

STUDIA NATURAE 55



**ZMIANY POPULACYJNE
W ZBIOROWISKACH GŁONÓW 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**

ELŻBIETA WILK-WOŹNIAK

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
Polska Akademia Nauk

STUDIA NATURAE 55

**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**

ELŻBIETA WILK-WOŹNIAK



Kraków 2009

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. Lubomira Burchardt

Rysunek na okładce: Jan Zieliński

Adres Redakcji: al. Mickiewicza 33, 31-120 Kraków, tel. 012 37 03 549
e-mail: skoczylas@iop.krakow.pl

Copyright by Instytut Ochrony Przyrody PAN, Kraków 2009
ISSN 0081-6760

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

nakład 200 egz.

SPIS TREŚCI

1. Wstęp	11
2. Teren badań	17
3. Materiał i metody.....	21
4. ZMIANY WIELOLETNIE (1990–2006) NA PRZYKŁADZIE ZBIORNIKA DOBCZYCKIEGO	23
4.1. Wyniki – fitoplankton	23
4.1.1. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu	23
4.1.2. Zmiany populacyjne glonów reprezentujących różne strategie życiowe	25
4.1.3. Podsumowanie badań wieloletnich w Zbiorniku Dobczyckim dotyczących występowania poszczególnych typów strategii	41
4.2. Wyniki – czynniki abiotyczne	42
4.2.1. Hydrologia rzeki Raby	42
4.2.2. Temperatura wody	45
4.2.3. Przezroczystość wody	47
4.2.4. Koncentracja fosforanów	49
4.2.5. Koncentracja azotu azotanowego	51
4.2.6. Koncentracja azotu amonowego	52
4.3. Analizy ordynacyjne	54
4.4. Podsumowanie	58
4.5. Dyskusja	61
5. STREFOWOŚĆ ZBIORNIKA	67
5.1. Wyniki – fitoplankton w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego	68
5.1.1. Liczebność ogólna fitoplanktonu	68
5.1.2. Strategie glonów.....	69
5.2. Wyniki – czynniki abiotyczne	74
5.2.1. Temperatura wody	74
5.2.2. Przezroczystość wody	74
5.2.3. Koncentracja fosforanów	75
5.2.4. Koncentracja azotu azotanowego	76
5.2.5. Koncentracja azotu amonowego	76
5.3. Analizy ordynacyjne	77
5.4. Podsumowanie	80
5.5. Dyskusja	81
6. PORÓWNANIE ZBIORNIKÓW ZAPOROWYCH (ZBIORNIK DOBCZYCKI, ZBIORNIK CZORSZTYŃSKI, ZBIORNIK ROŻNOWSKI)	85
6.1. Wyniki – fitoplankton	85
6.1.1. Zmiany populacyjne glonów w zbiorowiskach fitoplanktonu badanych zbiorników	85
6.1.2. Strategie glonów i ich dynamika w badanych zbiornikach zaporowych	86
6.2. Wyniki – czynniki abiotyczne	91
6.2.1. Hydrologia rzek zasilających badane zbiorniki	91
6.2.2. Temperatura wody	93
6.2.3. Przezroczystość wody	94
6.2.4. Koncentracja fosforanów	95
6.2.5. Koncentracja azotu azotanowego	96
6.2.6. Koncentracja azotu amonowego	97
6.3. Analizy ordynacyjne	98
6.4. Podsumowanie	100
6.5. Dyskusja	101
7. PRAKTYCZNE MOŻLIWOŚCI WYKORZYSTANIA WYNIKÓW	105
8. WNIOSKI PODSUMOWUJĄCE WYNIKI BADAŃ	110
PODZIĘKOWANIA	114
SUMMARY	115
LITERATURA	125

CONTENTS

1. INTRODUCTION	11
2. STUDY AREA	17
3. MATERIAL AND METHODS	21
4. LONG-TERM INVESTIGATIONS OF PHYTOPLANKTON AND ABIOTIC PARAMETERS, THE DOBCZYCKI DAM RESERVOIR (1990–2006)	23
4.1. Results – phytoplankton	23
4.1.1. <i>Phytoplankton dynamics</i>	23
4.1.2. <i>Types of strategists and their dynamics</i>	25
4.1.3. <i>Summary of long-term investigations of the phytoplankton communities concerning different types of strategists in the Dobczycki dam reservoir</i>	41
4.2. Results – abiotic parameters	42
4.2.1. <i>Hydrology of the Raba River</i>	42
4.2.2. <i>Water temperature</i>	45
4.2.3. <i>Water transparency</i>	47
4.2.4. <i>Phosphates concentrations</i>	49
4.2.5. <i>Nitrate nitrogen concentrations</i>	51
4.2.6. <i>Ammonia nitrogen concentrations</i>	52
4.3. Ordination analyses	54
4.4. Summary	58
4.5. Discussion	61
5. ZONES OF THE DOBCZYCKI DAM RESERVOIR	67
5.1. Results – phytoplankton in the particular zones of the Dobczycki dam reservoir	68
5.1.1. <i>Total density of phytoplankton</i>	68
5.1.2. <i>Types of strategists</i>	69
5.2. Results – abiotic parameters in the particular zones of the Dobczycki dam reservoir	74
5.2.1. <i>Water temperature</i>	74
5.2.2. <i>Water transparency</i>	74
5.2.3. <i>Phosphates concentrations</i>	75
5.2.4. <i>Nitrate nitrogen concentrations</i>	76
5.2.5. <i>Ammonia nitrogen concentrations</i>	76
5.3. Ordination analyses	77
5.4. Summary	80
5.5. Discussion	81
6. COMPARISON OF DEEP SUBMOUNTAIN DAM RESERVOIRS (THE DOBCZYCKI DAM RESERVOIR, THE CZORSZTYŃSKI DAM RESERVOIR, THE ROŻNOWSKI DAM RESERVOIR)	85
6.1. Results – phytoplankton	85
6.1.1. <i>Dynamics of the phytoplankton communities in the studied dam reservoirs</i>	85
6.1.2. <i>Types of strategists and their dynamics in the studied dam reservoirs</i>	86
6.2. Results – abiotic parameters	91
6.2.1. <i>Hydrology of rivers flowing into the studied reservoirs</i>	91
6.2.2. <i>Water temperature</i>	93
6.2.3. <i>Water transparency</i>	94
6.2.4. <i>Phosphates concentrations</i>	95
6.2.5. <i>Nitrate nitrogen concentrations</i>	96
6.2.6. <i>Ammonia nitrogen concentrations</i>	97
6.3. Ordination analyses	98
6.4. Summary	100
6.5. Discussion	101
7. POSSIBILITIES OF PRACTICAL APPLICATION OF THE RESULTS	105
8. CONCLUSIONS	110
ACKNOWLEDGEMENTS	114
ENGLISH SUMMARY	115
REFERENCES	125

