń drzew iglastych. Stephenson i Morin (2009) natomiast badali rzeki kanadyjskie (rzędowość 1–3) o zlewniach z różnym stopniem zalesienia i na różnych poziomach skali przestrzennej (m.in. długość i szerokość pasa roślinności brzegowej). Cytowani autorzy porównywali wskaźniki strukturalne (skład zespołu bezkręgowców i ryb) z pomiarami biomasy (glony, bezkręgowce i ryby), którą uznali za parametr funkcjonalny argumentując, że w przypadku ich badań „biomasa jest rzeczywistym składnikiem produkcji i silnie koreluje z roczną produkcją badanych organizmów w rzekach”. Jednak badacze skłaniają się do zaliczenia parametru biomasy do miar strukturalnych (np. Sandin i Solimini 2009). Chociaż miary funkcjonalne nie w każdym przypadku wykrywają zmiany zachodzące w rzekach pod wpływem antropopresji, to wydaje się, że mogą one być z powodzeniem wykorzystywane w sytuacjach, kiedy istnieje silna odpowiedź organizmów zwykle pomijanych w ocenie jakości rzek (np. grzyby i bakterie). Podobnie parametr funkcjonalny może być użyty jako wrażliwy wskaźnik stosowany przez administratorów zlewniami rzek przy wczesnym ostrzeganiu o zagrożeniach (Young i Collier 2009).

Niewiele badań opublikowano (Death i in. 2009) na temat wyraźnej odpowiedzi we wskaźnikach strukturalnych (skład zespołu bezkręgowców) przy jednoczesnej słabej odpowiedzi lub jej braku ze strony wskaźników funkcjonalnych (np. tempo rozkładu liści, retencja CPOM, dryf bezkręgowców i akumulacja peryfitonu). W swoich badaniach Death i in. (2009) przedstawili zmiany retencji wody rzecznej i efekty tego zjawiska w trzech rzekach różniących się jakością wody (gradient od naturalnej do umiarkowanie zdegradowanej) oraz z różnymi typami roślinności brzegowej (zakres od terenu otwartego z uprawami rolniczymi do strefy brzegowej zacienionej przez naturalny las). Wykazali oni, że badane rzeki nie różniły się istotnie pod względem czynników fizycznych, które przejawiały się w obniżeniu poziomu wody i zwężeniu koryta rzeki oraz zmniejszeniu przepływu i prędkości wody. Odpowiedzi wskaźników strukturalnych różniły się natomiast między rzekami. Rzeka umiarkowanie zdegradowana oraz rzeka będąca pod wpływem intensywnych upraw rolniczych wykazywały niewielkie zmiany wskaźników strukturalnych i funkcjonalnych, podczas gdy w naturalnej rzece, na skutek manipulowania przepływem wody, wiele strukturalnych wskaźników uległo pogorszeniu. Co ciekawe, tempo dekompozycji liści nie zmieniało się w wyniku tych zabiegów. Powyższych obserwacji nie potwierdzają wyniki Ferreiry i in. (2006b). Wykazały one, że spadek fizycznej abrazji rzeki może wpływać negatywnie na tempo de-

kompozycji liści, oraz że fizyczna abrazja liści może się różnić między rzekami leśnymi (z małą prędkością przepływu wody) i rolniczymi (z większą prędkością wody i silniejszą abrazją). Podobne wyniki uzyskali Bird i Kaushik (1992).

Z kolei Woodcock i Huryn (2004) nie znaleźli związku między wskaźnikami dekompozycji liści i prędkością przepływu rzeki, ani też między zmianami w strukturze bezkręgowców a dekompozycją liści wzdłuż gradientu zanieczyszczenia rzeki w USA.

Death i in. (2009) uważają, że różnice w roślinności strefy brzegowej rzek (leśne–rolnicze) wpływają na skład zespołów bezkręgowców (wiele rozdrabniaczy bezkręgowych reaguje negatywnie na redukcję przepływu w leśnej rzece, natomiast nieliczne reagują na takie zmiany w rzekach rolniczych), dlatego autorzy ci znaleźli tylko odpowiedź strukturalnych, a nie funkcjonalnych wskaźników ekosystemów rzek.

Należy też podkreślić, że niektóre wyniki badań wykazały zarówno strukturalne, jak i funkcjonalne odpowiedzi ekosystemów rzecznych przy okazji badania wpływu różnych czynników, jak: biogeny i temperatura (Friberg i in. 2009), rolnicze użytkowanie zlewni (Gücker i in. 2009, Young i Collier 2009) i susza (Artigas i in. 2009). W badaniach Friberga i in. (2009) wykazano wyraźne zmiany w składzie zespołów bezkręgowców, jak i w ugrupowaniach funkcjonalnych tych bezkręgowców oraz w rosnącym tempie dekompozycji liści wzdłuż gradientu termicznego rzeki, który był z kolei negatywnie związany ze stężeniami biogenów w wodzie. W badaniach Gückera i in. (2009) porównywano naturalne i zmienione rolniczo rzeki biorąc pod uwagę czynniki fizyczne (prędkość przepływu i skład podłoża rzeki) i właściwości chemiczne wody (stężenia biogenów). Autorzy stwierdzili, że te dwa typy czynników stresujących miały przeciwstawne działanie na zmienną strukturalną ekosystemu, którą stanowiła biomasa glonów: z jednej strony napięcie styczne i transport osadów ograniczały rozwój bentosowych glonów, a z drugiej biogeny stymulowały to ugrupowanie roślin do wzrostu. Podobne zjawisko zauważono badając metabolizm ekosystemu rzeki (oddychanie zespołu organizmów), który wykazywał niskie wartości w warunkach silnego stresu fizycznego, podczas gdy produkcja pierwotna brutto była dodatkowo skorelowana ze stężeniami biogenów (Gücker i in. 2009).

Young i Collier (2009) analizowali skład zespołu bezkręgowców wodnych wraz z metabolizmem ekosystemu wodnego i dekompozycją materii organicznej wzdłuż gradientu zakłóceń środowiskowych rzeki. Autorzy ci wykazali dwa typy zależności: liniową między miarami zespołu bezkręgowców i nieliniową między wskaźnikami funkcjonalnymi a stopniem zakłóceń powodowanym przez użytkowanie zlewni. Stwierdzili oni też, że miary funkcjonalne mogą służyć jako wskaźniki we wczesnym ostrzeganiu. Są one w stanie wykryć już niewielkie zmiany antropogeniczne w rzekach o wysokiej jakości siedlisk. Artigas i in. (2009) śledzili w cyklu rocznym zmiany biomasy mikroorganizmów (bakterie, grzyby, glony) i aktywność enzymów zewnątrzkomórkowych w powiązaniu z dekompozycją materii organicznej. Okazało się, że biomasa mikroorganizmów wykazywała dużą zmienność w czasie i między siedliskami oraz, że była ona związana z temperaturą, przepływem, światłem słonecznym i stężeniami biogenów. Aktywność mikrobiologiczna enzymów w tych badaniach osiągała maksimum w dwóch okresach: między późną jesienią i wczesną wiosną oraz między późnym latem i jesienią (tj. w okresie intensywnego dopływu liści ze strefy brzegowej rzeki).

Ostatnie postępy w stechiometrii ekologicznej, teoriach funkcjonowania metabolicznego ekosystemów rzecznych, pojmowaniu procesu dekompozycji, śledzeniu szlaków przemian detrytusu w łańcuchach pokarmowych, badaniach retencji pierwiastków biogennych i w wielu innych dziedzinach stanowią istotny przełom w badaniu funkcjonowania płynących wód powierzchniowych.

Reasumując ostatnie doświadczenia naukowe, do ważniejszych wskaźników funkcjonalnych, służących do badania ekosystemów rzek, zaliczyć można wskaźniki dekompozycji liści (Gessner i Chauvet 2002, Bergfur i in. 2007, niniejsze badania), produkcję wtórną organizmów wodnych (Buffagni i Comin 2000), funkcjonalne grupy pokarmowe zwierząt bezkręgowych (Palmer i in. 1996, niniejsze badania), analizę cech organizmów (Statzner i in. 2001), gildie (Troelstrup i Hergenrader 1990), respirację mikrobiologiczną (Hill i in. 2002), transport drobnoziarnistej materii organicznej (Wallace i in. 1996), wskaźniki tempa przyswajania biogenów (Sabater i in. 2000, Hall i Tank 2003) i inne (np. Young i in. 2008).

Stosunkowo niewiele prac ujmuje jednocześnie funkcje rzek z ich biologiczną strukturą oraz efekty czynników antropogenicznych w ekosystemach lotycznych. Jak się okazało, wyniki powyżej cytowanych badań nie są jednoznaczne. Niektóre z wyników wykazały silniejszą odpowiedź zmiennych strukturalnych, inne prace ujawniły wyraźniejsze odpowiedzi zmiennych funkcjonalnych, a w części prac autorzy dowiedli, że kombinacja obu rodzajów zmiennych stanowi informację komplementarną w ocenie zdrowotności ekosystemów rzek. Wskaźniki strukturalne są stosowane w ocenie i monitoringu rzek od ponad stu lat, natomiast wskaźniki funkcjonalne mają o wiele krótszą historię stosowania w wodach powierzchniowych. Z tego względu nadal pozostaje kilka nierozstrzygniętych kluczowych kwestii (Sandin i Johnson 2000):

- w jaki sposób należy stosować wskaźniki funkcjonalne, a zwłaszcza w jakim zakresie może wahać się wariancja wskaźników funkcjonalnych?
- jaki najmniejszy wpływ zakłócenia może być wykrywalny przez wskaźniki strukturalne w stosunku do wskaźników funkcjonalnych?
- w jaki sposób można ulepszyć możliwość wykorzystania miar funkcjonalnych w celu oceny wpływu czynników antropogenicznych na ekosystemy lotyczne?

Niektórzy badacze uważają, że aby umożliwić dalszy postęp w udoskonalaniu i rozwoju wskaźników funkcjonalnych, należy zrezygnować z korelacyjnego podejścia wykorzystującego dane w szerokiej skali wraz z gradientami charakteryzującymi degradację środowiska (jak np. Furse i in. 2006), a zamiast tego próbować zastosować strukturalne i funkcjonalne aspekty ekosystemów wód płynących z zastosowaniem manipulacji w ekosystemie, w połączeniu z danymi z rutynowego monitoringu (Townsend i in. 2008). Poza tym, dogłębnych badań w przyszłości wymagają związki między bioróżnorodnością, funkcją ekosystemu oraz ekologią łańcuchów pokarmowych w rzekach, ponieważ w tych dziedzinach istnieje jeszcze wiele niewytłumaczonych kwestii (Woodward 2009), których wyjaśnienie może doprowadzić do lepszego zrozumienia mechanizmów działania ekosystemów rzek w warunkach stresu indukowanego działalnością człowieka.

5. PODSUMOWANIE

- W pracy przedstawiono badania, po raz pierwszy prowadzone w Polsce, przedstawiające potencjalny wpływ dwóch antropogenicznych stresorów środowiskowych: podwyższonej żyzności wody (eksperyment EE) i modyfikacji roślinności brzegowej poprzez uprawy świerka pospolitego (eksperyment EMR) na stan zdrowotności oraz na strukturalne i funkcjonalne wskaźniki związane z dekompozycją allochtonicznej materii organicznej w naturalnych i zdegradowanych ekosystemach rzek Polski Południowej.

- Potencjalnie zdegradowane rzeki, zaklasyfikowane do I–V klasy jakości wód wg oceny chemicznej, w eksperymencie EE różniły się istotnie stężeniami biogenów (N i P) od rzek referencyjnych (I klasa jakości). Tempo dekompozycji (wg negatywnego modelu wykładniczego) liści olszy było 3–4 razy wyższe niż liści dębu, co spowodowane było różnicami w ich składzie chemicznym. Pojedyncze czynniki (ANOVA: typ rzeki, typ worka, gatunek liści) istotnie wpływały na współczynnik k dekompozycji w serii SJ w obu eksperymentach (EE i EMR). Ogólnie dekompozycja w rzekach referencyjnych przebiegała szybciej, niż w zdegradowanych (np. rzeka Cedron). Uwzględnienie temperatury (stopnio–dni zamiast powszechnie stosowanej doby) w modelu wykładniczym wyeliminowało jej wpływ na współczynnik k i jednocześnie ujawniło nikły wpływ biogenów na rozkład liści (tj. brak istotnych różnic między typami rzek). W rzekach o podwyższonej żyzności oczekiwany pozytywny efekt biogenów na rozkład liści uległ zmniejszeniu (pomijając korektę temperatury) prawdopodobnie wskutek: 1. gromadzenia się na liściach osadów drobnoziarnistych (FPOM), 2. niższej aktywności bezkręgowców (mniejsza efektywność i liczebność rozdrabniaczy) oraz 3. wyższego stężenia metali ciężkich dopływających z przekształconej zlewni (np. rolnictwo, nieoczyszczone ścieki oraz wiejskie i podmiejskie osiedla). Stwierdzono istotne różnice w tempie dekompozycji między gatunkami liści olszy i dębu oraz między typami worków (tj. z obecnością i przy braku bezkręgowych rozdrabniaczy). Największe różnice w tempie dekompozycji między typami stanowisk (EE) wystąpiły w workach o grubych okach z liśćmi olszy, kolonizowanymi przez rozdrabniacze bezkręgowce. Wskazuje to, że w badanych rzekach rozdrabniacze bezkręgowce mają większy wpływ na dekompozycję, niż podwyższone stężenia biogenów. Większość badań naukowych pomija jednak tak istotną korektę temperatury przy obliczaniu tempa dekompozycji, a tylko nieliczne prace donoszą o stosunkowo niewielkim wpływie biogenów na proces dekompozycji CPOM.

- W lokalnych badaniach o małej skali (rzeki Turbacz–Czerwonka) nie znaleziono istotnych różnic w tempie dekompozycji (uwzględniając typ worka i gatunki liści) między rzeką naturalną i zdegradowaną wpływem upraw świerka (EMR). W szerszej skali przestrzennej (pięć par rzek) wykryto efekty wpływu pojedynczych czynników (tj. typ worka, gatunek liści, typ stanowiska) na tempo dekompozycji. Ogólnie jednak uprawy świerka nie wywierały jednoznacznych efektów na tempo dekompozycji, które zależało od danej pary stanowisk (np. 7. para – pozytywny efekt, para 10. – negatywny). Brak jednoznacznie negatywnego wpływu upraw świerka na dekompozycję był najprawdo-

podobniej zamaskowany słabym oddziaływaniem świerczyn na pH rzek (działanie buforujące miejscowych gleb) i wpływem domieszek innych gatunków drzew liściastych w badanych zlewniach. W przeciwieństwie do tempa dekompozycji liści, zaobserwowano wyraźnie negatywny wpływ upraw świerka na zespoły rozdrabniaczy bezkręgowych. Względne zmniejszenie dopływu CPOM (tj. liści drzew liściastych) powodowało wyraźną zmianę struktury rozdrabniaczy. Następował spadek liczebności małych gatunków widelnic i wzrost większych gatunków innych rozdrabniaczy w obu typach liści. Istotnie niższą różnorodność zespołu rozdrabniaczy na obu gatunkach liści dla rzeki zdegradowanej znaleziono w 7. parze (Ustępne – Gorcowy). Ogólnie, analiza PFA (dla każdego typu worka i gatunku liści) wykazała, że ani udział samego świerka, ani udział ogólnie drzew iglastych w strefie brzegowej nie wpływały na tempo dekompozycji i liczebność rozdrabniaczy.

- Na podstawie wskaźników dekompozycji oceniano zdrowotność zdegradowanych rzek. W oparciu o dane dla liści olszy, wykazano dysfunkcję ekosystemów rzek o żyznej wodzie w zakresie od stopnia umiarkowanego do silnego. Biogeny silniej wpływały na dekompozycję liści dębu niż olszy (np. Kryniczanka). Świerk powodował umiarkowane zakłócenia w dekompozycji olszy (EMR). Przy ocenie zdrowotności negatywny wpływ świerka okazał się silniejszy na rozkład liści dębu niż olszy. Najsilniejszą dysfunkcję (wszystkie wskaźniki) wykazała Furcówka (EMR). Ze względu na wiele czynników wpływających na proces rozkładu liści (głównie temperaturę wody), przy stosowaniu wskaźników dekompozycji do oceny zdrowotności rzek zalecana jest daleko posunięta ostrożność.

- Udział biogenów w badanych liściach ulegał zmianom w czasie. Przed zanurzeniem w wodzie w liściach olszy było więcej N i mniej P, niż w liściach dębu. Po zanurzeniu zawartość P w eksponowanych liściach, z wyjątkiem olszy w zdegradowanym Cedronie (EE), gwałtownie spadała. W Turbaczu i Czerwonce (EMR) w obu gatunkach liści nastąpił spadek P w drugim tygodniu ekspozycji. W liściach dębu (2. tydzień) zawartość P była wyrównana (EMR). Podczas dekompozycji zawartość N niezależnie od rodzaju eksperymentu, typu rzeki, czy rodzaju worków, była zawsze wyższa w liściach olszy, niż dębu. Zawartość fosforu w liściach dębu (z wyjątkiem Cedronu) nie przekraczała 0,08%. W Czerwonce (EMR) zawartość P dla obu gatunków spadła <0,08%. Najwyższe wartości P dla obu gatunków zaobserwowano w Cedronie (0,09–0,12%). Ogólnie stwierdzono, że podczas dekompozycji w badanych rzekach następował spadek stosunku biogenów C:N oraz C:P w liściach olszy i dębu. Na podstawie własnych danych i badań innych autorów prześledzono zmiany nierównowagi stechiometrycznej biogenów w łańcuch detrytusu (CPOM – konsumenci) i omówiono ważną rolę ekologii stechiometrycznej w badaniach dekompozycji CPOM w ekosystemach rzek.

- Na obu gatunkach liści, we wszystkich rzekach dominował grzyb *Flagellospora curvula* (16,5–57,6%). Na liściach dębu rozwijały się *Clavariopsis aquaticus* i *Anguillospora mediocercis*. Gatunek *Tetrachaetum elegans* preferował liście olszy (6,9%), a średnia liczba taksonów i różnorodność grzybów były najmniejsze w zdegradowanym Cedronie (EE). Na liściach dębu parametry te osiągnęły natomiast wartości najwyższe (Czerwotka, EMR). Zwiększona żyzność wody (Cedron) nie wpływała istotnie

na wzrost biomasy grzybów rosnących na liściach, natomiast świerk pospolity istotnie wpływał na rozwój biomasy grzybów na liściach dębu (Czerwonka). Skład taksonomiczny grzybów był bardziej zdeterminowany przez gatunek liści, niż typ rzeki (analiza wiązań WPGMA). Liście olszy wykazywały ogólnie około 2 razy większe tempo i zmienność produkcji konidiów oraz wcześniejsze maksima (po 2 tygodniach), w porównaniu z liśćmi dębu. Podniesiona żyzność wody (Cedron) i obecność świerka (Czerwonka) nie wpływały istotnie na produkcję konidiów i różnorodność zespołów na liściach olszy, stwierdzono natomiast wpływ upraw świerka na produkcję konidiów na liściach dębu. Na różnorodność grzybów na liściach dębu wpływały negatywnie biogeny (EE), a pozytywnie uprawy świerka (EMR). Czteroramienny kształt konidiów *Alatospora acuminata* sprzyjał wysokiej kolonizacji tego gatunku na liściach dębu w obu rzekach (EMR), niezależnie od wpływu świerka. Wyniki pracy potwierdziły, że wzrost biogenów w liściach w czasie dekompozycji w powiązaniu ze specyficznym składem gatunkowym, biomasa i produkcją grzybów są kluczowymi czynnikami w ekologii odżywiania się rzecznych rozdrabniaczy. Mniejszy udział *Alatospora acuminata* w zdegradowanym Cedronie na rzecz mniej „atrakcyjnych” gatunków grzybów, spowodował prawdopodobnie słabsze kondycjonowanie liści dębu i w efekcie zmniejszenie liczebności rozdrabniaczy bezkręgowych, które w badaniach laboratoryjnych wykazują specyficzną wybiórczość pokarmową względem konkretnych gatunków grzybów wodnych.

- W workach zawierających liście oznaczono następujące rozdrabniacze bezkręgowce: *Plecoptera* (z rodzajów: *Capnia*, *Leuctra*, *Nemoura*, *Amphinemura* i *Protonemura*), *Trichoptera* (*Atripodes*, *Chaetopteryx*, *Potamophylax*, *Micrasema*, *Halesus* i rodzinę *Limnephilidae*), *Amphipoda* (*Gammaridae*) i *Diptera* (*Tipulidae*). Grupa widelnic (*Plecoptera*) dominowała w rzekach naturalnych (86–100%). W rzekach zanieczyszczonych (EE) widelnice były zastępowane przez kielże (80–99%) lub przez muchówki. Muchówki liczniej zasiedlały liście olszy (90% liczebności), niż dębu (80%). Analiza wiązań WPGMA, na podstawie zagęszczenia rozdrabniaczy na liściach olszy w eksperymencie EE, wyodrębniła wyraźnie stanowiska referencyjne od zdegradowanych. Wyższa atrakcyjność i jakość pokarmowa olszy dla rozdrabniaczy (np. *Tipula*) związana była z wyższą zawartością N i P oraz większą ilością grzybów wodnych w tych liściach, co warunkuje lepszy wzrost tych zwierząt. Różnice w kolonizacji i żerowaniu kielży i muchówek w stosunku do widelnic na stanowisku o żyznej wodzie (EE) mogą wynikać ze specyficznej fizjologicznej adaptacji tych rozdrabniaczy i ich możliwości przyswajania pokarmu (np. różnice w pH przewodów pokarmowych). Ogólnie, rzeki z eksperymentu EMR wykazywały wyższy udział *Plecoptera* (o 15% liście olszy i o 22% dębu), niż rzeki z eksperymentu EE. Liście dębu liczniej zasiedlane były przez *Gammaridae*. Taksonomiczna różnorodność rozdrabniaczy była wyższa na liściach dębu niż olszy, a wzrost żyzności wody w rzekach zdegradowanych powodował wyraźne zmniejszenie różnorodności rozdrabniaczy. Różnice różnorodności były istotne między typami rzek oraz między gatunkami eksponowanych liści. W przeciwieństwie do biogenów w wodzie, uprawy monokultury świerka nie wpływały na obniżenie różnorodności rozdrabniaczy, chociaż negatywny efekt zaznaczył się w zmniejszeniu względnej liczebności widelnic. Nie są znane dokładne przyczyny względnie wysokiej różnorodności rozdrab-

niaczy w rzekach zdegradowanych (EMR) – prawdopodobnie łatwo przyswajalny materiał eksponowany w workach (liście olszy lub dębu) był atrakcyjny dla rozdrabniaczy i przyciągał zwierzęta występujące w rzekach zasilanych głównie szpilkami świerka o niskiej wartości odżywczej.

- Podwyższona żywność wody wpływała pozytywnie na respirację mikrobiologiczną (tempo produkcji CO_2) u obu gatunków liści. Liście ze zdegradowanego Cedronu (EE) wykazywały około dwukrotnie wyższe tempo uwalniania CO_2 , niż liście z rzeki referencyjnej (Gościbia). Po dwóch tygodniach ekspozycji obserwowano maksima metabolizmu zsynchronizowane z produkcją konidiów grzybów wodnych na obu gatunkach liści. Wariancja respiracji (uwalnianie CO_2) olszy zależała istotnie ($R^2_{\text{sk.}}=0,81$) od tempa dekompozycji, składu chemicznego liści (%N) oraz chemizmu wody (przewodnictwo, DIN i DIP), a w liściach dębu zależała istotnie ($R^2_{\text{sk.}}=0,82$) od własności chemicznych wody. Wcześniejsze badania dowodziły słabszych relacji respiracji CPOM ze zmiennymi środowiskowymi. Badania wpływu upraw świerka na metabolizm liści ujawniły, że uwalnianie CO_2 u olszy zależało od pH wody, a konsumpcja O_2 od stężenia biogenów w wodzie rzek. Przeprowadzone badania w Beskidach potwierdziły opinie, że parametry metabolizmu stanowią dosyć czuły wskaźnik detekcji zmian towarzyszących dekompozycji CPOM, zmian związanych zarówno z chemizmem wody (czynniki zewnętrzne), jak i z biochemicznymi procesami zachodzącymi w samym detrytusie (czynniki wewnętrzne).

- W szerszej skali badań (seria SJ, 10 rzek, eksperyment EE) na podstawie analizy PFA stwierdzono, że tempo dekompozycji liści olszy było pozytywnie skorelowane z czynnikami związanymi ze zlewnią, jak stopień zacienienia koryta rzeki, szerokość pasa roślinności brzegowej oraz bezwzględna wysokość stanowiska rzeki dla obu typów worków. Liczebność rozdrabniaczy była pozytywnie związana z głębokością rzeki i pH wody, a negatywnie z rzędowością cieku i powierzchnią zlewni. Inne czynniki decydowały o liczebności rozdrabniaczy na liściach dębu (worki GS): pozytywny efekt był związany z parametrami środowiskowymi (bezwzględna wysokość stanowiska i liczba kłód w rzece), a negatywny ze zlewnią i wielkością rzeki (powierzchnia i rzędowość rzeki) oraz z żywnością wody (DIP i DIN).

- Wyniki badań własnych w połączeniu z najnowszymi danymi innych autorów na temat łańcuchów pokarmowych, retencji biogenów, stechiometrii ekologicznej oraz przyjmowanymi obecnie teoriami metabolicznymi i pojmowaniem procesów dekompozycji pozwoliły na dokonanie syntezy osiągnięć naukowych. W syntezie tej uwzględniono nowe miary funkcjonalne, jak wskaźniki dekompozycji liści i wskaźniki metaboliczne. Wskaźniki te są zalecane zarówno do teoretycznej, jak i praktycznej oceny w rutynowym monitoringu w naturalnych i antropogenicznie zmienionych ekosystemach rzek.

6. SUMMARY

- The study shows a potential impact of two human induced environmental stressors: elevated nutrient concentrations (EE – experiment) and modification in riparian vegetation (EMR – experiment) (Norway spruce monocultures) on the integrity status along with structural and functional metrics which describe the allochthonic leaf litter breakdown in paired (Fig. 3) natural and degraded stream ecosystems in southern Poland. The studies were carried out in 20 streams (Fig. 2) located in four mountain regions in the Beskid Mts. (Western Carpathians). The basic description of studied streams along with site characteristics are presented in Table 1. The breakdown rates (according to exponential model, Fig. 1) were assessed by the mesh bag technique and exposure of the leaf litter (Fig. 4) according to the two distribution/sampling procedures (SJ – one sampling series, SC – multiple time series).

- Potentially degraded rivers (within I–V water quality range (Table 3) classified according to chemical assessment) in the EE treatment, significantly differed in nutrient's concentrations (N and P) in relation to natural rivers (Fig. 5). Litter breakdown rate (according to negative exponential decay model, Fig. 1) in the alder leaves (*Alnus glutinosa* L.) was 3–4 fold faster than in oak (*Quercus robur* L.). This was related to the differences in chemical composition between leaf species. Generally, the litter breakdown was faster at reference sites than in impacted ones (e.g. in the Cedron stream). Single effects (ANOVA: stream type, bag type, and leaf species) significantly affected the k -rates in the SJ series in both experiments (EE and EMR, Table 5). In the exponential model temperature enhancement (degree-days instead of commonly used days) eliminated its influence on the k coefficient and revealed a weak effect of elevated nutrients on the leaf breakdown (i.e. non significant differences between river types were found). In rivers impacted by nutrients the *a priori* predicted positive effect of nutrients on litter breakdown was probably diminished (excluding temperature correction) by 1) accumulation of fine particle sediments (FPOM) in leaf bags, 2) lower invertebrate activity (resulting in lower shredding efficiency and shredder's density), and by 3) higher concentrations of heavy metals from human altered catchment (e.g. agriculture, untreated sludge and mixed rural-suburban settlements). Significant differences in breakdown rates (Table 4) between alder and oak leaves were found and between the bag types used as well (i.e. presence/absence of invertebrate shredders in the litter bags). The most significant differences in litter breakdown rates occurred between stream types in alder coarse bags (EE), which were colonized by shredders. The results show that shredders have a stronger effect on the litter breakdown than elevated concentration of nutrients. The majority of scientific papers on decomposition neglect important correction of stream temperature by calculation of k breakdown rate and only a few of them report a weak impact of nutrients on CPOM breakdown process.

- In a small scale study (the Turbacz – Czerwonka streams) no significant differences in breakdown rates (incl. bag types and leaf kinds) between two river types: natural and potentially impacted by the spruce plantations (EMR) were found (Fig. 6). In a wider spatial scale (five stream pairs) single effects (i.e. bag type, leaf kinds, and site category)

on the breakdown rate were observed (Table 5). However, in general the effects of conifer plantations on the litter breakdown were not consistent and depended on a given pair considered (e.g. 7th pair a positive effect, 10th pair a negative one, Fig. 7 – EMR). The lack of consistently negative effects of spruce plantations on leaf decomposition was probably masked by a weak impact of the tree species on stream pH (buffering effect of local soils) and an effect of supplementary input of other broadleaf species in the studied catchments. In contrast to leaf breakdown rate, a distinct negative effect of the conifer land use was observed in the invertebrate shredder communities (Fig. 14 – EMR). A relative CPOM decrease (deciduous leaf litter) in conifer streams affected the shredder density and structure. A pronounced reduction in small sized taxa (mainly stoneflies) and an increase in larger shredder density on both studied leaf kinds at the all impacted sites were observed. A significantly lower shredder diversity on alder and oak leaf litter in the degraded stream of the 7th stream pair was detected (pair Ustępne – Gorcowy, Fig. 17). Summing up, the PFA analysis (for each bag type and for each leaf kind) revealed that neither spruce contribution in the riparian zones of the streams nor impact of all conifer trees from the whole catchment area affected the litter breakdown rate and the shredder's density (Figs 21A, B, 22 A, B).

- Based on leaf breakdown rates determined in this study (Fig. 7), the ecosystem health of degraded streams with the use of the published criteria (Table 2) was assessed (Table 6). While testing alder leaves the ecosystem impairment was detected in some nutrient degraded streams (intermediate/strong impact). The oak leaves were more affected by nutrients than the leaves of alder (e.g. Kryniczanka stream). The Norway spruce had only mild effect on alder leaf breakdown (EMR). The negative effect of spruce for ecosystem health assessment was more apparent in the case of oak than in alder leaf breakdown. The strongest ecosystem impairment (all metrics considered) was found in the Furcówka stream (EMR). Because many factors control the leaf litter breakdown (water temperature play the pivotal role, Table 12), it is recommended to apply the breakdown rates for river ecosystem health assessment with extreme caution.

- Nutrient contents varied in the investigated leaf litter during the study time (Figs 8, 9, Tabs 7, 8). Before water submersion, the concentration of N in the unconditioned alder leaves was higher than in the oak leaves, whereas the concentration of P was respectively lower. After the submersion, the P content in the litter dramatically decreased, except for the alder leaves in the degraded Cedron river (EE, Fig. 9). In the 2nd week of exposition, in both leaf kinds, a depletion of P was observed in the Turbacz and Czerwonka streams (EMR, Fig. 9). In the oak leaf litter the P concentration stabilized after two weeks of the experiment (EMR). Irrespectively of type of the experiment, the river type, or the bag mesh size, the N concentration during leaf breakdown was higher in the alder leaves than in the oak ones, in all cases (Table 7). The content of P in oak leaf litter did not exceed 0,08% (put out the Cedron stream). In the Czerwonka stream (EMR), P concentration decreased in both leaf species < 0,08%. The highest P concentration in the two leaf species was found in the Cedron stream (0,09–0,12%). During the entire breakdown process of leaf litter it was observed that the C:N and C:P elemental ratios continually decreased for alder and for oak (Table 8). The present study

reviewed the stoichiometric imbalances of nutrients in detrital chain (the CPOM *versus* consumers) with the background of my own results and other authors' data. In this paper an important role of the ecological stoichiometry in the freshwater CPOM processing was discussed.