I have been a colleague of and mentor for Dr Elzbieta Wilk-Wozniak for many years and we have collaborated on research projects of mutual interest. However, I have had no direct involvement in the field research that Dr Wilk-Wozniak has conducted on reservoirs, which makes up a substantial portion of the research that she has presented for her habilitation. It is this body of work that gives professional credibility to Dr Wilk-Wozniak for her dedication to a long-term research project and her fortitude to go beyond the descriptive by gaining insight into the functioning of these artificially changed aquatic ecosystems or reservoirs. By applying Reynolds' "life strategy types" theory to the phytoplankton community, she has been able to develop a working concept how abiotic and biotic factors affect phytoplankton adaptation to changing environmental conditions in reservoirs. By integrating the data, she was able to successfully test two hypotheses: (i) changes in the phytoplankton assemblages and changes in the density of different types of strategists in the artificially changed aquatic ecosystems mostly depend on the changes of abiotic parameters, and (ii) assessment of dynamics of different phytoplankton's strategists might be used as a basis for preparing biological indicators for the artificially changed aquatic ecosystems (dam reservoirs). Furthermore, a clear picture has emerged from the data analysis of the different life strategies compared to: different zones of a reservoir, between different reservoirs and the different seasons. Using short- and long-term data sets, Dr Wilk-Wozniak was able to develop an "ecological key" for preliminary environmental assessment of deep submontane reservoirs on the basis of dominance or the presence of numerous different types of strategists. And she proposed a description of "rank of disturbances" for reservoirs as a basis for the assessment of biological indicators (phytoplankton). It is my opinion that Dr Wilk-Wozniak's long-term research on reservoirs has gone through five phases: descriptive, hypothesis testing, concept development, functional and applied. This is evidence of a well thought out research programme and it fosters a bright future for more research conducted by students and collaborators. It is my professional opinion that Dr Wilk-Wozniak is a recognised expert on the aquatic ecology of reservoirs.

*Prof. Elliot Shubert, The Natural History Museum, London, UK
25 February 2009*

Abstrakt: Przeprowadzono badania dotyczące zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu w zależności od czynników abiotycznych w warunkach ekosystemów wodnych sztucznie zmienionych (zbiorniki zaporowe). Za podstawę badań przyjęto hipotezę CRS, w odniesieniu do glonów planktonowych. Wieloletnie badania (17 lat), przeprowadzono w głębokim podgórskim zbiorniku zaporowym (Zbiornik Dobczycki, Polska południowa). Przeprowadzono także badania krótkoterminowe (sezon wegetacyjny kwiecień–październik) w poszczególnych strefach tego zbiornika (strefa rzeczna, strefa przejściowa i strefa jeziorna) oraz badania porównawcze trzech głębokich, podgórskich zbiorników zaporowych w Polsce płd. (Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorsztyński, Zbiornik Rożnowski). Do analiz czynników abiotycznych wybrano: przepływ rzek zasilających badane zbiorniki, temperaturę wody w epilimnionie, przezroczystość, koncentrację fosforanów, azotu azotanowego i amonowego w epilimnionie. Przeanalizowano zmiany w aspekcie poszczególnych miesięcy, sezonów (wiosna, lato, jesień) i lat.

W badaniach wieloletnich czynnikami, które wykazały statystycznie istotne różnice pomiędzy latami były: przepływy rzeki Raby, średnia koncentracja fosforanów, azotu azotanowego i amonowego w epilimnionie. Stwierdzono statystycznie istotne różnice ogólnej liczebności fitoplanktonu pomiędzy latami różniącymi się wielkością koncentracji czynników chemicznych (fosforany i azot amonowy). W Zbiorniku Dobczyckim stwierdzono występowanie taksonów zaliczonych do następujących typów strategii: *C*, *S*, *R*, *CR*, *CS* i *CSR*. Nie stwierdzono obecności strategów typu *RS*. Stwierdzono statystycznie istotne różnice liczebności strategów *R* pomiędzy latami różniącymi się wysokością przepływów rzeki i liczebności strategów *CR* pomiędzy latami różniącymi się koncentracją fosforanów, azotu azotanowego i amonowego w epilimnionie. Istotne różnice pomiędzy sezonami (wiosna, lato, jesień) stwierdzono dla średniej temperatury wody w epilimnionie, przezroczystości, średniej liczebności strategów: *S*, *CS*, *CR* i *CSR*. Opisano zmiany w zbiorowiskach fitoplanktonu na podstawie poszczególnych typów strategii w zależności od czynników abiotycznych w sezonach (wiosna, lato, jesień). Wiosna była okresem długotrwałych, a lato największych zaburzeń. Ponadto w lecie stwierdzono czasowe wystąpienie warunków stresowych (brak dostępnego pokarmu). Generalnie w fitoplanktonie zbiornika dominowali stratedzy *CR*, *R* i *CSR* wskazując, że zbiornik zaporowy jest środowiskiem zaburzonym.

Analiza poszczególnych stref zbiornika wykazała, że strefa rzeczna była strefą najbardziej różniącą się od pozostałych stref. Strefy przejściowa i jeziorna wykazały więcej cech wspólnych między sobą. Jedynie wiosną (kwiecień) wszystkie trzy strefy wykazały podobieństwo czynników abiotycznych oraz biotycznych (fitoplankton). W strefie rzecznej stwierdzono małą stabilność fitoplanktonu i dominację strategów *CSR*. W strefie przejściowej stwierdzono największą stabilność zbiorowisk fitoplanktonu. Dominantami byli stratedzy typu *CSR*, *R* i *CR*, a ponadto stwierdzono tutaj maksimum rozwoju strategów *C*. W strefie jeziornej stwierdzono najliczniejszą obecność strategów *S* i *CS*, chociaż ogólnie dominowali stratedzy *CR*. W strefie jeziornej stwierdzono najdłużej trwające okresy stabilności, często związane z wystąpieniem warunków stresowych. Statystycznie istotne różnice pomiędzy strefami stwierdzono w przypadku przezroczystości wody i koncentracji azotu amonowego w epilimnionie.

Badania porównawcze trzech zbiorników zaporowych wykazały, że model zachowań fitoplanktonu był pod wieloma cechami podobny w każdym z badanych zbiorników. Jednakże badania te wykazały także cechy indywidualne każdego zbiornika. W żadnym z badanych zbiorników nie stwierdzono obecności strategów typu *RS*. Generalnie wśród fitoplanktonu dominowali stratedzy typu: *CR*, *R* i *CSR* charakterystyczni dla ekosystemów niestabilnych (zaburzonych). W Zbiorniku Dobczyckim w porównaniu ze zbiornikami Czorsztyńskim i Rożnowskim stwierdzono największy udział w liczebności fitoplanktonu strategów typu: *C*, *S* i *CS*, wskazując, że zbiornik ten był zbiornikiem najslabiej zaburzonym, spośród badanych zbiorników. Najsilniejsze zaburzenia stwierdzono w Zbiorniku Rożnowskim. Analizy ordynacyjne wyraźnie wskazały na odmienność tego zbiornika w porównaniu do dwóch pozostałych. Wiosna (kwiecień) była okresem, kiedy

wszystkie zbiorniki wykazały podobieństwo analizowanych czynników fizyczno-chemicznych, niezależnie od typu zbiornika. W ciągu całego sezonu wegetacyjnego czynnikami, które wykazały różnice statystyczne istotne pomiędzy badanymi zbiornikami były: wielkość przepływów rzek, przezroczystość i średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie.