- On both leaf kinds and in all streams the fungus *Flagellospora curvula* prevailed (16.5–57.6%, Table 9). *Clavariopsis aquaticus* and *Anguillospora mediocercis* frequently occurred on the oak leaf litter. The species *Tetrachaetum elegans* preferred the alder leaves (6.9%). The lowest mean taxon richness and diversity of fungi (Table 9) were observed in the degraded Cedron stream (EE). In contrast, on the oak leaf litter these parameters reached the extreme values (Czerwonka stream, EMR, Table 9). The elevated trophic level (Cedron stream) did not significantly stimulate fungi biomass for growth on leaf litter (Fig. 12), but the Norway spruce significantly affected development of fungi biomass on the oak leaves (Czerwonka stream). Taxonomic composition of aquatic fungi was more dependent on the leaf species than on the river type (tested by cluster analysis, Fig. 11). In general, the alder leaves indicated approximately twofold higher rate and variability of conidia production and their early pick up (upon two weeks) in comparison with the oak leaf litter. Neither the elevated stream trophy (Cedron stream) nor the presence of spruce (Czerwonka stream) significantly affected the conidia production (Fig. 13) and diversity of the fungi communities (Fig. 10) on the alder leaves but this was not true for the oak leaves. The diversity of fungi on oak leaf litter depended negatively on stream nutrients (EE), and positively on the presence of Norway spruce monocultures (EMR). The tetrad shape of *Alatospora acuminata* conidia resulted in an efficient and abundant attachment to the surfaces of oak leaves in both streams (EMR), irrespective of the spruce impact. The results of the study confirmed the suggestions that the increase of nutrients in the leaf litter accompanied by specific fungi composition, biomass and conidia production (Table 9, Figs 12, 13) these all are the key factors in feeding ecology of stream shredders. *A. acuminata* showed relatively low community contribution in the degraded Cedron stream (Table 9). This species was replaced by other fungi and it resulted in weaker conditioning of the oak leaf litter, what probably in turn caused a reduction in the shredders density (Fig. 14) because, as it had been reported by some laboratory experiments, shredders exhibit a feeding selectivity with respect to species of fungi colonizing leaf litter.

- Different invertebrate shredders from divers taxonomic units were identified on the leaves in coarse mesh bags: stoneflies (incl. taxa *Capnia*, *Leuctra*, *Nemoura*, *Amphinemura* i *Protonemura*), caddisflies (*Atripsodes*, *Chaetopteryx*, *Potamophylax*, *Micrasema*, *Halesus*, and *Limnephilidae* family), amphipods (*Gammaridae*) and dipterans (*Tipulidae*). The stoneflies order (*Plecoptera*) was the most abundant group in the natural streams (86–100%, Fig. 15). In contrast, in the polluted streams (EE) the stoneflies were replaced by gammarids (80–99%) or by dipterans which in turn colonized more frequently the alder leaves (90%) than the oak ones (80%) (Fig. 15). Cluster analysis (WPGMA), based on shredders density, clearly separated natural streams from degraded ones on the alder leaf litter in the experiment EE (Fig. 16). The high nutritional quality of alder leaves for shredders (e.g. crane fly) was related to

elevated N and P contents and to increased level of aquatic fungi observed in the leaf litter, what imply a more efficient growth of the shredders. The differences observed in the colonization patterns and in the feeding behavior between gammarids and dipterans at the site degraded by nutrients (EE) may reflect a specific physiological adaptation of these shredders and their abilities of food assimilation (e.g. differences in pH of alimentary canals). The streams from EMR experiment (Fig. 15) generally presented higher contribution of stoneflies (by 15% in alder and by 22% of abundance in oak leaf litter) than the streams from EE experiment. The gammarids were more common on the oak leaf litter. The taxonomic diversity of shredders was higher on the oak leaves than on the alder ones (Fig. 17) and an increase in nutrients concentration in the stream water caused a distinct lowering of shredders diversity (Fig. 17). Differences in the diversity were significant between the site types and between the leaf kinds exposed in this study (Fig. 17). As opposed to nutrients in the stream water, the Norway spruce plantations did not decrease shredder's diversity (Fig. 17), but a negative effect (a decrease of relative abundance) in stoneflies group was found (Fig. 15). The exact reasons for the relatively high shredders diversity in degraded streams (EMR) are unclear but accessibility of an easy degradable substrate (i.e. alder and oak leaves exposed in bags) could have played a role in animal attraction. This positive effect on the diversity was strongest in streams which were supported mainly by the spruce needles of low nutritional quality.

- The elevated nutrients concentration led to a significant increase of microbial respiration (CO_2 evolution rate) in both kinds of leaves (Fig. 18, Table 10). Leaves from the degraded Cedron stream exhibited twofold higher respiration rate than leaves from the paired reference stream (Gościbia). After two weeks of exposure a metabolic culmination was observed. This activity was accompanied by the high fungal conidia production on both leaf species (Fig. 13). Variance of the alder respiration (CO_2 evolution) was significantly dependent ($_{\text{adj.}}R^2=0.81$) on the breakdown rate, chemical leaf composition (% N), and water chemistry (conductivity, Dissolved Inorganic Nitrogen, and Dissolved Inorganic Phosphorus) (assessed by the multiple regression, Table 11). The respiration in oak leaf litter depended on water chemistry ($_{\text{adj.}}R^2=0.82$). Some previous studies reported weaker relationships between CPOM respiration and environmental variables. The study of spruce impact on leaf litter metabolism revealed that the CO_2 evolution in alder depended on water pH, and the O_2 consumption on nutrient concentration in the stream water. The present study confirmed the opinions that metabolic parameters can be adapted to sensitive metrics, in detection of changes resulting from to the CPOM breakdown, both related to the water chemistry (extrinsic factors) and to the biochemical processes running in the leaf litter (intrinsic factors).

- Based on the PFA analysis in a broader scale (considering ten streams, the series SJ, Figs 19, 20, 21, 22) it was found that the alder breakdown rate was positively correlated with several factors related to catchment characteristics: shedding level of the stream channel, width of the riparian zone, and site altitude for the both bag mesh sizes. Moreover, the density of shredders was positively related to stream depth and to water pH, and negatively to stream order and to catchment area. Other factors regulated

shredders density on the oak leaf litter (coarse bags): a positive effect was found for environmental factors (altitude and number of large wood debris), and a negative one for catchment and stream parameters (catchment area and the stream order) and with stream chemistry as well (DIN and DIP).

- On the basis of my own research and recent advancements in food web analysis of nutrient retention, ecological stoichiometry, metabolic theories, and understanding of decomposition processes (Table 12), a comprehensive review was provided with main focus on the new functional measures (e.g. leaf litter breakdown rate or metabolic rates). These measures are recommended for theoretical and practical assessment of streams and can be helpful in the routine monitoring of natural and anthropogenically disturbed stream ecosystems.

7. PODZIĘKOWANIA

Bardzo dziękuję Pani Profesor dr hab. Annie Hillbricht-Ilkowskiej (Centrum Badań Ekologicznych, PAN, Dziekanów Leśny) za wnikliwą recenzję mojej pracy i konstruktywne uwagi dotyczące przeprowadzonych badań i interpretacji wyników.

Prof. Jesusowi Pozo (University of Basque Country w Bilbao, Hiszpania) serdecznie dziękuję za pomoc i konsultacje w oznaczaniu składu chemicznego liści. Dr Vladislavowi Gulis (University of Coimbra, Portugalia) jestem wdzięczny za okazaną pomoc merytoryczną i techniczną w badaniach grzybów. Dziękuję szczególnie serdecznie całemu zespołowi osób uczestniczącemu w badaniach terenowych, laboratoryjnych, oznaczeniach analitycznych wody i osadów dennych, sortowaniu bezkręgowców i tworzeniu bazy danych, należeli do niego: dr Szymon Ciapała, dr Ewa Szarek-Gwiazda, mgr Maria Profus, Teresa Frydrych, Łukasz Sroka, Jan Czubak, Jakub Dulowski. Poza tym dziękuję wielu przyjaciołom, znajomym i sąsiadom, którzy przyszli mi z pomocą przy przygotowaniu worków z liśćmi do ekspozycji w rzekach. Wyrażam serdeczne podziękowania również prof. Manuelowi Graca (University of Coimbra, Portugalia) oraz dr Małgorzacie Kłonowskiej-Olejniki (Uniwersytet Jagielloński, Kraków) za konsultacje taksonomiczne bezkręgowców wodnych i za pomoc w zorganizowaniu pomocy technicznej studentów w sortowaniu i oznaczaniu bezkręgowców wodnych. Jestem też bardzo wdzięczny za pomoc w pomiarach metabolizmu i konsultacjach naukowych doc. dr hab. Aleksandrze Starzeckiej, dr Teresie Bednarz oraz mgr inż. Annie Kuli (Zakład Biologii Wód PAN, Kraków). Wyrażam również podziękowania dr Pawłowi Olejniczkowi (Instytut Ochrony Przyrody, PAN, Kraków) za cenne uwagi w sprawie interpretacji analizy wariancji i kowariancji.

W twórczych dyskusjach naukowych, doborze literatury i konsultacjach na temat dekompozycji w ramach prowadzonych badań, za które gorąco dziękuję, uczestniczyli prof. dr hab. Mark Gessner (EAWAG, Szwajcaria), dr Roger Young (Cawthron Institute, Nowa Zelandia), dr Miira Riipinen (Manchester Metropolitan University, Wielka Brytania), dr Mike Dobson (Manchester Metropolitan University), dr Eric Chauvet (Centre d'Ecologie des Systèmes Aquatiques Continentaux, CESAC, Francja) dr Sally Hladysz (University College Cork, Irlandia), dr Brendan McKie (Umeå University Szwecja), dr Geta Risnoveanu (University of Bucharest, Rumunia) oraz dr Guy Woodworth (Queen Mary, University of London, Wielka Brytania).

Bardzo dziękuję mgr inż. Leszkowi Sebeście, Dyrektorowi Wojewódzkiego Inspektoratu Ochrony Środowiska w Krakowie za owocną współpracę w ramach projektu Rivfunction, za pomoc w uzyskaniu danych fizyczno-chemicznych rzek woj. Małopolskiego oraz za poświęcenie czasu na przygotowanie i koordynację krajowej konferencji dotyczącej promocji i prezentacji badań projektu Rivfunction pt „Zastosowanie Parametrów Funkcjonowania Ekosystemu – Ocena i Zarządzanie Ekologicznym Stanem Rzek” w roku 2005.

Dziękuję za przychyłności: prof. dr hab. Januszowi Starmachowi, doc. dr hab. Grażynie Mazurkiewicz-Boroń i prof. dr hab. Henrykowi Okarmie podczas prowadzenia badań i w trakcie pisania pracy.

Pragnę podziękować również za współpracę Dyrektorowi Janowi Tomasiewiczowi i dr Janowi Lochowi z Gorczańskiego Parku Narodowego. Dziękuję Regionalnej Dyrekcji Lasów Państwowych w Krakowie za pozwolenie na badania na terenie Lasów Państwowych w Beskidach.

Dziękuję też mgr Grzegorzowi Cierlikowi za pomoc w stworzeniu strony internetowej projektu *Rivfunction*.

Elizabeth Kontowtt (Kanada) bardzo dziękuję za weryfikację angielskiej wersji tekstu.

Ponadto dziękuję zespołowi *Studia Naturae* za wnikliwą korektę manuskryptu (doc. dr hab. Róży Kaźmierczakowej i doc. dr hab. Małgorzacie Gonerze).

Badania prowadzono dzięki finansowej koordynacji mgr Elżbiety Sroki oraz finansowemu wsparciu: V Ramowego Projektu UE pt. *Rivfunction*, No EVK1-CT-2001-00088 (2002-2006), Komitetu Badań Naukowych, Zakładu Biologii Wód im. Karola Starmacha (PAN w Krakowie) oraz Instytutu Ochrony Przyrody (PAN w Krakowie).

8. PIŚMIENNICTWO

- Abelho M., Cressa C., Graça M.A.S. 2005. Microbial biomass, respiration and decomposition of *Hura crepitans* L. (*Euphorbiaceae*) leaves in a tropical stream. *Biotropica* 37: 397–402.
- Abelho M., Graça M.A.S. 1996. Effects of eucalyptus afforestation on leaf litter dynamics and macroinvertebrate community structure of streams in Central Portugal. *Hydrobiologia* 324: 195–204.
- Abelho M., Graça M.A.S. 1998. Litter in a first-order stream of a temperate deciduous forest (Margarça Forest, central Portugal). *Hydrobiologia* 386: 147–152.
- Aerts R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *J. Ecol.* 84: 597–608.
- Allan J.D. 1995. Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, London.
- Allan J.D., Flecker A.S. 1993. Biodiversity conservation in running waters. *BioScience* 43: 32–43.
- Allen S.E., Grimshaw H.M., Parkinson J.A., Quarmby C. 1974. Chemical Analysis of Ecological Materials. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Allen S.E. 1989. Chemical analysis of ecological materials (2nd ed.), Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- APHA, AWWA, WPCF. 1995. Standard methods for the examination of water and wastewater, 19th ed., Washington, D.C.
- Arsuffi T.L., Suberkropp K. 1989. Selective feeding by shredders on leaf-colonizing stream fungi: comparison of macroinvertebrate taxa. *Oecologia* 79: 30–37.
- Artigas J., Romani A.M., Gaudes A., Muñoz I., Sabater S. 2009. Organic matter availability structures microbial biomass and activity in a Mediterranean stream. *Freshw. Biol.* 54: 2025–2036.
- Au D.W.T., Jones E.B.J., Moss S.T., Hodgkiss I.J. 1996. The role of mucilage in the attachment of conidia, germ tubes, and appresoria in the saprobic aquatic hyphomycetes *Lemonniera aquatica* and *Mycocentrospora filiformis*. *Can. J. Bot.* 74: 1789–1800.
- Baldy V., Gessner M.O., Chauvet E. 1995. Bacteria, fungi and the breakdown of leaf litter in a large river. *Oikos* 74: 93–102.
- Baldy V., Gessner M.O. 1997. Towards a budget of leaf litter decomposition in a first-order woodland stream. *C. r. Acad. Sci., Sér. 3 Sci. Vie* 320: 747–758.
- Balogh J. 1958. On some problems of production biology. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 4: 89–114.
- Barbour M.T., Gerritsen J., Snyder B.D., Stribling J.B. 1999. Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: periphyton, benthic macroinvertebrates and fish. 2nd ed., Office of Water, US Environmental Protection Agency, Washington, DC.
- Bärlocher F. 1982. Conidium production from leaves and needles in four streams. *Can. J. Bot.* 60: 1487–1494.
- Bärlocher F. 1992. The ecology of aquatic *Hyphomycetes*. Springer Verlag, Berlin.
- Bärlocher F. 2005. Sporulation by aquatic hyphomycetes. W: M.A.S. Graça, F. Bärlocher, M.O. Gessner (red.). Methods to study litter decomposition. A practical guide. Springer Verlag, Berlin: 185–187.
- Bärlocher F., Canhoto C., Graça, M.A.S. 1995. Fungal colonization of alder and eucalypt leaves in two streams in central Portugal. *Arch. Hydrobiol.* 133: 457–470.
- Bärlocher F., Kendrick B. 1975. Assimilation efficiency of *Gammarus pseudolimnaeus* (*Amphipoda*) feeding on fungal mycelium and autumn-shed leaves. *Oikos* 26: 55–59.
- Bärlocher F., Kendrick B., Michaelides J. 1978. Colonization and conditioning of *Pinus resinosa* needles by aquatic hyphomycetes. *Arch. Hydrobiol.* 81: 462–474.

- Bärlocher F., Newell S.Y. 1994. Phenolics and proteins affecting palatability of *Spartina* leaves to the gastropod *Littoraria irrorata*. Mar. Ecol. (Berl.) 15: 65–75.
- Bärlocher F., Oertli J.J. 1978. Inhibitors of aquatic hyphomycetes in dead conifer needles. Mycologia 70: 964–974.
- Bärlocher F., Porter C.W. 1986. Digestive enzymes and feeding strategies of three stream invertebrates. J. North Am. Benthol. Soc. 5: 58–66.
- Bärlocher F., Schweizer M. 1983. Effects of leaf size and decay rate on colonization by aquatic hyphomycetes (Black Forest). Oikos 41: 205–210.
- Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. 1990. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Beier S., Traunspurger W. 2001. The meiofauna community of two small German streams as indicator of pollution. J. Aquat. Ecosyst. Stress Recovery 8: 387–405.
- Benfield E.F. 1996. Leaf breakdown in stream ecosystems. W: F.R. Hauer, G.A. Lamberti (red.). Methods in stream ecology. Academic Press, San Diego, California: 579–590.
- Benfield E.F., Webster J.R. 1985. Shredder abundance and leaf breakdown in an Appalachian Mountain stream. Freshw. Biol. 15: 113–120.
- Benfield E.F., Webster J.R., Tank J.L., Hutchens J.J. 2001. Long-term patterns in leaf breakdown in streams in response to watershed logging. Int. Rev. Hydrobiol. 86: 467–474.
- Berg B., Laskowski R. 2006. Litter decomposition: A guide to carbon and nutrient turnover. Advances in Ecological Research, Elsevier, Amsterdam.
- Berger T.W., Neubauer C., Glatzel G. 2002. Factors controlling soil carbon and nitrogen stores in pure stands of Norway spruce (*Picea abies*) and mixed species stands in Austria. For. Ecol. Manag. 159: 3–14.
- Bergfur J., Johnson R.K., Sandin L., Goedkoop W. 2007. Assessing the ecological integrity of boreal streams: a comparison of functional and structural responses. Fundam. Appl. Limnol. 168: 113–125.
- Bermingham S., Maltby L., Cooke R.C. 1995. A critical assessment of the validity of ergosterol as an indicator of fungal biomass. Mycol. Res. 99: 479–484.
- Bermingham S., Maltby L., Cooke R.C. 1996. Effects of a coal mine effluent on aquatic hyphomycetes. I. Field study. J. Appl. Ecol. 33: 1311–1321.
- Bernhardt E.S., Hall R.O., Likens G.E. 2002. Wholesystem estimates of nitrification and nitrate uptake in streams of the Hubbard Brook Experimental Forest. Ecosystems 5: 419–430.
- Bilby R.E., Bisson P.A. 1998. Function and distribution of large woody debris. W: R.J. Naiman, R.E. Bilby (red.). River ecology and management: lessons from the Pacific Coastal ecoregion. Springer Verlag, New York: 324–346.
- Bird G.A., Kaushik N.K. 1992. Invertebrate colonization and processing of maple leaf litter in a forested and an agricultural reach of a stream. Hydrobiologia 234: 65–77.
- Boratyński A., Bugała W. (red.). Biologia świerka pospolitego. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań.
- Bott T.L. 1996. Primary productivity and community respiration. W: F.R. Hauer, G.A. Lamberti (red.). Methods in stream ecology. Academic Press, San Diego, California: 533–556.
- Bott T.L., Brock J.T., Cushing C.E., Gregory S.V., King D., Petersen R.C. 1978. Comparison of methods for measuring primary productivity and community respiration in streams. Hydrobiologia 60: 3–12.
- Bott T.L., Brock J.T., Dunn C.S., Naiman R.J., Ovink R.W., Petersen R.C. 1985. Benthic community metabolism in four temperate stream systems: an inter-biome comparison and evaluation of the river continuum concept. Hydrobiologia 123: 3–45.

- Boulton A.J. 1999. An overview of river health assessment: philosophies, practice, problems and prognosis. *Freshw. Biol.* 41: 469–479.
- 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. Freshw. Res.* 42: 1–43.
- Boulton A.J., Quinn J.M. 2000. A simple and versatile technique for assessing cellulose decomposition potential in floodplain and riverine sediments. *Arch. Hydrobiol.* 150: 133–151.
- Boutin C., Jobin B. 1998. Intensity of agricultural practices and effects on adjacent habitats. *Ecol. Appl.* 8: 544–557.
- Brittain J.E. 1990. Life history strategies in *Ephemeroptera* and *Plecoptera*. W: I.C. Campbell (red.). *Mayflies and stoneflies: life histories and biology : proceedings of the 5th International Ephemeroptera Conference and the 9th International Plecoptera Conference, Marysville, Australia, Febr. 18–24. 1987.* Dordrecht, Kluwer Academic Publishers: 1–12.
- Buda E., Grzybowska L., Żytecka-Karolak M. 2005. *Leśnictwo 2005, Informacje i Opracowania Statystyczne*, Zakład Wydawnictw Statystycznych GUS, Warszawa.
- Buesing N., Gessner M.O. 2002. Comparison of detachment procedures for direct counts of bacteria associated with sediment particles, plant litter and epiphytic biofilms. *Aquat. Microb. Ecol.* 27: 29–36.
- Buffagni A., Comin E. 2000. Secondary production of benthic communities at the habitat scale as a tool to assess ecological integrity in mountain streams. *Hydrobiologia* 422: 183–195.
- Bunn S.E., Davies P.M. 2000. Biological processes in running waters and their implications for the assessment of ecological integrity. *Hydrobiologia* 422: 61–70.
- Bunn S.E., Davies P.M., Mosisch T.D. 1999. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. *Freshw. Biol.* 41: 333–345.
- Butler S.K., Suberkropp K. 1986. Aquatic hyphomycetes on oak leaves: Comparison of growth, degradation and palatability. *Mycologia* 78: 922–928.
- Caldwell M.M., Bornman J.F., Ballaré C.L., Flint S.D., Kulandaivelu G. 2007. Terrestrial ecosystems, increased solar ultraviolet radiation, and interactions with other climate change factors. *Photochem. Photobiol. Sci.* 6: 252–266.
- Campbell I.C., James K.R., Hart B.T., Devereaux A. 1992. Allochthonous coarse particulate organic material in forest and pasture reaches of two south-eastern Australian streams. II. Litter processing. *Freshw. Biol.* 27: 353–365.
- Canhoto C., Graça, M.A.S. 1995. Food value of introduced eucalypt leaves for a Mediterranean stream detritivore: *Tipula lateralis*. *Freshw. Biol.* 34: 209–214.
- Canhoto C., Graça M.A.S. 1999. Leaf barriers to fungal colonization and shredders (*Tipula lateralis*) consumption of decomposing *Eucalyptus globulus*. *Microb. Ecol.* 37: 163–172.
- Canton S.P., Martinson R.J. 1990. The effects of varying current on weight loss from willow leaf packs. *J. Freshw. Ecol.* 5: 413–415.
- Carpenter S.R., Caraco N.F., Correll D.L., Howarth R.W., Sharpley A.N., Smith V.H. 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorous and nitrogen. *Ecol. Appl.* 8: 559–568.
- 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.
- Chaffin J.L., Valett H.M., Webster J.R., Schreiber M.E. 2005. Influence of elevated As on leaf breakdown in an Appalachian headwater stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 24: 553–568.
- Chamier A.-C. 1992. *Water chemistry*. W: F. Bärlocher (red.). *The ecology of aquatic hyphomycetes*. Springer Verlag, Berlin: 152–172.

- Chapin F.S. III 2003. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Ann. Bot.* 91: 455–463.
- Chauvet E. 1991. Aquatic hyphomycete distribution in South–Western France. *J. Biogeogr.* 18: 699–706.
- Chauvet E., Suberkropp K. 1998. Temperature and sporulation of aquatic hyphomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.* 64: 1522–1525.
- Chergui H., Pattee E. 1988a. The impact of benthic invertebrates on the breakdown of poplar leaves in the network of a large European river. *Arch. Hydrobiol.* 113: 15–25.
- Chergui H., Pattee E. 1988b. The dynamics of hyphomycetes on decaying leaves in the network of the River Rhone (France). *Arch. Hydrobiol.* 114: 3–20.
- Chergui H., Pattee E. 1991. An experimental study of the breakdown of submerged leaves by hyphomycetes and invertebrates in Morocco. *Freshw. Biol.* 26: 97–110.
- Chróst R.J. 1983. Plankton photosynthesis, extracellular release and bacterial utilization of released dissolved organic carbon (RDOC) in lakes of different trophic. *Acta Microbiol. Pol.* 32: 275–287.
- Chróst R.J. 1984. Use of ¹⁴C–dissolved organic carbon (RDOC) released by algae as a realistic tracer of heterotrophic activity measurements for aquatic bacteria. *Ergeb. Limnol.* 19: 207–214.
- Chróst R.J., Siuda W., Ważyk M. 1981. Primary production, extracellular release of organic matter by phytoplankton and heterotrophic activity of bacteria in three lakes in the Mazurian Lake District, Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 28: 11–18.
- Chróst R.J., Weisło R., Hałemejko G.Z. 1986. Enzymatic decomposition of organic matter by bacteria in an eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.* 107: 145–165.
- Collen P., Keay E.J., Morrison B.R.S. 2004. Processing of pine (*Pinus sylvestris*) and birch (*Betula pubescens*) leaf material in a small river system in the northern Cairngorms, Scotland. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8: 567–577.
- Couch C.A., Meyer J.L. 1992. Development and composition of the epixylic biofilm in a blackwater river. *Freshw. Biol.* 27: 43–51.
- Cross W.F., Benstead J.P., Rosemond A.D., Wallace J.B. 2003. Consumer–resource stoichiometry in detritusbased streams. *Ecol. Lett.* 6: 721–732.
- Cross W.F., Benstead J.P., Frost P.C., Thomas S.A. 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic systems: recent progress and perspectives. *Freshw. Biol.* 50: 1895–1912.
- Cuffney T.F., Wallace J.B., Lughart G.L. 1990. Experimental evidence quantifying the role of benthic invertebrates in organic matter dynamics of headwater streams. *Freshw. Biol.* 23: 281–299.
- Cummins K.W. 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 183–205.
- Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems bioscience. *Bioscience* 24: 631–642.
- Cummins K.W., Klug M.J. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147–172.
- Cummins K.W., Wilzbach M.A., Gates D.M., Perry J.B., Taliaferro W.B. 1989. Shredders and riparian vegetation. *BioScience* 39: 24–30.
- Czczuga B., Kiziewicz B., Godlewska A., Orłowska M. 2002. Further studies on aquatic fungi in the river Narew within the Narew National Park. *Rocz. Akad. Med. im. Juliana Marchlewskiego w Białymstoku* 47: 58–79.
- Czczuga B., Orłowska M. 1995. Attractiveness of leaves of twenty five tree species for aquatic *Hyphomycetes* representatives. *Rocz. Akad. Med. im. Juliana Marchlewskiego w Białymstoku* 40: 233–242.
- Czczuga B., Próba D., Brzozowska K. 1984–85. Studies on aquatic fungi. II Aquatic fungi of the River Narew from Suraż to Tykocin and the mouths of the river Turoślówka and Supraśl with reference to

- differences in the environment. *Rocz. Akad. Med. im. Juliana Marchlewskiego Białymst.* 29–30: 77–94.
- Dale V.H., Beyeler S.C. 2001. Challenges in the development and use of ecological indicators. *Ecological Indicators* 1: 3–10.
- Dang C.K., Gessner M.O., Chauvet E. 2007. Influence of conidial traits and leaf structure on attachment success of aquatic hyphomycetes on leaf litter. *Mycologia* 99: 24–32.
- Dangles O., Gessner M.O., Guérol F., Chauvet E. 2004a. Impacts of stream acidification on litter breakdown: implications for assessing ecosystem functioning. *J. Appl. Ecol.* 41: 365–378.
- Dangles O., Guérol F. 1998. A comparative study of beech leaf breakdown, energetic content, and associated fauna in acidic and non-acidic streams. *Arch. Hydrobiol.* 144: 25–39.
- Dangles O., Guérol F., Usseglio-Polatera P. 2001. Role of transported particulate organic matter in the macroinvertebrate colonization of litter bags in streams. *Freshw. Biol.* 46: 575–586.
- Dangles O., Malmqvist B., Laudon H. 2004b. Naturally acid freshwater ecosystems are diverse and functional: evidence from boreal streams. *Oikos* 104: 149–155.
- Danielewicz W., Pawlaczyk P. 1998. Rola świerka w strukturze i funkcjonowaniu fitocenozy. W: A. Boratyński, W. Bugała (red.). *Biologia świerka pospolitego*. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań: 359–426.
- Davies S.P., Jackson S.K. 2006. The biological condition gradient: a descriptive model for interpreting change in aquatic ecosystems. *Ecol. Appl.* 16: 1251–1266.
- Death R.G., Dewson Z.S., James A.B.W. 2009. Is structure or function a better measure of the effects of water abstraction on ecosystem integrity? *Freshw. Biol.* 54: 2037–2050.
- Debinski D.M., Holt R.D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. *Conserv. Biol.* 14: 342–355.
- Díez J., Elozeigi A., Chauvet E., Pozo J. 2002. Breakdown of wood in the Agüera stream. *Freshw. Biol.* 47: 2205–2215.
- Dobson M., Cariss H. 2000. Improving detritus retention as a management option in streams impacted by forestry. *Verh. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 27: 1090–1094.
- Dobson M., Hildrew A.G., Ibbotson A., Garthwaite J. 1992. Enhancing litter retention in streams: Do altered hydraulics and habitat area confound field experiments? *Freshw. Biol.* 28: 71–79.
- Dobson M., Mathooko J.M., Ndegwa F.K., M’Erimba C. 2003. Leaf litter processing rates in a Kenyan highland stream, the Njoro River. *Hydrobiologia* 519: 207–210.
- Doledec S., B. Statzner, 2010. Responses of freshwater biota to human disturbances: contribution of J-NABS to developments in ecological integrity assessments. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29: 286–311.
- Dole-Olivier M.-J., Galassi D.M.P., Marmonier P., Creuze Des Chatelliers M. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshw. Biol.* 44: 63–91.
- Duarte S., Pascoal C., Cássio F. 2008. High diversity of fungi may mitigate the impact of pollution on plant litter decomposition in streams. *Microb. Ecol.* 56: 688–695.
- Edington J.M., Hildrew A.G. 1995. *Caseless Caddis* larvae: a key with ecological notes. *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 53: 1–134.
- Egglishaw H.J. 1972. An experimental study of the breakdown of cellulose in fast-flowing streams. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. Dr. Marco de Marchi, Suppl.* 29: 405–428.
- Ellenberg H. 1986. *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht*. 4th ed., Ulmer Verlag, Stuttgart.

- Elwood J.W., Newbold J.D., Trimble A.F., Stark R.W. 1981. The limiting role of phosphorus in a woodland stream ecosystem: effects of P enrichment on leaf decomposition and primary producers. *Ecology* 62: 146–158.
- Enriquez S., Duarte C.M., Sand-Jensen K. 1993. Patterns in decomposition rates among photosynthetic organisms: the importance of detritus C:N:P content. *Oecologia* 94: 457–471.
- Fabre E., Chauvet E. 1998. Leaf breakdown along an altitudinal stream gradient. *Arch. Hydrobiol.* 141: 167–179.
- Fazi S., Rossi L. 2000. Effects of macro-detrivore density on leaf detritus processing rate: a macrocosm experiment. *Hydrobiologia* 435: 127–134.
- Fellows C.S., Clapcott J.E., Udy J.W., Bunn S.E., Harch B.D., Smith M.J., Davies P.M. 2006. Benthic metabolism as an indicator of stream ecosystem health. *Hydrobiologia* 572: 71–87.
- Ferreira V., Gulis V., Graça M.A.S. 2006a. Whole stream nitrate addition affects litter decomposition and associated fungi but not invertebrates. *Oecologia* 149: 718–729.
- Ferreira V., Graça M.A.S., de Lima J., Gomes R. 2006b. Role of physical fragmentation and invertebrate activity in the breakdown rate of leaves. *Arch. Hydrobiol.* 165: 493–513.
- Findlay S., Tank J.L., Dye S., Valett H.M., Mulholland P.J., McDowell W.H., Johnson S.L., Hamilton S.K., Edmonds J., Dodds W.K., Bowden W.B. 2002. A cross-system comparison of bacterial and fungal biomass in detritus pools of headwater streams. *Microb. Ecol.* 43: 55–66.
- Fisher S.G., Likens G.E. 1973. Energy Flow in Bear Brook, New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol. Monogr.* 43: 421–439.
- Fleituch T. 1994. Macroinvertebrate drift patterns in relation to seston dynamics in a mountain stream (Southern Poland). *Verh. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 25: 1595–1597.
- Fleituch T. 1998. Responses of benthic community metabolism to abiotic factors in a mountain river in southern Poland. *Hydrobiologia* 380: 27–41.
- Fleituch T. 2001. Beech leaf break-down and POM storage along an altitudinal stream gradient. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 515–525.
- Fleituch T. 2001a. The impact of fungi and macroinvertebrates on the breakdown of beech and ash leaves in a woodland stream. *Pol. J. Ecol.* 49: 361–370.
- Fleituch T. 2001b. Beech leaf breakdown and POM storage along an altitudinal stream gradient. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 515–525.
- Fleituch T., Leichtfried M. 2004. Ash tree leaf litter (*Fraxinus excelsior* L.) breakdown in two different biotopes and streams. *Int. Rev. Hydrobiol.* 89: 508–518.
- Fleituch T., Starzecka A., Bednarz T. 2001. Spatial trends in sediment structure, bacteria, and periphyton communities across a freshwater ecotone. *Hydrobiologia* 464: 165–174.
- Fleituch T., Leichtfried M. 2007. Electron Transport System (ETS) activity in alder leaf litter in two contrasting headwater streams. *Int. Rev. Hydrobiol.* 92: 378–391.
- Forman T.T. 1995. Land mosaics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Friberg N. 1997. Benthic invertebrate communities in six Danish forest streams: impact of forest type on structure and function. *Ecography* 20: 19–28.
- Friberg N., Dybkjær J.B., Olafsson J.S., Gislason G.M., Larsen S.E., Lauridsen T.L. 2009. Relationships between structure and function in streams contrasting in temperature. *Freshw. Biol.* 54: 2051–2068.
- Friberg N., Jacobsen D. 1994. Feeding plasticity of two detritivore shredders. *Freshw. Biol.* 32: 133–142.