Na podstawie uzyskanych wyników analiz opisano model zmian sezonowych zbiorowisk fitoplanktonu (obejmujący różne typy strategii) w zależności od zmian wybranych czynników abiotycznych oraz opracowano propozycję klucza „ekologicznego” służącego do wstępnej oceny stanu środowiska wodnego. Stwierdzono, że podstawą opracowania wskaźników biologicznych powinna być „skala zaburzeń” zbiornika wodnego. Dalsze badania dotyczące fitoplanktonu powinny się skoncentrować na lepszym poznaniu roli i funkcji gatunków miksotroficznych. Zasadnym byłoby wydzielenie osobnej formacji – „*miksoplanktonu*” (planktonu miksotroficznego) od fitoplanktonu właściwego.

Słowa kluczowe: fitoplankton, miksoplankton, teoria CRS, strategie życiowe, czynniki abiotyczne, zbiorniki zaporowe, ekosystemy wodne sztucznie stworzone, Ramowa Dyrektywa Wodna, skala zaburzeń

Abstract: I conducted investigations on the changes in phytoplankton assemblages in relationship to abiotic parameters in the artificially changed aquatic ecosystems (dam reservoirs). The data collected from these investigations were used as a case study to test the CRS hypothesis – types of life strategies among algae. Long-term (17 years) investigations were conducted on the deep, submontane dam reservoir (Dobczycki dam reservoir, southern Poland). Short-term studies (April-October) were conducted in three different zones of the dam reservoir (riverine zone, transitory zone and lacustrine zone) and a comparison was made between three deep submontane dam reservoirs also located in southern Poland (Dobczycki dam reservoir, Czorsztyński dam reservoir and Rożnowski dam reservoir). Numerous abiotic parameters were measured, including inflows of the rivers into the dam reservoirs, water temperature in the epilimnion, transparency, concentration of phosphates, and nitrate nitrogen and ammonia nitrogen in the epilimnion. I analysed changes of the phytoplankton and abiotic parameters during the collection months, seasons (spring, summer and autumn) and years. In the long-term investigations, it was demonstrated that statistically significant differences occurred between the years for: flows of the Raba river, concentration of phosphates, and nitrate nitrogen and ammonia nitrogen in the epilimnion. There were statistically significant differences for total density of phytoplankton between the years, which differed from each other for the concentration of chemical parameters (phosphates and ammonia nitrogen).

During the 17 years of investigation, I observed the following types of strategists in the Dobczycki dam reservoir: *C* (competitors), *S* (stress tolerant), *R* (ruderal), and transitive types: *CR*, *CS* and *CSR*. I did not observe *RS* strategists. There was statistically significant differences for the density of *R* strategists between years, which differ in flows of the river. For the density of *CR* strategists, there were statistically significant differences between the years, which differ concentrations of phosphates and ammonia nitrogen in the epilimnion. Moreover, statistically significant differences were documented between seasons (spring, summer and autumn) for following parameters: water temperature in the epilimnion, transparency, and densities of strategists *S*, *CS*, *CR* and *CSR*. Based on the CRS hypothesis (different types of strategists), changes in the assemblages of phytoplankton in relationship to abiotic factors were described. Spring was the period with long lasting disturbances, whereas the disturbances during the summer were the most active. Also, during the summer I observed temporal periods of stress conditions (nutrient depletion). In general, the phytoplankton were dominated by the following types: *CR*, *R* and *CSR*, which indicated that the dam reservoir was a disturbed ecosystem.

Analysis of different zones of the reservoir showed the most different zone is riverine zone of the three zones. The transitory and lacustrine zones showed more similarities to each other. Only during the spring (April) were all three zones similar with respect to abiotic and biotic (phytoplankton) parameters. The riverine zone was characterised by the lowest stability of phytoplankton. The dominants were *CSR* strategists. The most stable phytoplankton was in the transitory zone and were dominated by strategists: *CSR*, *R* and *CR*. Additionally, it was the zone where a maximum of *C* strategists was observed. The most numerous *S* and *CS* strategists were observed in the lacustrine zone, but in general it was dominated by *CR* strategists. In the lacustrine zone the longest periods of stability were very often connected with stress conditions. Statistically significant differences between three zones were documented for transparency and ammonia nitrogen concentration.

Comparison of the three dam reservoirs showed, that the model of phytoplankton changes in all of them were similar. However, every reservoir had its individual characteristics. *RS* strategists were not observed in any of the investigated reservoirs. In general, the phytoplankton were dominated by the following types of strategists: *CR*, *R* and *CSR*, which characterised disturbed ecosystems. In the Dobczycki dam reservoir, comparing to Czorsztyński and Rożnowski dam reservoirs, I observed the most numerous *C*, *S* and *CS* strategists. These types of strategists

indicated that Dobczycki dam reservoir was the most stable ecosystem among the three reservoirs studied. The most disturbed reservoir was Rożnowski dam reservoir. It was the aquatic ecosystem with the biggest differences among all three reservoirs as shown by ordination analyses. Again, only spring (April) was the period when all three reservoirs showed the biggest similarity in abiotic parameters. General statistically significant differences between dam reservoirs were: flows of rivers, transparency, and phosphate concentrations in the epilimnion.

Based on the data analyses and the described model of phytoplankton changes (including different types of strategists) in relationship to measured abiotic parameters, I worked out a proposal for an 'ecological key', which could be used for a preliminary assessment of the aquatic ecosystems. The basis for the use of bioindicators could be the 'scale of disturbances' of artificially changed aquatic ecosystems.

Future investigations should concentrate on broadening our knowledge about the roles and functions of mixotrophs. It would be advantageous to separate mixoplankton (mixotrophic plankton) from obligatory phytoplankton.

Key words: phytoplankton, mixoplankton, CRS theory, life strategy, abiotic parameters, dam reservoirs, artificially changed aquatic ecosystems, the Water Framework Directive, scale of disturbances

1. WSTĘP

Zbiorniki zaporowe powstają przez przegrodzenie tamą doliny rzeki. Powstałe wskutek tego przekształcenia rzek są tak duże, że niemożliwe jest przywrócenie ich do stanu naturalnego. Z tego powodu ekosystemy zbiorników zaporowych określane są jako „ekosystemy wód sztucznie zmienionych”.

Zbiorniki zaporowe są niezwykle ważne ze względu na gromadzoną w nich wodę, a Polska należy do krajów, gdzie deficyt wody może stać się uciążliwy. W zależności od typu doliny rzecznej, na której zlokalizowane są zbiorniki, wyróżnia się dwa typy zbiorników: nizinne i podgórskie/górskie. Podgórskie/górskie, głębokie zbiorniki są pozbawione strefy litoralu lub rozwija się ona w niewielkim stopniu, dlatego fitoplankton jest w tych przypadkach jedyną formacją organizmów autotroficznych, najszybciej reagujących na zmiany środowiska. Glony „posiadają” różne mechanizmy umożliwiające im przystosowanie się do zmian środowiskowych (Raven i in. 2005). Różne rodzaje oddziaływań (czynniki, zarówno abiotyczne, jak i biotyczne), powodują, że wśród glonów powstały alternatywne sposoby reagowania oraz przystosowania się do danych warunków środowiskowych, co pozwala wyróżnić ich odmienne strategie życiowe.