- Friberg N., Jacobsen D. 1999. Variation in growth of the detritivore–shredder *Sericostoma personatum* (Trichoptera). *Freshw. Biol.* 42: 625–635.
- Friberg N., Larsen A.D., Rodkaer A., Thomsen A.G. 2002. Shredder guilds in three Danish forest streams contrasting in forest type. *Arch. Hydrobiol.* 153: 197–215.
- Frost P.C., Cross W.F., Benstead J.P. 2005. Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: an introduction. *Freshw. Biol.* 50: 1781–1785.
- Furse M.T., Hering D., Brabec K., Buffagni A., Sandin L., Verdonschot P.F.M. 2006. The ecological status of European rivers: evaluation and intercalibration of assessment methods. *Hydrobiologia* 566: 1–2.
- Galas J. 2007. Detrytus w potokach wysokogórskich i górskich ze szczególnym uwzględnieniem potoków tatrzańskich. *Studia Naturae* 53, Inst. Ochr. Przyr. PAN, Kraków.
- Garden A., Davies R.W. 1989. Decomposition of leaf litter exposed to simulated acid rain in a buffered lotic system. *Freshw. Biol.* 22: 33–44.
- Gazzera S., Cummins K.W., Salmoiraghi G. 1991. A comparison of leaf litter processing in Maryland and Italian streams. *Verh. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 24: 1703–1706.
- Gessner M.O. 2005. Ergosterol as a measure of fungal biomass. W: M.A.S. Graça, F. Bärlocher, M.O. Gessner (red.). *Methods to study litter decomposition. A practical guide.* Springer Verlag, Berlin: 189–195.
- Gessner M.O., Bärlocher F., Chauvet E. 2003. Biomass, growth and sporulation of aquatic hyphomycetes. W: C.K.M. Tsui, K.D. Hyde (red.). *Freshwater mycology. Fungal diversity Press, Hong Kong:* 127–157.
- Gessner M.O., Chauvet E. 1993. Ergosterol-to-biomass conversion factors for aquatic hyphomycetes. *Appl. Environ. Microbiol.* 59: 502–507.
- Gessner M.O., Chauvet E. 1994. Importance of stream microfungi in controlling breakdown rates of leaf litter. *Ecology* 75: 1807–1817.
- Gessner M.O., Chauvet E. 1997. Growth and production of aquatic hyphomycetes in decomposing leaf litter. *Limnol. Oceanogr.* 42: 496–505.
- Gessner M.O., Chauvet E. 2002. A case for using litter breakdown to assess functional stream integrity. *Ecol. Appl.* 12: 498–510.
- Gessner M.O., Suberkropp K., Chauvet E. 1997. Decomposition of plant litter by fungi in marine and freshwater ecosystems. W: D.T. Wicklow, B. Söderström (red.). *The mycota: a treatise on the biology of fungi with emphasis on systems for fundamental and applied research. Vol. 4. Environmental and microbial relationships.* Springer Verlag, Berlin–Heidelberg–New York: 303–322.
- Gessner M.O., van Ryckegem G. 2003. Water fungi as decomposers in freshwater ecosystems. W: G. Bitton (red.). *Encyclopedia of environmental microbiology.* John Wiley & Sons, New York: 3353–3364.
- Giller P.S., Malmqvist B. 1998. *The biology of streams and rivers.* Oxford University Press, Oxford.
- Giller P.S., Twomey H. 1993. Benthic macroinvertebrate community organisation in two contrasting river-between-site differences and seasonal patterns. *Biol. Environ. (Dublin)* 93: 115–126.
- Godlewska-Lipowa W.A. 1974a. Organic matter decomposition in aquatic ecosystems of different trophic types. *Bull. Acad. Pol. Sci., Sér. Sci., Biol.* 22: 41–45.
- Godlewska-Lipowa W.A. 1974b. Uptake of organic matter by natural bacteria groups in the Mazurian lakes. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 21: 59–67.
- Golladay S.W., Webster J.R., Benfield E.F. 1983. Factors affecting food utilization by a leaf shredding aquatic insect: leaf species and conditioning time. *Holarct. Ecol.* 6: 157–162.
- Gönczöl J., Révay Á. 2003. Aquatic hyphomycetes in the Morgó stream system, Hungary – tributary communities. *Nova Hedwig.* 76: 173–189.

- González J.M., Graça M.A.S. 2005. Influence of detritus on the structure of the invertebrate community in a small Portuguese stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* 90: 534–545.
- Gonzalez J.M., Basaguren A., Pozo J. 1998. Mechanisms involved in leaf litter processing: influence of mesh bag size. W: G. Bretschko, J. Helesic (red.). *Advances in river bottom ecology*. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands: 89–97.
- Górnjak A., Misztal M. 1991. Dissolved organic matter in the waters of the catchment basin of Lake Piaseczno, Leczynsko–Włodawskie Lake District, Poland. *Acta Hydrobiol.* 33: 17–29.
- Graça M.A.S. 1993. Patterns and processes in detritus based stream systems. *Limnologia* 23: 107–114.
- Graça M.A.S. 2001. The role of invertebrates on leaf litter decomposition in streams: a review. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 383–393.
- Graça M.A.S., Bärlocher F. 1998. Proteolytic gut enzymes in *Tipula caloptera* – interactions with phenolics. *Aquat. Insects*, 21, 11–18.
- Graça M.A.S., Maltby L., Calow P. 1993. Comparative ecology of *Gammarus pulex* (L.) and *Asellus aquaticus* (L.) II: fungal preferences. *Hydrobiologia* 281: 163–170.
- Graça M.A.S., Bärlocher F., Gessner M.O. (red.). 2005. *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer Verlag, Berlin: 153–167.
- Graça M.A.S., Pozo J., Canhoto C., Elosegi A. 2002. Effects of *Eucalyptus* plantations on detritus, decomposers, and detritivores in streams. *The Scientific World Journal* 2: 1173–1185.
- Grattan R.M., Suberkropp K. 2001. Effects of nutrient enrichment on yellow poplar leaf decomposition and fungal activity in streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 20: 33–43.
- Grzybkowska M., Dukowska M., Figiel K., Szczerkowska E., Tsydel M. 2004. Dynamics of macroinvertebrate drift in a lowland river. *Zool. Pol.* 49: 111–127.
- Grzybkowska M., Pakulska D., Jakubowski H. 1991. Drift of coarse particulate organic matter (CPOM) in the lower course of two lowland rivers of central Poland: Widawka and Grabia. *Ekol. Pol. – Pol. J. Ecol.* 38: 303–322.
- Gücker B., Boëchat I.G., Giani A. 2009. Impacts of agricultural land use on ecosystem structure and whole–stream metabolism of tropical Cerrado streams. *Freshw. Biol.* 54: 2069–2085.
- Gulis V., Ferreira V., Graça M.A.S. 2006. Stimulation of leaf litter decomposition and associated fungi and invertebrates by moderate eutrophication: implications for stream assessment. *Freshw. Biol.* 51: 1655–1669.
- Gulis V., Marvanová L., Descals E. 2005. An illustrated key to the common temperate species of aquatic *Hyphomycetes*. W: M.A.S. Graça, F. Bärlocher, M.O. Gessner (red.). *Methods to study litter decomposition: A practical guide*. Springer Verlag, Berlin: 153–167.
- Gulis V., Rosemond A.D., Suberkropp K., Weyers H.S., Benstead J.P. 2004. Effects of nutrient enrichment on the decomposition of wood and associated microbial activity in streams. *Freshw. Biol.* 49: 1437–1447.
- Gulis V., Suberkropp K. 1996. Fungi: biomass, production, and sporulation of aquatic *Hyphomycetes*. W: F. R. Hauer, G. A. Lamberti (red.). 2006. *Methods in stream ecology*. Elsevier, Amsterdam–Oxford: 311–324.
- Gulis V., Suberkropp K. 2003a. Interactions between stream fungi and bacteria associated with decomposing leaf litter at different levels of nutrient availability. *Aquat. Microb. Ecol.* 30: 149–157.
- Gulis V., Suberkropp K. 2003b. Leaf litter decomposition and microbial activity in nutrient–enriched and unaltered reaches of a headwater stream. *Freshw. Biol.* 48: 123–134.

- Gulis V., Suberkropp K. 2004. Effects of whole-stream nutrient enrichment on the concentration and abundance of aquatic hyphomycete conidia in transport. *Mycologia* 96: 57–65.
- Haapala A., Muotka T., Markkola A. 2001. Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch, and willow leaves in a boreal forest stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 20: 395–407.
- Hagen E.M., Webster J.R., Benfield E.F. 2006. Are leaf breakdown rates a useful measure of stream integrity along an agricultural landuse gradient? *J. North Am. Benthol. Soc.* 25: 330–343.
- Hall R.O., Tank J.L. 2003. Ecosystem metabolism controls nitrogen uptake in streams in Grand Teton National Park, Wyoming. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1120–1128.
- Harriman R., Watt A.W., Christie A.E.G., Moore D.W., McCartney A.G., Taylor E.M. 2003. Quantifying the effects of forestry practices on the recovery of upland streams and lochs from acidification. *Sci. Total Environ.* 310: 101–111.
- Harrington T.J. 1997. Aquatic hyphomycetes of 21 rivers in southern Ireland. *Biology and environment. Proc. R. Ir. Acad., B Biol. geol. chem. sci.* 97B: 139–148.
- Hatzipapas P., Kalosaka K., Dara A., Christias C. 2002. Spore germination and appressorium formation in the entomopathogenic *Alternaria alternata*. *Mycol. Res.* 106: 1349–1359.
- Hawkins C.P., Kershner J.L., Bisson P.A., Bryant M.D., Decker L.M., Gregory S.V., McCullough D.A., Overton C.K., Reeves G.H., Steedman R.J., Young M.K. 1993. A hierarchical approach to classifying stream habitat features. *Fisheries* 18: 3–12.
- Hax C.L., Golladay S.W. 1993. Macroinvertebrate colonization and biofilm development on leaves and wood in a boreal river. *Freshw. Biol.* 29: 79–87.
- Hedin L.O. 1990. Factors controlling sediment community respiration in woodland stream ecosystems. *Oikos* 57: 94–105.
- Hering D., Moog O., Sandin L., Verdonschot P.F.M. 2004. Overview and application of the AQEM assessment system. *Hydrobiologia* 516: 1–20.
- Hess M. 1965. Piętra klimatyczne w polskich Karpatach Zachodnich. *Zesz. Nauk. Uniw. Jagiell., Pr. Geogr.* 11: 1–268.
- Hibbett D.S., Binder M., Bischoff J.F., Blackwell M., Cannon P.F., Eriksson O.E., Huhndorf S., James T., Kirk P.M., Lücking R., Lumbsch H.T., Lutzoni F., Matheny P.B., McLaughlin D.J., Powell M.J., Redhead S., Schoch C.L., Spatafora J.W., Stalpers J.A., Vilgalys R., Aime M.C., Aptroot A., Bauer R., Begerow D., Benny G.L., Castlebury L.A., Crous P.W., Dai Y.-C., Gams W., Geiser D.M., Griffith G.W., Gueidan C., Hawksworth D.L., Hestmark G., Hosaka K., Humber R.A., Hyde K.D., Ironside J.E., Kõljalg U., Kurtzman C.P., Larsson K.-H., Lichtwardt R., Longcore J., Miadlikowska J., Miller A., Moncalvo J.-M., Mozley-Standridge S., Oberwinkler F., Parmasto E., Reeb V., Rogers J.D., Roux C., Ryvarden L., Sampaio J.P., Schüssler A., Sugiyama J., Thorn R.G., Tibell L., Untereiner W.A., Walker C., Wang Z., Weir A., Weiss M., White M.M., Winka K., Yao Y.-J., Zhan N. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the fungi. *Mycol. Res.* 111: 509–547.
- Hieber M., Gessner M.O. 2002. Contribution of stream detritivores, fungi and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83: 1026–1038.
- Hildrew A.G., Townsend C.R., Francis J., Finch K. 1984. Cellulose decomposition in streams of contrasting pH and its relationship with invertebrate community structure. *Freshw. Biol.* 14: 323–328.
- Hill B.H., Gardner T.J., Ekisola O.F., Henebry G.M. 1992. Microbial use of leaf litter in prairie streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 11: 11–19.
- Hill B.H., Hall R.K., Husby P., Herlihy A.T., Dunne M. 2000. Interregional comparisons of sediment microbial respiration in streams. *Freshw. Biol.* 44: 213–222.

- Hill B.H., Herlihy A.T., Kaufmann P.R. 2002. Benthic microbial respiration in Appalachian Mountain, Piedmont, and Coastal Plain streams of the eastern U.S.A. *Freshw. Biol.* 47: 185–194.
- Hill B.H., Lazorchak J.M., McCormick F.H., Willingham W.T. 1997. The effects of elevated metals on benthic community metabolism in a rocky mountain stream. *Environ. Pollut.* 95: 183–190.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1999. Shallow lakes in lowland river systems: role in transport and transformations of nutrients and in biological diversity. *Hydrobiologia* 408/409: 349–358.
- Hladyz S., Gessner M.O., Giller P.S., Pozo J., Woodward G. 2009. Resource quality and stoichiometric constraints on stream ecosystem functioning. *Freshw. Biol.* 54: 957–970.
- Hornberger G.M., Kelly M.G., Cosby B.J. 1977. Evaluating eutrophication potential from river community productivity. *Water Res.* 11: 65–69.
- Houser J.R., Mulholland P.J., Maloney K. 2005. Catchment disturbance and stream metabolism: patterns in ecosystem respiration and gross primary productivity along a gradient of upland soil and vegetation disturbance. *J. North Am. Benthol. Soc.* 24: 358–552.
- Huryń A.D., Butz Huryń V.M., Arbuckle C.J., Tsomides L. 2002. Catchment land-use, macroinvertebrates and detritus processing in headwater streams: taxonomic richness versus function. *Freshw. Biol.* 47: 401–415.
- Hynes H.B.N. 1963. Imported organic matter and secondary productivity in streams. *Proceedings of the 16th International Congress of Zoology* 4: 324–329.
- Hynes H.B.N. 1970. *The ecology of running waters*. University of Toronto Press, Toronto.
- Hynes H.B.N. 1975. The stream and its valley. *Verh. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 19: 1–15.
- Hynes H.B.N. 1977. A key to the adults and nymphs of British stoneflies (*Plecoptera*). *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 17: 1–92.
- Imbert J. B., Pozo J. 1989. Breakdown of four leaf litter species and associated fauna in a Basque country forested stream. *Hydrobiologia* 182: 1–14.
- Ingold C.T. 1942. Aquatic *Hyphomycetes* of decaying alder leaves. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 25: 339–417.
- Ingold C.T. 1975. An illustrated guide to aquatic and waterborne hyphomycetes (*Fungi Imperfecti*) with notes on their biology. *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 30: 1–96.
- Iqbal S.H., Webster J. 1973. The trapping of aquatic hyphomycete spores by air bubbles. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 60: 37–48.
- Irons III J.G., Oswood M.W., Stout R.J., Pringle C.M. 1994. Latitudinal patterns in leaf litter breakdown: is temperature really important? *Freshw. Biol.* 32: 401–411.
- Irons J.G.M., Oswood W., Bryant J.P. 1988. Consumption of leaf detritus by a stream shredder: influence of tree species and nutrient status. *Hydrobiologia* 160: 53–61.
- Iversen T.M. 1974. Ingestion and growth in *Sericostoma personatum* (*Trichoptera*) in relation to the nitrogen content of ingested leaves. *Oikos* 25: 278–282.
- Jax K. 2005. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos* 111: 641–648.
- Jażdźewski K. 1975. Morfologia, taksonomia i występowanie w Polsce kielży z rodzajów *Gammarus* Fabr. i *Chaetogammarus* Mart. (*Crustacea, Amphipoda*). *Acta Univ. Lodz.*: 1–185.
- Jenny H., Gessel S.P., Bingham F.T. 1949. Comparative study of decomposition rates of organic matter in temperate and tropical regions. *Soil Sci.* 68: 419–432.
- Jolliffe I.T. 2002. *Principal Component Analysis*. Springer Verlag: 1–478.
- Jonsson M., Malmqvist B. 2000. Ecosystem process rate increases with animal species richness: evidence from leaf-eating, aquatic insects. *Oikos* 89: 519–523.

- Jonsson M., Malmqvist B., Hoffsten P.-O. 2001. Leaf litter breakdown rates in boreal streams: does shredder species richness matter? *Freshw. Biol.* 46: 161–171.
- Jordan S., Shiozawa D.K., Schmid-Araya J.M. 1999. Benthic invertebrates of a large, sandy river system: The Green and Colorado Rivers of Canyonlands National Park, Utah. *Arch. Hydrobiol.* 147: 91–127.
- Kajak Z., Ławacz W., Wiśniewski R.J., Rybak J.I., Dusoge K. 1975. Ecosystem of the Mikołajskie Lake. The fate of organic matter of the profundal zone. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 22: 89–99.
- Karr J.R., Dudley D.R. 1981. Ecological perspective on water quality goals. *Environ. Manag.* 5: 55–68.
- Karr J.R., Fausch K.D., Angermeier P.L., Yant P.R., Schlosser I.J. 1986. Assessing biological integrity in running waters: a method and its rationale. III. *Nat. Hist. Surv. Spec. Publ.* 5.
- Karr J.R. 1991. Biological integrity: a long-neglected aspect of water resource management. *Ecol. Appl.* 1: 66–84.
- Kaushik N.K., Hynes H.B.N. 1971. Fate of dead leaves that fall into streams. *Arch. Hydrobiol.* 68: 465–515.
- Kindler J. 1998. Linking ecological and development objectives: trade-offs and imperatives. *Ecol. Appl.* 8: 591–600.
- Klug M.J., Kotarski S. 1980. Bacteria associated with the gut tract of larval stages of the aquatic crane fly *Tipula abdominalis* (Diptera: Tipulidae). *Appl. Environ. Microbiol.* (Print) 40: 408–416.
- Knudsen G.R., Stack J.P. 1991. Modeling growth and dispersal of fungi in natural environments. W: D.K. Arora, B. Rai, K.G. Mukerji, G. Knudsen (red.). *Handbook of applied mycology*. Marcel Dekker, New York: 625–645.
- Kok C.J., Hof C.H.J., Lenssen J.P.M., van der Velde G. 1992. The influence of pH on concentrations of protein and phenolics and resource quality of decomposing floating leaf material of *Nymphaea alba* L. (Nymphaeaceae) for the detritivore *Asellus aquaticus* (L.). *Oecologia* 91: 229–234.
- Kolasa J. 2000. The biology and ecology of lotic microturbellarians. *Freshw. Biol.* 44: 5–14.
- Kołodziejczyk A., Koperski P. 2000. Bezkręgowce słodkowodne Polski. Klucz do oznaczania oraz podstawy biologii i ekologii makrofauny. Wydawnictwa Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- Kominoski J.S., Pringle C.M., Ball B.A., Bradford M.A., Coleman D.C., Hall D.B., Hunter M.D. 2007. Nonadditive effects of leaf litter species diversity on breakdown dynamics in a detritus-based stream. *Ecology* 88: 1167–1176.
- Kondracki J. 1989. Karpaty (wyd. 2, popr.). Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.
- Kovach W.L. 1999. MVSP – A multivariate statistical Pacjage for Windows, ver. 3.1 Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales, UK.
- Kozak J., Troll M., Widacki W. 1999. Degradacja lasów. W: W. Widacki (red.). *Przemiany środowiska przyrodniczego zachodniej części Beskidów pod wpływem antropopresji*. Instytut Geografii UJ, Kraków: 33–84.
- Krauss G., Bärlocher F., Schreck P., Wennrich R., Glässer W., Krauss G.-J. 2001. Aquatic hyphomycetes occur in hyperpolluted waters in Central Germany. *Nova Hedwig.* 72: 419–428.
- Krebs C.J. 1997. *Ekologia: eksperymentalna analiza rozmieszczenia i liczebności* (2nd ed.). PWN, Warszawa.
- Kufel L. 1993. Particulate phosphorus sedimentation at the river inflow to a lake. *Hydrobiologia* 251: 269–274.
- Kufel L., Kufel I., Królikowska J. 2004. The effect of lake water characteristics on decomposition of aquatic macrophytes. *Pol. J. Ecol.* 52: 261–273.

- Laitung B., Chauvet E. 2005. Vegetation diversity increases species richness of leaf decaying fungal communities in woodland streams. *Arch. Hydrobiol.* 164: 217–235.
- Laitung B., Pretty J.L., Chauvet E., Dobson M. 2002. Response of aquatic hyphomycete communities to enhanced stream retention in areas impacted by commercial forestry. *Freshw. Biol.* 47: 313–323.
- Lamberti G.A., Resh V. 1987. Seasonal patterns of suspended bacteria and algae in two northern California streams. *Arch. Hydrobiol.* 110: 45–57.
- Lecerf A., Chauvet E. 2008. Intraspecific variability in leaf traits strongly affects alder leaf decomposition in a stream. *Basic Appl. Ecol.* 9: 598–605.
- Lecerf A., Dobson M., Dang C.K., Chauvet E. 2005. Riparian plant species loss alters trophic dynamics in detritus-based stream ecosystems. *Oecologia* 146: 432–442.
- Lecerf A., Patfield D., Boiché A., Riipinen M.P., Chauvet E., Dobson M. 2007a. Stream ecosystems respond to riparian invasion by Japanese knotweed (*Fallopia japonica*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 64: 1273–1283.
- Lecerf A., Risnoveanu G., Popescu C., Gessner M.O., Chauvet E. 2007b. Decomposition of diverse litter mixtures in streams. *Ecology* 88: 219–227.
- LeRoy C.J., Marks J.C. 2006. Litter quality, stream characteristics and litter diversity influence decomposition rates and macroinvertebrates. *Freshw. Biol.* 51: 605–617.
- LeRoy C.J., Whitham T.G., Wooley S.C., Marks J.C. 2007. Within-species variation in foliar chemistry influences leaf litter decomposition in a Utah river. *J. North Am. Benthol. Soc.* 26: 426–438.
- Liess A., Hillebrand H. 2005. Stoichiometric variation in C:N, C:P, and N:P ratios of littoral benthic invertebrates. *J. North Am. Benthol. Soc.* 24: 256–259.
- Lindeman R.L. 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23: 399–418.
- Lindén M., Vollbrecht G. 2002. Sensitivity of *Picea abies* to butt rot in pure stands and in mixed stands with *Pinus sylvestris* in southern Sweden. *Silva Fenn.* 36: 767–778.
- Lopez E.S., Pardo I., Felpeto N. 2001. Seasonal differences in green leaf breakdown and nutrient content of deciduous and evergreen tree species and grass in a granitic headwater stream. *Hydrobiologia* 464: 51–61.
- Luo J., Yin J., Cai L., Zhang K., Hyde K.D. 2004. Freshwater fungi in Lake Dianchi, a heavily polluted lake in Yunnan, China. *Fungal Divers.* 16: 93–112.
- Machtans C.S., Villard M.A., Hannon S.J. 1996. Use of riparian buffer strips as movement corridors by forest birds. *Conserv. Biol.* 10: 1366–1379.
- Mack R.N., Simberloff D., Lonsdale W.M., Evans H., Clout M., Bazzaz F.A. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10: 689–710.
- Malmqvist B., Oberle D. 1995. Macroinvertebrate effects on leaf pack decomposition in a stream in northern Sweden. *Nord. J. Freshw. Res.* 70: 12–20.
- Martin M.M., Martin J.S., Kukor J.J., Merritt R.W. 1980. The digestion of protein and carbohydrate by the stream detritivore, *Tipula abdominalis* (Diptera, Tipulidae). *Oecologia* 46: 360–64.
- Marvanová L., Müller-Haeckel A. 1980. Water-borne spores in foam in a subarctic stream system in Sweden. *Sydowia* 33: 210–220.
- Marzolf E.R., Mulholland P.J., Steinman A.D. 1994. Improvements to the diurnal upstream-downstream dissolved oxygen change technique for determining whole-stream metabolism in small streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1591–1599.
- Mathuriau C., Chauvet E. 2002. Breakdown of leaf litter in a neotropical stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 21: 384–396.

- Matthews R.A., Buikema A.L., Cairns J., Rodgers J.H. 1982. Biological monitoring, Part IIA – receiving system functional methods, relationships and indices. *Water Res.* 16: 129–139.
- Matuszkiewicz J. 1977. Przegląd fitosocjologiczny zbiorowisk leśnych Polski. Part 4. Bory świerkowe i jodłowe. *Phytocoen., Biul. Fitosocjol.* 6: 149–227.
- McArthur J.V., Aho J.M., Rader R.B., Mills G.L. 1994. Interspecific leaf interactions during decomposition in aquatic and floodplain ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 13: 57–67.
- McIntire C.D., Garrison R.L., Phinney H.K., Warren C.E. 1964. Primary production in laboratory streams. *Limnol. Oceanogr.* 9: 92–102.
- McKie B.G., Malmqvist B. 2009. Assessing ecosystem functioning in streams affected by forest management: increased leaf decomposition occurs without changes to the composition of benthic assemblages. *Freshw. Biol.* 54: 2086–2100.
- McTammany M.E., Benfield E.F., Webster J.R. 2008. Effects of agriculture on wood breakdown and microbial biofilm respiration in southern Appalachian streams. *Freshw. Biol.* 53: 842–854.
- Medeiros A.O., Pascoal C., Graça M.A.S. 2009. Diversity and activity of aquatic fungi under low oxygen conditions. *Freshw. Biol.* 54: 142–149.
- Medwecka-Kornaś A. 1977. Czynniki naturalne wpływające na rozmieszczenie geograficzne roślin w Polsce. W: W. Szafer, K. Zarzycki (red.). *Szata roślinna Polski*. Vol. 1., wyd. 3., PWN, Warszawa: 35–94.
- Melillo J.M., Aber J.D., Muratore J.F. 1982. Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology* 63: 621–626.
- Melin E. 1930. Biological decomposition of some types of litter from North American forests. *Ecology* 11: 72–101.
- Menendez M., Hernandez O., Comin F.A. 2003. Seasonal comparisons of leaf processing rates in two Mediterranean rivers with different nutrient availability. *Hydrobiologia* 495: 159–169.
- Merritt R.W., Cummins K.W., Burton T.M. 1984. The role of aquatic insects in the processing and cycling of nutrients. W: V.H. Resh, D.N. Rosenberg (red.). *The ecology of aquatic insects*. Praeger Publishers, New York: 134–163.
- Merritt R.W., Cummins K.W. (red.). 1996. *An introduction to the aquatic insects of North America* (3rd ed.), Kendal/Hunt Publishing Co. Dubuque, Iowa.
- Methvin B.R., Suberkropp K. 2003. Annual production of leaf-decaying fungi in 2 streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 22: 554–564.
- Metcalf-Smith J.L. 1994. Biological Water Quality Assessment of Rivers: Use of Macroinvertebrate Communities. W: P. Calow, E.P. Geoffrey (red.). *The rivers handbook: hydrological and ecological principles*. Vol. 2, Chapter 8., Blackwell Scientific Publications, Oxford: 144–169.
- Meyer J.L. 1980. Dynamics of phosphorus and organic matter during leaf decomposition in a forest stream. *Oikos* 34: 44–53.
- Meyer J.L. 1997. Stream health: incorporating the human dimension to advance stream ecology. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 439–447.
- Meyer J.L., Johnson C. 1983. The influence of elevated nitrate concentration on rate of leaf decomposition in a stream. *Freshw. Biol.* 13: 177–183.
- Michalik S. 1990. Sukcesja roślinności na polanie regłowej w Gorczańskim Parku Narodowym w okresie 20 lat w wyniku zaprzestania wypasu. *Prądnik (Ojców)* 2: 137–148.
- Mihuc T.B., Mihuc J.R. 1995. Trophic ecology of five shredders in a Rocky Mountain stream. *J. Freshw. Ecol.* 10: 209–216.

- Minshall G.W. 1996. Organic matter budgets. W: F.R. Hauer, C.A. Lamberti (red.). *Methods in Stream ecology*. Academic Press, San Diego: 591–605.
- Moe S.J., Stelzer R.S., Forman M.R., Harpole W.S., Daufresne T., Yoshida T. 2005. Recent advances in ecological stoichiometry: insights for population and community ecology. *Oikos* 109: 29–39.
- Molinero J., Pozo J. 2004. Impact of a eucalyptus (*Eucalyptus globules* Labill.) plantation on the nutrient content and dynamics of coarse particulate organic matter (CPOM) in a small stream. *Hydrobiologia* 528: 143–165.
- Molinero J., Pozo J. 2006. Organic matter, nitrogen and phosphorus fluxes associated with leaf litter in two small streams with different riparian vegetation: a budget approach. *Arch. Hydrobiol.* 166: 363–385.
- Moog O. (red.) 1995. *Fauna Aquatica Austriaca. A comprehensive species inventory of Austrian aquatic organisms with ecological notes (1st ed.)*. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft. Vienna, Austria.
- Morse N., Bowden W.B., Hackman A., Pruden C., Steiner E., Berger E. 2007. Using sound pressure to estimate reaeration in streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 26: 28–37.
- Moulton T.P., Magalhães S.A.P. 2003. Responses of leaf processing to impacts in streams in atlantic rain forest, Rio de Janeiro, Brazil – a test of the biodiversity–ecosystem functioning relationship? *Braz. J. Biol.* 63: 87–95.
- Mulholland P.J., Palumbo A.V., Elwood J.W., Rosemond A.D. 1987. Effects of acidification on leaf decomposition in streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 6: 147–158.
- 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.
- Naeem S., Loreau M., Inchausti P. 2002. Biodiversity and ecosystem functioning: the emergence of a synthetic ecological framework. W: M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti (red.). *Biodiversity & ecosystem functioning – synthesis and perspectives*. Oxford University Press, Oxford, UK: 3–11.
- Naiman R.J., Bilby R.E. (red.). 1998. *River ecology and management: lessons from the Pacific coastal ecoregion*. Springer Verlag, New York.
- Naiman R.J., Décamps H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621–658.
- Nelson D.R., Marley N.J. 2000. The biology and ecology of lotic Tardigrada. *Freshw. Biol.* 44: 93–108.
- Nikolcheva L.G., Bourque T., Bärlocher F. 2005. Fungal diversity during initial stage of leaf decomposition in a stream. *Mycol. Res.* 109: 246–253.
- Nilsson A. (red.). 1996. *Aquatic insects of North Europe: a taxonomic handbook. Vol. 1: Ephemeroptera–Plecoptera–Heteroptera–Neroptera–Megaloptera–Coleoptera–Trichoptera–Lepidoptera*. Apollo Books, Stenstrup.
- Niyogi D.K., Lewis W.M. jr, Mcknight D.M. 2001. Litter breakdown in mountain streams affected by mine drainage: biotic mediation of abiotic controls. *Ecol. Appl.* 11: 506–516.
- Niyogi D.K., McKnight D.M., Lewis Jr. W.M. 2002. Fungal communities and biomass in mountain streams affected by mine drainage. *Arch. Hydrobiol.* 155: 255–271.
- Niyogi D.K., Simon K.S., Townsend C.R. 2003. Breakdown of tussock grass in streams along a gradient of agricultural development in New Zealand. *Freshw. Biol.* 48: 1698–1708.
- Nolen J.A., Pearson R.G. 1993. Factors affecting litter processing by *Anisocentropus kirramus* (Trichoptera: Calamoceratidae) from an Australian tropical rainforest stream. *Freshw. Biol.* 29: 469–479.
- Norris R.H., Hawkins C.P. 2000. Monitoring river health. *Hydrobiologia* 435: 5–17.
- Norris R.H., Thoms M.C. 1999. What is river health? *Freshw. Biol.* 41: 197–209.