Mianem strategii życiowej określa się genetycznie uwarunkowane cechy osobników (zbiór adaptacji), zapewniające gatunkom utrzymanie się w konkretnym środowisku. Do tych cech zalicza się: a) wielkość, b) typ wzrostu, c) tempo rozwoju ontogenetycznego, d) płodność, e) zróżnicowanie podstawowych procesów życiowych, takich jak: trwanie, wzrost, rozwój i reprodukcja, f) długowieczność (Falińska 2004). Strategia to zespół cech i zdolności, które w określonych warunkach są selekcjonowane przez dobór naturalny. Należy mówić więc o cechach, kombinacjach cech lub organizmach selekcjonowanych według danego wzorca (Lampert i Sommer 1996).

W wielu publikacjach (np. Sommer 1981, Oleksowicz 1988, Wilk-Woźniak i in. 2001) strategie życiowe glonów opisywane były jako strategia „r” lub „K”, stosując podział strategii zwierzęcych. Jednak Reynolds (1988, 1996, 1997) opierając się na specyficznych przystosowaniach, wymaganiach, a także morfologii poszczególnych gatunków/rodzajów glonów określił grupy strategów, do których przyporządkowane są gatunki mające mniej lub bardziej podobne wymagania ekologiczne (Salmaso i Padisak 2007), rozszerzając możliwe typy zachowań.

Strategie rozwojowe glonów planktonowych

Każdy organizm żyjący na ziemi posiada pewne adaptacje (przystosowania), które stanowią podstawę rozwoju i przetrwania. Sposoby na przeżycie są różne i zależne od środowiska, w którym dany organizm występuje. Użycie słowa „strategia” w kontekście ewolucji historii życia jest krytykowane w etymologicznym sensie, ponieważ sugeruje, że rozróżnienie ich jest planowane lub przewidywane (Chapleau i in. 1988, Reynolds 2006). W rzeczywistości istnieją różne wzory zachowań i reprodukcji genomów, według których organizmy funkcjonują. Wzory zachowań różnicują historie życiowe, np. zezwalają na oportunistyczne wykorzystanie źródeł pokarmu i energii fotonów (np. *Chlorella*), lub inaczej, mogą zapewnić bardzo dobre przystosowanie organizmu do niskiej koncentracji związków pokarmowych lub do niskiej ilości dostarczanej energii (np. *Planktothrix*). Zanim ostatecznie wprowadzono do klasyfikacji określenia zaczerpnięte ze strategii roślin wyższych (strategia CRS), glony zostały sklasyfikowane w oparciu o 3 typy zachowań, ale na bazie strategii „r” i „K”, włączając dodatkową strategię „w” (Reynolds i Rogers 1983).

- Pierwszy rodzaj strategii („r”) to typ „*Chlorella*” oparty na strategii wykorzystania źródeł (pokarmu, światła) lub inwazyjności – organizmy, które spotykają sprzyjające warunki, takie jak dostępność źródeł pokarmu oraz zmienną energię, przetwarzają związki pokarmowe, biosyntetyzują i replikują genom (reprodukcja). W konsekwencji następuje wzrost tych organizmów. Mają

one szybkie tempo wzrostu – „r”. Ich podstawową cechą jest zdolność pobierania i przerabiania związków pokarmowych szybciej niż inne gatunki, i w tym sensie są „dobrymi konkurentami” (określenie stosowane przez większość ekologów roślinnych). Ekolodzy planktonu zachowali to określenie dla „zwycięzców” we współzawodnictwie, stosując je do tych gatunków, które specjalizują się w wydajnym zbieraniu, przechowywaniu i gromadzeniu limitowanego pokarmu („K”) w tak dużą biomasę, jaką tylko będą mogły wyprodukować.

- Drugim typem strategii przystosowawczej („K”) są organizmy mające różne powiązania ze źródłami związków pokarmowych i/lub specjalne mechanizmy dla pozyskania limitowanych źródeł pokarmu. Często dodatkową cechą tych organizmów jest zdolność migracji, którą wykorzystują, aby zdobyć związki pokarmowe występujące w małej ilości. Gatunki te mają stosunkowo duże wymiary, powolne tempo wzrostu i ograniczoną efektywność absorpcji światła. Dobrym przykładem tego typu strategii jest sinica *Microcystis aeruginosa*, określana jako „zwycięzca”, „dobry konkurent” w sensie rozumianym przez większość ekologów planktonu (Kilham i Kilham 1980).

- Trzeci typ strategii („w”) reprezentują organizmy posiadające zdolność do wylapywania i przetwarzania energii w warunkach słabego promieniowania oraz radzące sobie dobrze także w okresach, gdy obecne jest wysokie promieniowanie, ale istnieją małe możliwości pobierania światła (np. słaba przenikalność światła spowodowana turbulencją wody). Ten typ jest związany z organizmami o małych rozmiarach lub organizmami, które ograniczają duże rozmiary do jednej lub dwóch płaszczyzn, dzięki czemu mają możliwość efektywnego wylapywania światła.

Z opisów powyższych typów strategii wynikają wyraźne podobieństwa i oczywista analogia z trzema pierwotnymi strategiami stwierdzonymi u roślin lądowych (Grime 1977, 1979, 2001). Według Grime’a, o strategii życia roślin decydują trzy typy nacisku selekcyjnego: konkurencja (C), stres (S) i zaburzenia (R). Konkurencja jest rozumiana jako tendencja sąsiadujących roślin do używania tego samego kwantu światła, jonu mineralnego nutrientu, cząsteczki wody albo objętości przestrzeni. Stres jest definiowany jako zewnętrzne ograniczenie fotosyntezy (nie-dobór światła, wody, związków pokarmowych), które limituje masę roślin. Zaburzenia są to czynniki ograniczające biomasę roślin przez częściową lub całkowitą destrukcję środowiska (Grime 1977 za Falińską 2004). Grime (1977) wyróżnił następujące typy strategii:

1. Rośliny specjalizujące się w szybkim wykorzystaniu dostępnego pokarmu (w oryginalnym ujęciu Grime’a (1977, 1979) – „współzawodnicy”, „konkurenci”), określane jako „C-stratedzy” od angielskiego słowa „Competitors”;

2. Rośliny tolerujące stres związany z brakiem dostępności pokarmu, określane jako „S-stratedzy” od angielskiego słowa „Stress tolerators”;

3. Rośliny tolerujące zaburzenia występujące w środowiskach „przejściowych”, mające możliwość wstrzymania procesu przetwarzania pokarmu w biomasę, określane jako „R-stratedzy” od angielskiego słowa „Ruderals”.

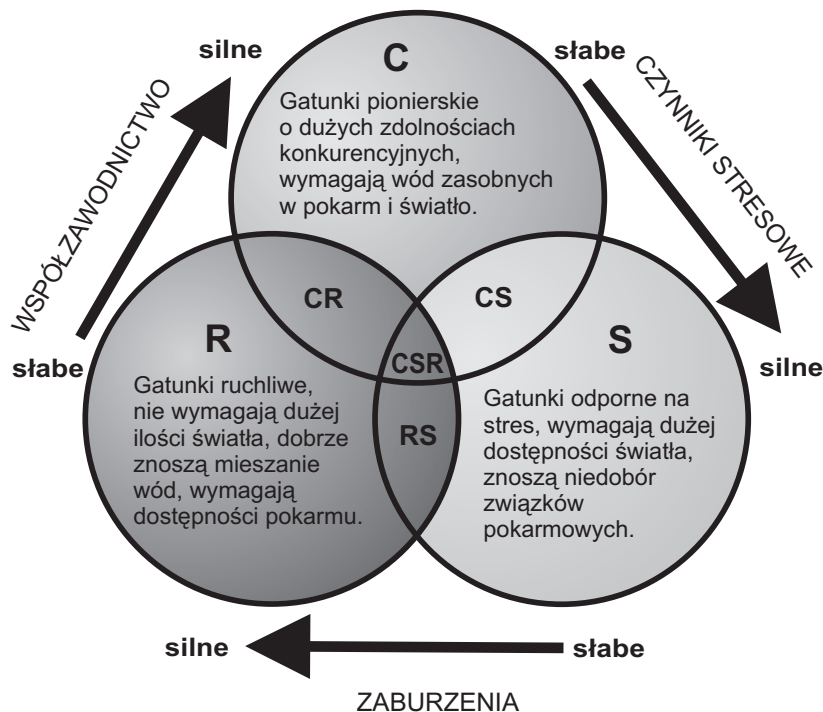
Trzy pierwotne strategie Grime’a według modelu CRS tworzą wierzchołki trójkąta, które reprezentują poszczególne typy strategii. Reynolds (1988, 1995) stwierdził tylko niewielkie różnice porównując grupy „r”, „K” i „w”, przystosowując je odpowiednio do typów C, S lub R, na podstawie cech morfologicznych, tempa wzrostu i cech historii życia poszczególnych gatunków/rodzajów glonów. Gatunki zostały rozmieszczone odpowiednio do ich indywidualnych morfologicznych cech, jak w schemacie Grime’a (1979). Model strategii życiowych glonów planktonowych obrazuje rycina 1.

W środowisku spotyka się nie tylko gatunki C, S lub R. Wiele spośród organizmów wykazuje cechy pośrednie łącząc w sobie cechy różnych typów strategii.

Strategie pośrednie roślin lądowych zostały opisane następująco (Grime 1979):

CR – rośliny przystosowane do okoliczności, w których jest mały wpływ stresu, a konkurencja ograniczona przez zaburzenia;

SR – rośliny przystosowane do lekko zaburzonych, ekstremalnych środowisk;



Ryc. 1. Schemat strategii życiowych glonów planktonowych

Fig. 1. The model of phytoplankton life strategies

CS – rośliny przystosowane do względnie niezaburzonych warunków i stresu o umiarkowanej intensywności;

CSR – rośliny przystosowane do środowisk, w których poziom konkurencji jest ograniczony przez umiarkowaną intensywność zarówno stresu, jak i zaburzeń.

Opierając się na pracach: Reynolds (1988, 2006), Kawecka i Eloranta (1994), Elliott i in. (1999), Bucka i Wilk-Woźniak (2007a), do opisu zachowań glonów przyjęto w niniejszym opracowaniu podział na 3 główne i 4 pośrednie typy strategii, ukształtowane pod wpływem konkurencji, stresu oraz zaburzeń środowiska.

Strategie główne:

- gatunki typu C; występują w środowisku wysyconym światłem oraz składnikami odżywczymi. Ich komórki są małe i odznaczają się większym stosunkiem powierzchni do objętości, np. gatunki z rodzajów: *Chlorella*, *Rhodomonas* oraz małe okrzemki centryczne (np. *Stephanodiscus hantzschii*);

- gatunki typu S; występują w środowisku o silnym niedoborze składników pokarmowych, ale o ilości światła wystarczającej do przeprowadzania procesów życiowych. Ich komórki lub kolonie są dużo większe w porównaniu z rozmiarami komórek gatunków typu C. Wiele spośród gatunków typu S posiada zdolność ruchu, dzięki czemu trudniej opadają i trudniej są zjadane przez zooplankton. Do gatunków typu S zalicza się gatunki z rodzajów: *Microcystis*, *Oocystis*, *Gomphosphaeria*, *Woronichinia*, *Ceratium hirundinella*;

- gatunki typu R; występują w środowisku, gdzie stwierdza się obfitość składników pokarmowych, ale przy ograniczonym dostępie światła, tolerujące zaburzenia. Gatunki te są niewrażliwe na mieszanie wody, dzięki zdolności wyłapywania światła (niektóre posiadają adaptacje chromatyczne). Ich komórki są średniej wielkości. Do gatunków typu R zalicza się gatunki z rodzajów: *Asterionella*, *Fragilaria*, *Melosira*.

Strategie pośrednie:

- *CS* to: *Dinobryon*, *Dictyosphaerium*, *Coenochloris*, *Pseudosphaerocystis*, *Eudorina*, *Aphanocapsa* i *Aphanothece* oraz dyskusyjny *Volvox* (Reynolds i Rodgers 1983). Grupę tę cechuje zmniejszający się stosunek powierzchni do objętości, maksymalne tempo wzrostu, tolerancja niskiej temperatury oraz wzrastająca zdolność do gromadzenia i wykorzystania związków pokarmowych;

- *CR* to w przeważającej części duże okrzemki centryczne (np. *Stephanodiscus neoastrea*) z większą lub mniejszą tolerancją mętności wody oraz gatunki rodzajów *Scenedesmus* (także *Desmodesmus*) i *Pediastrum* obecne w wodach wzbogaconych w związki pokarmowe;

- *RS* – strategia reprezentowana jest przez gatunki wolno rosnące, długo żyjące, w dużym stopniu przystosowane do bardzo niskiej dostępności światła. Należą tu gatunki takie jak: *Planktothrix rubescens* i *Lyngbya limnetica*;

- *CSR* to niektóre gatunki rodzaju *Cryptomonas* wykazujące mieszaninę cech charakterystycznych dla trzech głównych strategii. Mają komórki średniej wielkości, pośredni stosunek powierzchni do objętości oraz średnie tempo reprodukcji.

Na podstawie powyższych opisów oraz klasyfikacji poszczególnych gatunków/rodzajów glonów planktonowych, zamieszczonych w powyżej podanych publikacjach, przetestowano następującą hipotezę:

1. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu¹ i zmiany liczebności poszczególnych typów strategii glonów w ekosystemach wód sztucznie zmienionych zależą od zmian warunków środowiska abiotycznego.

Podstawą weryfikacji tej hipotezy była analiza następujących zagadnień:

a) Ocena wieloletnich (17 lat) zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu ze szczególnym uwzględnieniem okresów wysokich i niskich przepływów rzeki zasilającej zbiornik wodny na tle zmian czynników abiotycznych (Rozdz. 4);

b) Opisanie występowania różnych typów strategii glonów (teoria CRS) w zbiorowiskach fitoplanktonu głębokich zbiorników zaporowych oraz ocena zmian ich obecności i liczebności na tle zmian czynników abiotycznych (Rozdz. 4);

c) Ocena zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu oraz ocena obecności i zmian liczebności poszczególnych typów strategii, warunkowanych czynnikami abiotycznymi, w zależności od strefy zbiornika (strefa rzeczna – SR, strefa przejściowa – SP, strefa jeziorna – SJ) (Rozdz. 5);

d) Analiza podobieństw i różnic pomiędzy wybranymi zbiornikami (Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorsztyński, Zbiornik Rożnowski) w oparciu o zmiany liczebności zbiorowisk fitoplanktonu i poszczególnych typów strategii, na tle czynników abiotycznych (Rozdz. 6).