- Ochrona środowiska 2003. Zakład Wydawnictw Statystycznych GUS, Warszawa.
- Odum E.P. 1962. Relationship between structure and function in the ecosystem. *Jpn. J. Ecol.* 12: 108–118.
- Odum E.P. 1971. *Fundamentals of ecology* (3rd ed.). W.B. Saunders Company, Philadelphia.
- Odum E.P., de la Cruz A.A. 1963. Detritus as a major component of ecosystem. *A.I.B.S. Bull.* 13: 39–40.
- Odum H.T. 1956. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 1: 102–117.
- Olson J.S. 1963. Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* 44: 322–331.
- Ormerod S.J., Jones M.E., Jones M.C., Phillips D.R. 2004. The effects of riparian forestry on invertebrate drift and brown trout in upland streams of contrasting acidity. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8: 578–588.
- Ostrofsky M.L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn–shed leaves and aquatic processing rates. *J. North Am. Benthol. Soc.* 16: 750–759.
- Palmer C.G., Maart B., Palmer A.R., O’Keeffe J.H. 1996. An assessment of macroinvertebrate functional feeding groups as water quality indicators in the Buffalo River, eastern Cape Province, South Africa. *Hydrobiologia* 318: 153–164.
- Park D. 1974. Accumulation of fungi by cellulose exposed in a river. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 63: 437–447.
- Pascoal C., Cássio F. 2004. Contribution of fungi and bacteria to leaf litter decomposition in a polluted river. *Appl. Environ. Microbiol.* 70: 5266–5273.
- Pascoal C., Cássio F., Gomes P. 2001. Leaf breakdown rates: a measure of water quality? *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 407–416.
- Pascoal C., Cássio F., Marvanová L. 2005. Anthropogenic stress may affect aquatic hyphomycete diversity more than leaf decomposition in low–order stream. *Arch. Hydrobiol.* 162: 481–496.
- Pascoal C., Cássio F., Nikolcheva L., Bärlocher F. 2010. Realized fungal diversity increases functional stability of leaf litter decomposition under zinc stress. *Microb. Ecol.* 59: 84–93.
- Pascoal C., Pinho M., Cassio F., Gomes P. 2003. Assessing structural and functional ecosystem condition using leaf breakdown: studies on a polluted river. *Freshw. Biol.* 48: 2033–2044.
- Paul M.J., Meyer J.L. 1996. Fungal biomass of 3 leaf litter species during decay in an Appalachian stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 15: 421–432.
- Pauli-Wilga J., Chrzanowski S., Dańko J., Gastoł S., Kotońska B., Król A., Mikula J., Owsiany M., Pająk T., Turzański K.P., Wilusz W. 2005. Program Ochrony Środowiska Województwa Małopolskiego na lata 2005–2012. Urząd Marszałkowski Województwa Małopolskiego, Kraków.
- Pearson R.G., Connolly N.M. 2000. Nutrient enhancement, food quality and community dynamics in a tropical rainforest stream. *Freshw. Biol.* 43: 31–42.
- Perlmutter D.G., Meyer J.L. 1991. The impact of a stream–dwelling harpacticoid copepod upon detritally associated bacteria. *Ecology* 72: 2170–2180.
- Petersen R.C., Cummins K.W. 1974. Leaf processing in a woodland stream. *Freshw. Biol.* 4: 343–368.
- Pieczynska E. 1972. Ecology of the eulittoral zone of lakes. *Ekol. Pol. – Pol. J. Ecol.* 20: 637–732.
- Pieczynska E. 1993. Detritus and nutrient dynamics in the shore zone of lakes: A review. *Hydrobiologia* 251: 49–58.
- Pieczynska E., Balcerzak D., Kołodziejczyk A., Olszewski Z., Rybak J.I. 1984. Detritus in the littoral of several Masurian Lakes (sources and fates). *Ekol. Pol. – Pol. J. Ecol.* 32: 387–440.
- Pieczynska E., Kołodziejczyk A., Rybak J.I. 1998. The responses of littoral invertebrates to eutrophication–linked changes in plant communities. *Hydrobiologia* 391: 9–21.
- Poff N.L., Allan J.D., Bain M.B., Karr J.R., Prestegaar K.L., Richter B.D., Sparks R.E., Stromberg J.C. 1997. The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *BioScience* 47: 769–784.

- Pozo J., Basaguren A., Elósegui A., Molinero J., Fabre E., Chauvet E. 1998. Afforestation with *Eucalyptus globulus* and leaf litter decomposition in streams of northern Spain. *Hydrobiologia* 373/374: 101–109.
- Pozo J., González E., Díez J., Elozegi A. 1997. Leaf–litter budgets in two contrasting forested streams. *Limnética* (Internet) 13: 77–84.
- Pretty J.L., Dobson M. 2004. The response of macroinvertebrates to artificially enhanced detritus levels in plantation streams. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 8: 550–559.
- Pretty J.L., Giberson D.J., Dobson M. 2005. Resource dynamics and detritivore production in an acid stream. *Freshw. Biol.* 50: 578–591.
- Puchalski T., Prusinkiewicz Z. 1990. *Ekologiczne podstawy siedliskoznawstwa leśnego* (wyd. 2). PWRiL, Warszawa.
- Quinn J.M., Burrell G.P., Parkyn S.M. 2000. Influences of leaf toughness and nitrogen content on in–stream processing and nutrient uptake by litter in a Waikato, New Zealand, pasture stream and streamside channels. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 34: 253–271.
- Quinn J.M., Phillips N.R., Parkyn S.M. 2007. Factors influencing retention of coarse particulate organic matter in streams. *Earth Surf. Process. Landf.* 32: 1186–1203.
- Rader R.B., McArthur J.V., Aho J.M. 1994. Relative importance of mechanisms determining decomposition in a southeastern blackwater stream. *Am. Midl. Nat.* 132: 19–31.
- Raviraja N.S., Sridhar K.R., Bärlocher F. 1998a. Fungal species richness in Western Ghat streams (southern India): is it related to pH, temperature or altitude? *Fungal Divers.* 1: 179–191.
- Raviraja N.S., Sridhar K.R., Bärlocher F. 1998b. Breakdown of *Ficus* and *Eucalyptus* leaves in an organically polluted river in India: fungal diversity and ecological functions. *Freshw. Biol.* 39: 537–545.
- Read S.J., Moss S.T., Jones E.B.J. 1992. Attachment and germination of conidia. W: F. Bärlocher (red.). *The ecology of aquatic hyphomycetes*. Springer Verlag, New York: 135–151.
- Ribas A.C., Tanaka M.O., de Souza A.L. 2006. Evaluation of macrofaunal effects on leaf litter breakdown rates in aquatic and terrestrial habitats. *Austral Ecology* 31: 783–790.
- Ribblett S.G., Palmer M.A., Coats D.W. 2005. The importance of bacterivorous protists in the decomposition of stream leaf litter. *Freshw. Biol.* 50: 516–526.
- Ricci C., Balsamo M. 2000. The biology and ecology of lotic rotifers and gastrotrichs. *Freshw. Biol.* 44: 15–28.
- Richardson J.S. 1991. Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. *Ecology* 72: 873–887.
- Richardson J.S., Shaughnessy C.R., Harrison P.G. 2004. Litter breakdown and invertebrate association with three types of leaves in a temperate rainforest stream. *Arch. Hydrobiol.* 159: 309–325.
- Rier S.T., Tuchman N.C., Wetzel R.G. 2005. Chemical changes to leaf litter from trees grown under elevated CO₂ and the implications for microbial utilization in a stream ecosystem. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62: 185–194.
- Rier S.T., Tuchman N.C., Wetzel R.G., Teeri J.A. 2002. Elevated–CO₂–induced changes in the chemistry of quaking aspen (*Populus tremuloides* Michaux) leaf litter: subsequent mass loss and microbial response in a stream ecosystem. *J. North Am. Benthol. Soc.* 21:16–27.
- Riipinen M.P., Davy–Bowker J., Dobson M. 2009. Comparison of structural and functional stream assessment methods to detect changes in riparian vegetation and water pH. *Freshw. Biol.* 54: 2127–2138.
- Robinson C.T., Gessner M.O. 2000. Nutrient addition accelerates leaf breakdown in an alpine springbrook. *Oecologia* 122: 258–263.

- Robinson C.T., Gessner M.O., Ward, J.V. 1998. Leaf breakdown and associated macroinvertebrates in alpine glacial streams. *Freshw. Biol.* 40: 215–228.
- Robinson C.T., Jolidon C. 2005. Leaf breakdown and the ecosystem functioning of alpine streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 24: 495–507.
- Rodrigues A.P.L., Graça M.A.S. 1997. Enzymatic analysis of leaf decomposition in freshwater by selected aquatic hyphomycetes and terrestrial fungi. *Sydowia* 49: 160–173.
- Rong Q., Sridhar K.R., Barlocher F. 1995. Food selection in three leaf-shredding stream invertebrates. *Hydrobiologia* 316: 173–181.
- Rosemond A.D., Pringle C.M., Ramirez A., Paul M.J., Meyer J.L. 2002. Landscape variation in phosphorus concentration and effects on detritus-based tropical streams. *Limnol. Oceanogr.* 47: 278–289.
- Rosset J., Barlocher F., Oertli J.J. 1982. Decomposition of conifer needles and deciduous leaves in two Black Forest and two Swiss Jura streams. *Int. Rev. gesamten Hydrobiol.* 67: 695–711.
- Roth N.E., Allan J.D., Erickson D.L. 1996. Landscape influences on stream biotic integrity assessed at multiple spatial scales. *Landsc. Ecol.* 11: 141–156.
- Rowe J.M., Meegan S.K., Engstrom E.S., Perry S.A., Perry W.B. 1996. Comparison of leaf processing rates under different temperature regimes in three headwater streams. *Freshw. Biol.* 36: 277–288.
- Royer T.V., Minshall G.W. 2001. Effects of nutrient enrichment and leaf quality on the breakdown of leaves in a headwater stream. *Freshw. Biol.* 46: 603–610.
- Rozkošný R. (red.). Klíč vodních larev hmyzu. 1980. Československá Akademie věd, Praha.
- Rozporządzenie Ministra Środowiska, Zasobów Naturalnych i Leśnictwa z dnia 11 lutego 2004 r. w sprawie klasyfikacji dla prezentowania stanu wód powierzchniowych i podziemnych, sposobu prowadzenia monitoringu oraz sposobu interpretacji wyników i prezentacji stanu tych wód (Dz.U. Nr 32, poz. 284).
- Ruesink J.L., Srivastava D.S. 2001. Numerical and per capita responses to species loss: mechanisms maintaining ecosystem function in a community of stream insect detritivores. *Oikos* 93: 221–234.
- Rybak J.I. 1997. Przegląd słodkowodnych zwierząt bezkręgowych. Part VI. *Diptera* – muchówki (larwy). PIOŚ, Biblioteka monitoringu środowiska, Warszawa.
- Rybak J.I. 1999. Przegląd słodkowodnych zwierząt bezkręgowych. Part VII. *Insecta* – owady (larwy). PIOŚ, Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa.
- Sabater F., Butturini A., Marti E., Muñoz I., Romani A., Wray J. Sabater S., 2000. Effects of riparian vegetation removal on nutrient retention in a Mediterranean stream. *J. North Am. Benthol. Soc.* 19: 609–620.
- Sakamaki T., Richardson J.S. 2008. Retention, breakdown, and biological utilisation of deciduous tree leaves in an estuarine tidal flat of southwestern British Columbia, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 65: 38–46.
- Sampaio A., Cortes R., Leao C. 2001. Invertebrate and microbial colonisation in native and exotic leaf litter species in a mountain stream. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86: 527–540.
- Sandin L., Johnson R.K. 2000. The statistical power of selected indicator metrics using macroinvertebrates for assessing acidification and eutrophication of running waters. *Hydrobiologia* 422/423: 233–243.
- Sandin L., Solimini A.O G. 2009. Freshwater ecosystem structure–function relationships: from theory to application. *Freshw. Biol.* 54: 2017–2024.
- Schindler M.H., Gessner M.O. 2009. Functional leaf traits and biodiversity effects on litter decomposition in a stream. *Ecology* 90: 1641–1649.
- Schmid-Araya J.M. 1997. Temporal and spatial dynamics of meiofaunal assemblages in the hyporheic interstitial of a gravel stream. W: J. Gibert, J. Mathieu, F. Fournier (red.). *Groundwater/ surface water*

- ecotones: biological and hydrological interactions and management options. Cambridge University Press, Cambridge: 29–36.
- Schmid-Araya J.M., Hildrew A.G., Robertson A., Schmid P.E., Winterbottom J. 2002. The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology* 83: 1271–1285.
- Schmid-Araya J.M., Schmid P.E. 2000. Trophic relationships: integrating meiofauna into a realistic benthic food web. *Freshw. Biol.* 44: 149–163.
- Schultze D.J., Walker K.F. 1997. Riparian eucalypts and willows and their significance for aquatic invertebrates in the River Murray, South Australia. *Regul. Rivers* 13: 557–577.
- Shannon C.E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell Syst. Tech. J.* 27: 623–656.
- Sharma B.R., Martin M.M., Shafer J.A. 1984. Alkaline proteases from the gut fluids of detritus-feeding larvae of the crane fly, *Tipula abdominalis* (say) (*Diptera*, *Tipulidae*). *Insect Biochem.* 14: 37–44.
- Short R.A., Ward J.V. 1981. Trophic ecology of three winter stoneflies (*Plecoptera*). *Am. Midl. Nat.* 105: 341–347.
- Sinsabaugh R.L., Linkins A.E. 1990. Enzymatic and chemical analysis of particulate organic-matter from a boreal river. *Freshw. Biol.* 23: 301–309.
- Siuda W., Chróst R.J. 2002. Decomposition and utilization of particulate organic matter by bacteria in lakes of different trophic status. *Pol. J. Environ. Stud.* 11: 53–65.
- Slansky F.J., Scriber J.M. 1985. Food consumption and utilization. W: F.J. Slansky, J.M. Scriber (red.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon, New York: 87–163.
- Sleigh M.A., Baldock B.M., Baker J.H. 1992. Protozoan communities in chalk streams. *Hydrobiologia* 248: 53–64.
- Steinberg P.D. 1988. Effects of quantitative and qualitative variation in phenolic compounds on feeding in three species of marine invertebrate herbivores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 120: 221–237.
- Sridhar K.R., Bärlocher F. 1994. Viability of aquatic hyphomycete conidia in foam. *Can. J. Bot.* 72: 106–110.
- Sridhar K.R., Bärlocher F. 1997. Water chemistry and sporulation by aquatic hyphomycetes. *Mycol. Res.* 101: 591–596.
- Sridhar K.R., Krauss G., Bärlocher F., Wennrich R., Krauss, G.-J. 2000. Fungal diversity in heavy metal polluted waters in central Germany. W: K.D. Hyde, W.H. Ho, S.B. Pointing (red.). *Aquatic Mycology across the Millennium*. *Fungal Diversity* 5: 119–129.
- Sridhar K.R., Krauss G., Bärlocher F., Raviraja N.S., Wennrich R., Baumbach, R., Krauss G.-J. 2001. Decomposition of alder leaves in two heavy metal-polluted streams in central Germany. *Aquat. Microb. Ecol.* 26: 73–80.
- Stańczykowska A., Ławacz W., Mattice J., Lewandowski K. 1976. Bivalves as a factor effecting circulation of matter in Lake Mikołajskie (Poland). *Limnologica (Berlin)* 10: 347–352.
- Stapel J., Hemminga M.A. 1997. Nutrient resorption from seagrass leaves. *Mar. Biol. (Berlin)* 128: 197–206.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S., Usseglio-Polatera P. 2001. Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic Appl. Ecol.* 2: 73–85.
- Stead T.K., Schmid-Araya J.M., Hildrew A.G. 2005. Secondary production of a stream metazoan community: Does the meiofauna make a difference? *Limnol. Oceanogr.* 50: 398–403.
- Stelzer R.S., Heffernan J., Likens G.E. 2003. The influence of dissolved nutrients and particulate organic matter quality on microbial respiration and biomass in a forest stream. *Freshw. Biol.* 48: 1925–1937.