W niniejszym opracowaniu zwrócono szczególną uwagę na zmiany populacyjne fitoplanktonu w różnych okresach funkcjonowania zbiorników, takich jak powódzie i okresy niskich przepływów rzeki zasilającej zbiornik zaporowy, na tle lat przeciętnych. Jest to pierwsze opracowanie zawierające opis i analizę zmian oraz zachowań fitoplanktonu w ujęciu strategii CRS w ekosystemach wód sztucznie zmienionych. Opisane zmiany w obrębie poszczególnych typów strategii glonów opierają się na długoletnich, ciągłych badaniach monitoringowych głębokiego zbiornika zaporowego (Zbiornik Dobczycki) i zawierają następujące dane: liczebność ogólna fitoplanktonu, liczebność poszczególnych typów strategii, czynniki abiotyczne fizyczne (przepływ rzeki,

¹ W opracowaniu przyjęto definicję fitoplanktonu za Reynoldsem (2006): „Fitoplankton to zbiór organizmów fotosyntetyzujących przystosowanych do życia w toni wodnej okresowo lub na stałe”. W niniejszym opracowaniu określenie „glony planktonowe” jest utożsamiane z określeniem „fitoplankton” i w pojęciu tym mieszczą się zarówno organizmy eukariotyczne jak i prokariotyczne (sinice). Określenie to jest stosowane w znaczeniu formacji ekologicznej, a nie grupy taksonomicznej.

temperatura wody, przezroczystość) i chemiczne (stężenie fosforanów, azotu azotanowego, azotu amonowego).

Celem opracowania było opisanie i przeanalizowanie zmian populacyjnych glonów planktonowych zachodzących w epilimnionie ekosystemów wód sztucznie zmienionych. Oparto się na założeniu, że związki pomiędzy fitoplanktonem a czynnikami fizyczno-chemicznymi są najsilniejsze w strefie fotycznej (Leitao i in. 2003). Za podstawę analiz przyjęto założenie, że warstwa czynników abiotycznych, to „warstwa podstawowa”, od której bezpośrednio zależna jest „warstwa pokrywająca” utworzona przez gatunki pospolite. Zmiany relacji pomiędzy „warstwą podstawową” a „warstwą pokrywającą” tworzą warunki dla gatunków specjalnych (Burchardt i Łastowski 1999). Wszystkie gatunki opisane w niniejszym opracowaniu są gatunkami „pospolitymi”.

Nie rozpatrywano wzajemnych relacji pomiędzy fito- i zooplanktonem, bowiem wciąż toczy się dyskusja, czy uznać zooplankton za czynnik zaburzający dla glonów planktonowych (Weithoff i in. 2001).

Skupiono się na ocenie wpływu czynników abiotycznych na zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu oraz na jakościowe i ilościowe zmiany poszczególnych typów strategii. Przyjęto założenie, że w badaniach ekosystemów jeziornych (w tym przypadku zbiorników zaporowych) niezbędne jest stosowanie bioindykatorów wyznaczonych łącznie dla strefy abiotycznej i biotycznej, ponieważ w ten sposób najlepiej i najszybciej określa się badany ekosystem (Burchardt 1994).

2. Ocena obecności i zmian liczebności poszczególnych typów strategii glonów tworzących zbiorowiska fitoplanktonu może stanowić podstawę opracowania wskaźników biologicznych dla ekosystemów wód sztucznie zmienionych (głębokie zbiorniki zaporowe).

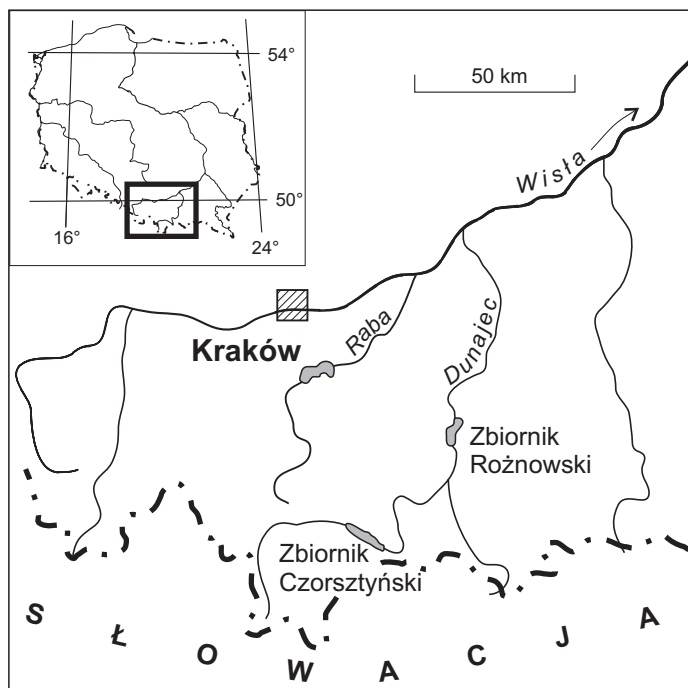
Jeżeli czynniki abiotyczne są odpowiedzialne za zmienność zbiorowisk fitoplanktonu oraz za zmiany w obecności i liczebności poszczególnych typów strategii (hipoteza 1), to wzorzec zachowań fitoplanktonu opisany dla głębokich (podgórskich) zbiorników zaporowych może być użyty do stworzenia wskaźników potencjału ekologicznego² tego typu wód, jako jednego z biologicznych elementów („skład fitoplanktonu i kierunki jego zmian”) monitoringu wymaganego przez Ramową Dyrektywę Wodną (The Water Framework Directive 2000).

Celem drugiej części pracy było opisanie wzorca zachowań glonów planktonowych dla głębokiego zbiornika zaporowego w oparciu o zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu oraz o kierunki zmian poszczególnych typów strategii życiowych glonów tworzących zbiorowiska fitoplanktonu w zależności od zmian czynników abiotycznych (Rozdz. 7).

² Potencjał ekologiczny – odnosi się do silnie zmienionej lub sztucznej części wód, która została tak przekształcona przez człowieka, że niemożliwe jest przywrócenie jej do stanu naturalnego (np. kanał, ale też zbiornik zaporowy). Kryteria określające poszczególne stopnie potencjału ekologicznego są mniej rygorystyczne, w porównaniu ze stanem ekologicznym. W zależności od parametrów rozróżnia się maksymalny, dobry, umiarkowany, niski i zły potencjał ekologiczny. Dobry potencjał ekologiczny oznacza stan silnie zmienionej lub sztucznej części wód, jeśli jej biologiczne elementy jakości, elementy fizyczno-chemiczne oraz morfometryczne spełniają wymagania określone w załączniku V Ramowej Dyrektywy Wodnej, a stężenia specyficznych syntetycznych zanieczyszczeń nie przekraczają norm ustanowionych Dyrektywą (www.rdw.org.pl).