- Stephenson J.M., Morin A. 2009. Covariation of stream community structure and biomass of algae, invertebrates and fish with forest cover at multiple spatial scales. *Freshw. Biol.* 54: 2139–2154.
- Sterner R.W., Elser J.J. 2002. *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere.* Princeton University Press, Princeton, USA.
- Stewart B.A. 1992. The effect of invertebrates on leaf decomposition rates in two small woodland streams in southern Africa. *Arch. Hydrobiol.* 124: 19–33.
- Stewart B.A., Davies B.R. 1989. The influence of different litter bag designs on the breakdown of leaf material in a small mountain stream. *Hydrobiologia* 183: 173–177.
- Stockley R.A., Oxford G.S., Ormond R.F.G. 1998. Do invertebrates matter? Detrital processing in the River Swale–Ouse. *Sci. Total Environ.* 210: 427–435.
- Stout B.M., Benfield E.F., Webster J.R. 1993. Effects of a forest disturbance on shredder production in southern Appalachian headwater streams. *Freshw. Biol.* 29: 59–69.
- Suberkropp K. 1991. Relationships between growth and sporulation of aquatic hyphomycetes on decomposing leaf litter. *Mycol. Res.* 95: 843–850.
- Suberkropp K. 1992. Interactions with invertebrates. W: F. Bärlocher (red.). *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes.* Springer Verlag, Berlin: 118–134.
- Suberkropp K. 1998. Effect of dissolved nutrients on two aquatic hyphomycetes growing on leaf litter. *Mycol. Res.* 102: 998–1002.
- Suberkropp K., Arsuffi T.L., Anderson J.P. 1983. Comparison of the degradative ability, enzymatic activity and palatability of aquatic hyphomycetes grown on leaf litter. *Appl. Environ. Microbiol.* 46: 237–44.
- Suberkropp K., Chauvet E. 1995. Regulation of leaf breakdown by fungi in streams: influences of water chemistry. *Ecology* 76: 1433–1445.
- Suberkropp K., Godshalk G.L., Klug M.J. 1976. Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720–727.
- Suberkropp K., Klug M.J. 1980. The maceration of deciduous leaf litter by aquatic hyphomycetes. *Can. J. Bot.* 58: 1025–1031.
- Suberkropp K., Wallace J.B. 1992. Aquatic hyphomycetes in insecticide-treated and untreated streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 11: 165–171.
- Suberkropp K., Weyers H.S. 1996. Application of fungal and bacterial production methodologies to decomposing leaves in streams. *Appl. Environ. Microbiol.* 62: 1610–1615.
- StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com]
- Swan C.M., Palmer M.A. 2004. Leaf diversity alters litter breakdown in a piedmont stream. *J. North. Am. Benthol. Soc.* 23: 15–28.
- Szczepański A. 1965. Deciduous leaves as a source of organic matter in lakes. *Bull. Acad. Pol. Sci., Sér. Sci., Biol.* 13: 215–217.
- Tabacchi E., Correll D.L., Hauer R., Pinay G., Planty-Tabacchi A.M., Wissmar R.C. 1998. Development, maintenance and role of riparian vegetation in the river landscape. *Freshw. Biol.* 40: 497–516.
- Tachet H., Bournand M., Richoux P., Usseglio-Polatera P. 2000. *Invertebrates d'eau douce: systematique, biologie, ecologie.* CNRS Publishers, Paris.
- Tachet H., Bournand M., Richoux P.H. 1987. *Introduction à l'étude des macroinvertebras des eaux douces.* Universit Claude Bernard et Association Française de Limnologie, Lyon, France.
- Tank J.L., Webster J.R. 1998. Interaction of substrate and nutrient availability on wood biofilm processes in streams. *Ecology* 79: 2168–2179.

- Tank J.L., Winterbourn M.J. 1996. Microbial activity and invertebrate colonisation of wood in a New Zealand forest stream. *N. Z. J. Mar. Freshw. Res.* 30: 271–280.
- Tank J.L., Rosi-Marshall E.J., Griffiths N.A., Entekin S.A., Stephen M.L. 2010. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 29: 118–146.
- Taylor B.R., Mallaley C., Cairns J.F. 2007. Limited evidence that mixing leaf litter accelerates decomposition or increases diversity of decomposers in streams of eastern Canada. *Hydrobiologia* 592: 405–422.
- Thomas K., Chilvers G.A., Norris R.H. 1990. A dynamic model of fungal spora in a freshwater stream. *Mycol. Res.* 95: 184–188.
- Thompson P.L., Bärlocher F. 1989. Effect of pH on leaf breakdown in streams and in the laboratory. *J. North Am. Benthol. Soc.* 8: 203–210.
- Thomsen S.T., Friberg N. 2002. Growth and emergence of the stonefly *Leuctra nigra* in coniferous forest streams with contrasting pH. *Freshw. Biol.* 47: 1159–1172.
- Tibbets T.M., Molles M.C. 2005. C:N:P stoichiometry of dominant riparian trees and arthropods along the Middle Rio Grande. *Freshw. Biol.* 50: 1882–1894.
- Tiegs S.D., Langhans S.D., Tockner K., Gessner M.O. 2007. Cotton strips as a leaf surrogate to measure decomposition in river floodplain habitats. *J. North Am. Benthol. Soc.* 26: 70–77.
- Townsend C.R., Hildrew A.G. 1988. Pattern and process in low-order acid streams. *Verh. – Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.* 23: 1267–1271.
- Townsend C.R., Uhlmann S.S., Matthaei C.D. 2008. Individual and combined responses of stream ecosystems to multiple stressors. *J. Appl. Ecol.* 45: 1810–1819.
- Traunspurger W. 2000. The biology and ecology of lotic nematodes. *Freshw. Biol.* 44: 29–45.
- Troelstrup N.H. Jr., Hergenrader G.L. 1990. Effect of hydropower peaking flow fluctuations on community structure and feeding guilds of invertebrates colonizing artificial substrates in a large impounded river. *Hydrobiologia* 199: 217–228.
- Tuchman N.C., Wahtera K.A., Wetzel R.G., Russo N.M., Kilbane G.M., Sasso L.M., Teeri J.A. 2003. Nutritional quality of leaf detritus altered by elevated atmospheric CO₂: effects on development of mosquito larvae. *Freshw. Biol.* 48: 1432–1439.
- Tuchman N.C., Wetzel R.G., Rier S.T., Wahtera K.A., Teeri J.A. 2002. Elevated atmospheric CO₂ lowers leaf litter nutritional quality for stream ecosystem food webs. *Glob. Chang. Biol.* 8: 163–170.
- Twardy S., Kopacz M., Kostuch M., Kuźniar A., Smoroń S., Mazurkiewicz-Boroń G., Szarek-Gwiazda E., Jarzabek A., Kowalik A., Książyński K.W., Sarna S., Twaróg B. 2003. Kryteria wyznaczania wód i obszarów wrażliwych na zanieczyszczenie związkami azotu pochodzącymi ze źródeł rolniczych (na terenie RZGW Kraków). Opracowanie monograficzne. RZGW, Kraków.
- Uehlinger U., Naegeli M.W. 1998. Ecosystem metabolism, disturbance, and stability in a prealpine gravel bed river. *J. North Am. Benthol. Soc.* 17: 165–178.
- V6.03 Micro-oxymax, 1996. Columbus software manual, Columbus Instruments Corporation, Columbus, Ohio.
- 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.
- Ventura M., Harper D. 1996. Impacts of acid precipitation mediated by geology and forestry upon upland stream invertebrate communities. *Arch. Hydrobiol.* 138: 161–173.
- Walker E.D., Kaufman M.G., Ayres M.P., Riedel M.H., Merritt R.W. 1997. Effects of variation in quality of leaf detritus on growth of the eastern tree-hole mosquito, *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae). *Can. J. Zool. (Print)* 75: 706–718.

- Wallace I.D., Wallace B., Philipsson G.N. 1990. Key to the case-bearing *Caddis* larvae of Britain and Ireland. Freshwater Biological Association Scientific Publications 61: 1–259.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L., Webster J.R. 1997. Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter input. *Science* 277: 102–104.
- Wallace J.B., Eggert S.L., Meyer J.L., Webster J.B. 1999. Effects of resource limitation on a detrital-based ecosystem. *Ecol. Monogr.* 69: 409–442.
- Wallace J.B., Grubaugh J.W., Whiles M.R. 1996. Biotic indices and stream ecosystem processes: results from an experimental study. *Ecol. Appl.* 6: 140–151.
- Walters K.H., Smock L.A. 1991. Cellulase activity of leaf litter and stream-dwelling, shredder macroinvertebrates. *Hydrobiologia* 220: 29–35.
- Wanninkhof R.P., Mulholland J., Elwood J.W. 1990. Gas exchange rates for a 1st-order stream determined with deliberate and natural tracers. *Water Resour. Res.* 26: 1621–1630.
- Waterman P.G., Mole S. 1994. Analysis of phenolic plant metabolites. Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- Webster J. 1981. Biology and ecology of aquatic hyphomycetes. W: D.T. Wicklow, G.C. Carrol (red.). The fungal community. Marcel Dekker, New York: 681–691.
- Webster J., Davey R.A. 1984. Sigmoid conidial shape in aquatic fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 83: 43–52.
- Webster J.R., Benfield E.F. 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567–594.
- 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. Hydrobiol.* 79: 461–471.
- Weiner J. 2005. Życie i ewolucja biosfery. Podręcznik ekologii ogólnej. PWN, Warszawa.
- Wetzel R.G. 1995. Death, detritus, and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshw. Biol.* 33: 83–89.
- Wetzel R.G. 2001. Limnology: lake and river ecosystems (3rd ed.). Academic Press, San Diego.
- Weyers H.S., Suberkropp K. 1996. Fungal and bacterial production during the breakdown of yellow poplar leaves in 2 streams. *J. North Am. Benthol. Soc.* 15: 408–420.
- WFD Water Framework Directive. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for the Community action in the field of water policy. [http://ec.europa.eu/environment/water/water-framework/index_en.html]
- Whiles M.R., Wallace J.B. 1997. Leaf litter decomposition and macroinvertebrate communities in headwater streams draining pine and hardwood catchments. *Hydrobiologia* 353: 107–119.
- Winter F.C., Estes J.A. 1992. Experimental evidence for the effects of polyphenolic compounds from *Dictyonereum californicum* Ruprecht (*Phaeophyta, Laminariales*) on feeding rate and growth in the red abalone *Haliotis rufescens* Swainson. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155: 263–277.
- Wissmar R.C., Beschta R.L. 1998. Restoration and management of riparian ecosystems: a catchment perspective. *Freshw. Biol.* 40: 571–585.
- Woodcock T.S., Huryn A.D. 2004. Leaf litter processing and invertebrate assemblages along a pollution gradient in a Maine (USA) headwater stream. *Environ. Pollut.* 134: 363–375.
- Wood-Eggenschwiler S., Bärlocher F. 1983. Aquatic *Hyphomycetes* in sixteen streams in France, Germany and Switzerland *Trans. Br. Mycol. Soc.* 81: 371–379.
- Woodward G. 2009. Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: assembling the jigsaw puzzle. *Freshw. Biol.* 54: 2171–2187.
- Woodward G., Speirs D.C., Hildrew A.G. 2005a. Quantification and resolution of a complex, size structured food web. *Adv. Ecol. Res.* 36: 85–135.

- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J.M., Olesen J.M., Valido A., Warren P.H. 2005b. Body-size in ecological networks. *Trends Ecol. Evol.* 20: 402–409.
- Young R.G., Collier K.J. 2009. Contrasting responses to catchment modification among a range of functional and structural indicators of river ecosystem health. *Freshw. Biol.* 54: 2155–2170.
- Young R.G., Huryn A.D. 1999. Effects of land use on stream metabolism and organic matter turnover. *Ecol. Appl.* 9: 1359–1376.
- Young R.G., Huryn A. D. 1996. Interannual variation in discharge controls ecosystem metabolism along a grassland river continuum. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2199–2211.
- Young R.G., Matthaei C.D., Townsend C.R. 2008. Organic matter breakdown and ecosystem metabolism: functional indicators for assessing river ecosystem health. *J. North Am. Benthol. Soc.* 27: 605–625.
- Zalewski M., Bis B., Lapinska M., Frankiewicz P., Puchalski W. 1998. The importance of the riparian ecotone and river hydraulics for sustainable basin-scale restoration scenarios. *Aquat. Conserv.* 8: 287–307.
- Zar J.H. 1996. *Biostatistical analysis* (4th ed.). Prentice–Hall, New Jersey.

Dodatek. 1. Zestawienie wartości czynnikowych dla czynnika 1 i 2 analizy PFA zmiennych funkcjonalnych dekompozycji i zmiennych środowiskowych dla liści olszy (O) i dębu (D) w workach GS i DS w dwóch rodzajach eksperymentów – EE i EMR. Wartości bezwzględne <0,5 pominięto. Dane są uzupełnieniem do analiz PFA na rycinach 19, 20, 21, 22. Lista skrótów zmiennych na stronie 12

Appendix. 1. PFA results showing factor 1 – and factor 2 – values for functional variables related to leaf breakdown and environmental variables for alder (O) and oak (D) leaves in coarse (GS) and fine mesh bags (DS) in two experiments: EE and EMR. Absolute values below 0,5 are not shown. The data support PFA analyses on Figs. 19, 20, 21, 22. Abbreviation of variables listed on page 12

EE	O-GS		O-DS		D-GS		D-DS	
Zmienna Variable	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>k</i>	-0,517564		-0,334042			0,068209	0,651781	
<i>SHD</i>		-0,677678			0,496833	0,631658		
<i>pH</i>		-0,843921		0,941474		0,881329		0,945641
<i>CON</i>	0,646653	-0,532691	0,731794	0,502252	-0,584293	0,634763	-0,707754	0,532217
<i>DIP</i>	0,903685		0,924276		-0,956323		-0,901773	
<i>DIN</i>	0,927434		0,934555		-0,947874		-0,936313	
<i>SO</i>	0,551725		0,536522		-0,632268		-0,514737	
<i>AR</i>	0,691599		0,682341		-0,717637		-0,741533	
<i>CHW</i>	0,541093		0,640863		-0,602509		-0,689055	
<i>DPT</i>		-0,552934		0,551751		0,628770		0,526367
<i>SLP</i>								
<i>SHE</i>	-0,874376		-0,916608		0,901279		0,909191	
<i>RZW</i>	-0,655841		-0,669192		0,703216		0,658371	
<i>ALT</i>								
<i>VSH</i>								
<i>LWD</i>								
EMR	O-GS		O-DS		D-GS		D-DS	
Zmienna Variable	1	2	1	2	1	2	1	2
<i>k</i>	0,491770	-0,718310		0,757167		0,579704	-0,646052	-0,666153
<i>SHD</i>		0,717804			0,503609			
<i>pH</i>	0,777427		0,637454	0,631702	0,644205			-0,822239
<i>CON</i>	0,877966		0,815452		0,879629		0,718304	
<i>DIP</i>	-0,553509		-0,647108	0,564190	-0,627341	0,522501	-0,799349	
<i>DIN</i>	0,737672		0,785142		0,708616		0,830005	
<i>SO</i>								
<i>AR</i>								
<i>CHW</i>								
<i>DPT</i>								
<i>SLP</i>		0,518047				-0,750552		0,539660
<i>SHE</i>	0,665830		0,578528		0,527643		0,610791	

<i>RZW</i>		0,584277		-0,606626			
<i>ALT</i>	-0,673832		-0,682011		-0,612494		-0,757026
<i>VSH</i>	-0,514927						
<i>LWD</i>	-0,627525		-0,559918		-0,619245		-0,533083
<i>SPC</i>	-0,705841		-0,643403		-0,605403		-0,605985
<i>CIF</i>	-0,637596		-0,553748		-0,506311		

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

- 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). 2004. 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.
- Galas J. 2007. 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). *Studia Naturae* 53.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część I (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part I). 2007. Opr. zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Natuare* 54, cz. I.
- Zakres, tempo i mechanizmy zmian w przyrodzie terenów chronionych w Polsce. Część II (Changes in protected natural areas of Poland; range, rate and mechanisms. Part II). 2008. Opr. zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Natuare* 54, cz. II.
- Wilk-Woźniak E. 2009. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach glonów planktonowych oraz ich strategie życiowe w warunkach ekosystemów wodnych sztucznie zmienionych (Changes in phytoplankton communities and the life strategies of planktonic algae in artificially changed aquatic ecosystems) *Studia Naturae* 55.
- Zajac T. 2010. Mechanizmy osiedlania się samców rokitniczki *Acrocephalus schoenobaenus* (Mechanisms of settlement in males of sedge warbler *Acrocephalus schoenobaenus*). *Studia Naturae* 56.

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 – nieciągłe wydawnictwo naukowe (non-periodical scientific publication)

Wszystkie pozycje wydawnicze można nabyć w Instytucie Ochrony Przyrody PAN,
al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 37-03-512
Można je również otrzymać za zaliczeniem pocztowym.