2. TEREN BADAŃ

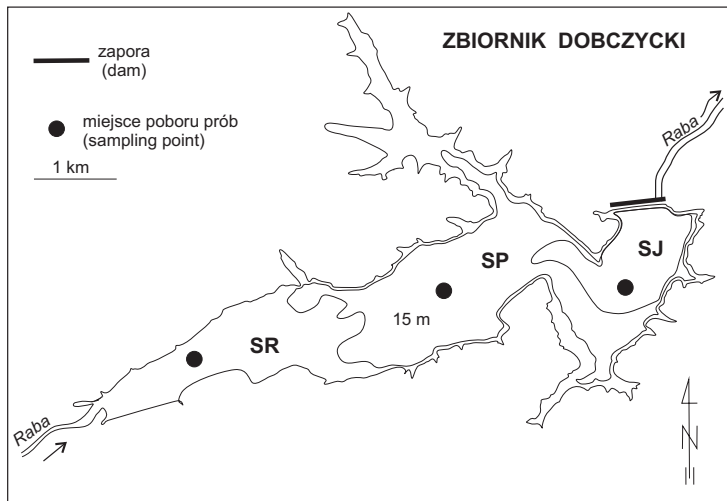
Badania wieloletnie oraz krótkoterminowe badania przestrzennego rozmieszczenia fitoplanktonu (strefy: rzeczna **SR**, przejściowa **SP** i jeziorna **SJ**) w zależności od czynników abiotycznych przeprowadzono w Zbiorniku Dobczyckim. Krótkoterminowymi badaniami porównawczymi objęto 3 zbiorniki zaporowe w południowej Polsce: Dobczycki (**ZD**), Czorsztyński (**ZC**) i Rożnowski (**ZR**). Zbiorniki te należą do jednych z największych pod względem powierzchni oraz jednych z najgłębszych zbiorników zaporowych w Polsce. Wszystkie wymienione zbiorniki są usytuowane na karpackich dopływach Górnej Wisły (Ryc. 2). Są zbiornikami głębokimi, typu podgórskiego. Ich zlewnie leżą w obrębie Karpat Zewnętrznych i Pogórza Karpackiego, tworzących centralną część Polskich Karpat Zachodnich (Starkel 1972).



Ryc. 2. Usytuowanie badanych zbiorników zaporowych w Polsce
Fig.2. Localization of investigated dam reservoirs in Poland

Opis badanych zbiorników zaporowych

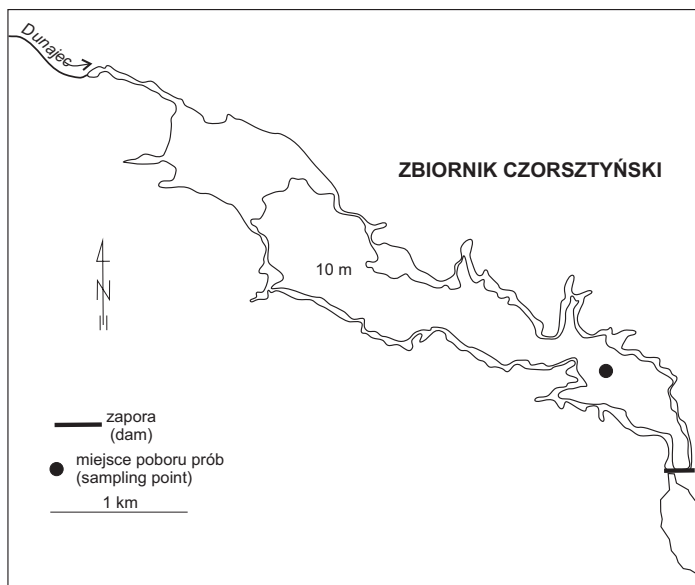
Zbiornik Dobczycki (Ryc. 3a) został wybudowany w odległości ok. 30 km na południe od Krakowa, na pograniczu Pogórza Wielickiego i Wiśnickiego, między Dobczycami a Myślenicami. Jego napełnianie zakończyło się w 1987 r. Jest zbiornikiem wodociągowym, dostarczającym wodę pitną dla miasta Krakowa. Zbiornik nie jest udostępniony do rekreacji, natomiast jest prowadzona w nim celowa gospodarka rybacka (Starmach i Jelonek 2000). Zapora zbiornika usytuowana jest na 60,1 km rzeki Raby. Normalny poziom piętrzenia wynosi 269,9 m n.p.m. Powierzchnia zlewni zbiornika wynosi 768 km², w tym zlewnia bezpośrednia – 78,2 km². Maksymalna powierzchnia zbiornika wynosi 1065 ha, a pojemność 125 mln m³. Długość zbiornika wynosi 10 km, szerokość około 1 km. Średnia głębokość zbiornika to 11,7 m, a maksymalna 30 m (Amirowicz 2000). Głównym dopływem zbiornika jest rzeka Raba, która dostarcza wodę w 88,6%. Oprócz niej, wodę dostarczają mniejsze dopływy oraz spływy bezpośrednie i opady atmosferyczne spadające na powierzchnię zbiornika. Przy średnim poziomie dopływu woda w zbiorniku wymienia się około 3 razy w roku



Ryc. 3a. Zbiornik Dobczycki – miejsca poboru prób. SR – strefa rzeczna, SP – strefa przejściowa, SJ – strefa jeziorna. (SJ – punkt poboru prób także do badań wieloletnich w latach 1990–2006 oraz do badań porównawczych zbiorników w 1998 r.)
 Fig. 3a. Sampling points in the Dobczycki dam reservoir: SR – riverine zone, SP – transitory zone, SJ – lacustrine zone (SJ – sampling point for long-term investigations in the years 1990–2006 and for comparative studies of reservoirs in 1998)

(czas retencji wody ok. 100 dni). Jest zbiornikiem mezo-eutroficznym, typu podgórskiego (Wilk-Woźniak i in. 2007).

Zbiornik Czorsztyński (Ryc. 3b) należy do zespołu zbiorników wodnych Czorsztyn–Niedzica i Sromowce Wyżne i jest zlokalizowany na rzece Dunajec, w górnej części jego zlewni. Zespół ten składa się ze zbiornika głównego Czorsztyn–Niedzica oraz ze zbiornika wyrównawczego Sromowce Wyżne. Zbiorniki te pełnią funkcję retencyjną, przeciwpowodziową, energetyczną i rekreacyjną. Zbiornik Czorsztyn–Niedzica jest położony we wschodniej części Kotliny Nowotarskiej. Utworzony przez spiętrzenie wód Dunajca około 300 m poniżej wzgórza zamku w Niedzicy. Zapora



Ryc. 3b. Zbiornik Czorsztyński – miejsce poboru prób
 Fig. 3b. Sampling point in the Czorsztyński dam reservoir

zbiornika usytuowana jest na 173,3 km rzeki Dunajec. Normalny poziom piętrzenia wynosi 529,0 m n.p.m. Powierzchnia zlewni zbiornika wynosi 1148 km², w tym zlewnia bezpośrednia – 104,1 km². Maksymalna powierzchnia zbiornika wynosi 1226 ha, a pojemność 231,9 mln m³. Napełnienie zbiornika zakończono w 1997 roku. Długość zbiornika wynosi 11 km, szerokość około 1 km. Średnia głębokość zbiornika wynosi 19,0 m, a maksymalna 46 m (Mazurkiewicz-Boroń 2002). Przy średnim poziomie dopływu woda w zbiorniku wymienia się około 3 razy w roku (czas retencji wody ok. 111 dni). Jest zbiornikiem mezotroficznym, typu podgórskiego (Wilk-Woźniak i in. 2007).

Zbiornik Rożnowski (Ryc. 3c) powstał w 1942 roku w wyniku sztucznego spiętrzenia wód na 80,0 km rzeki Dunajec, w okolicy Pogorza Rożnowskiego. Linia brzegowa zbiornika cechuje się bardzo dużą nieregularnością, szeregiem zatok, półwyspów i cieśnin. Zbiornik Rożnowski należy do najbardziej zamulanych zbiorników wśród wszystkich górskich zbiorników zaporowych w Polsce (Łajczak 1995). Pełni on funkcję retencyjno–przeciwpowodziowo–rekreacyjną. Normalny poziom piętrzenia wynosi 264,0 m n.p.m. Powierzchnia zlewni zbiornika wynosi 4864 km², w tym zlewnia bezpośrednia – 107,2 km². Maksymalna powierzchnia zbiornika wynosi 1776 ha, a pojemność 228,7 mln m³. Długość zbiornika wynosi 22 km, szerokość około 0,7 km. Średnia głębokość zbiornika wynosi 10,0 m, a maksymalna 31,0 m. Przy średnim poziomie dopływu woda w zbiorniku wymienia się około 11 razy w roku (czas retencji wody ok. 33 dni) (Mazurkiewicz-Boroń 2002). Jest zbiornikiem eutroficznym, typu podgórskiego (Wilk-Woźniak i in. 2007).



Ryc. 3c. Zbiornik Rożnowski – miejsce poboru prób

Fig. 3c. Sampling point in the Rożnowski dam reservoir

Zbiorniki Czorsztyński i Rożnowski charakteryzują się podobnym typem zlewni: procent leśności jest wyższy w porównaniu do zlewni Zbiornika Dobczyckiego. Dodatkową istotną różnicą zlewni zbiorników jest gęstsze zaludnienie w zlewni Zbiornika Dobczyckiego w porównaniu do zlewni pozostałych zbiorników (Tab. 1).

Tab. 1. Charakterystyka zlewni badanych zbiorników (za Mazurkiewicz-Boroń 2002)

Tab. 1. The characteristic of catchments of the reservoirs (acc. Mazurkiewicz-Boroń 2002)

Powiat	Zbiornik Dobczycki		Zbiornik Czorsztyński		Zbiornik Rożnowski
	limanowski	myślenicki	tatrzański	nowotarski	nowosądecki
Lesistość (%)	41,10	35,80	52,20	37,20	44,50
Użytki rolne (%), w tym:	52,00	51,50	37,20	54,60	46,90
grunty orne	60,10	73,40	34,80	38,90	50,60
użytki zielone (łąki, pastwiska, sady)	39,90	26,60	65,20	61,10	49,40
zaludnienie (osób na km ²)	125,00	169,00	122,00	140,00	125,00

3. MATERIAŁ I METODY

Próby do badań fitoplanktonu pobierano z epilimnionu 5-litrowym batometrem typu „Toń”, w odstępach co 2 tygodnie w latach 1990–1999 (łącznie 161 prób), a w latach 2000–2006 raz w miesiącu (53 próby). Próby pobierane co 2 tygodnie uśredniano dla każdego miesiąca. Analizę wyników oparto o próby pobierane w sezonie wegetacyjnym: od marca do listopada, wydzielając pory roku: wiosna (marzec, kwiecień, maj), lato (czerwiec, lipiec, sierpień) i jesień (wrzesień, październik, listopad). W niniejszym opracowaniu nie uwzględniono zimy, bowiem ze względu na specyfikę głębokich zbiorników zaporowych (okresowo brak możliwości poboru prób z miejsca charakterystycznego) próby w tych okresach pobierane były sporadycznie.

Próby do badań poszczególnych stref zbiornika (strefa rzeczna SR, strefa pośrednia SP i strefa jeziorna SJ) pobierano z epilimnionu Zbiornika Dobczyckiego (Ryc. 3a, rozdz. 2. Teren badań) w sezonie kwiecień–październik w 1994 r. co dwa tygodnie (łącznie 42 próby), a następnie uśredniono dla każdego miesiąca.

Próby do badań porównawczych zbiorników zaporowych pobierano raz w miesiącu z epilimnionu każdego ze zbiorników od kwietnia do października w 1998 r. (ogółem 21 prób).

Próby do badań wieloletnich oraz do badań porównawczych zbiorników pobierano z pelagialu w najgłębszym miejscu strefy jeziornej z warstwy epilimnionu (Ryc. 3a–c, rozdz. 2. Teren badań).

Próby do badań ilościowych fitoplanktonu utrwalano płynem Lugola w 1 L szklanej butelce i odstawiano do sedymentacji na 24 h. Następnie postępowano zgodnie ze standardową procedurą wg Starmacha (1955). Analizy ilościowe przeprowadzono w komorze o wysokości 0,4 mm i średnicy 22 mm według Lund i in. (1958). Próby do analiz jakościowych zagęszczano siatką planktonową o średnicy oczek 10 μm i oglądano jako materiał żywy w mikroskopie świetlnym w dniu poboru prób. Próby dokumentowano zdjęciami mikroskopowymi przy użyciu aparatu Coolpix Nikon. Następnie próby utrwalano płynem Lugola i kontynuowano oznaczanie w późniejszym czasie. Analizy jakościowe i ilościowe wykonywano przy użyciu mikroskopu Jenaval firmy Zeiss.

Do oznaczeń taksonomicznych użyto następujących kluczy i publikacji: Cox (1999), Cronberg i Annadotter (2006), Ettl (1983), Håkansson (2002), Hindák (2001), Joosten (2006), Kałużowska (1975), Komárek i Fott (1983), Komárek i Anagnostidis (1986, 1989, 1998, 2005), Komárek i Marvan (1992), Koreivienė i Kasperovičienė (2003a, 2003b), Kosinskaya (1960), Krammer (1992), Krammer i Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991a, 1991b), Novarino (2003), Paczuska i in. (2002), Růžička (1977), Siemińska (1964), Starmach (1966, 1974, 1980, 1983, 1985), Wojtal i in. (2005), Wołowski (1998), Wołowski i Hindák (2005).

Dane fitoplanktonu z lat 1990 i 1991 oraz z miesięcy marzec–kwiecień 1992 r. zostały udostępnione przez mgr J. Różowską.

Próby do analiz parametrów fizyczno-chemicznych pobierano z tych samych punktów i w tym samym czasie co próby do analiz fitoplanktonu. Jedynie analizę koncentracji azotu azotanowego przeprowadzono w krótszym okresie czasu (13 lat badań). Próby do analiz koncentracji azotu azotanowego pobierano w latach 1994–2006 w tym samym czasie i miejscu co pozostałe próby. Dla badań wieloletnich pobrano w sumie po 214 prób dla każdego z uwzględnionych w opracowaniu parametrów (140 prób do analiz koncentracji azotu azotanowego), dla porównania stref – po 42 próby dla każdego parametru, dla porównania zbiorników – po 21 prób dla każdego badanego parametru. Próby uśredniano dla każdego miesiąca. Temperaturę wody i przezroczystość (krążek Secchiego) mierzono na miejscu poboru prób w czasie pobierania materiału. Pozostałe analizy przeprowadzono w laboratorium Zakładu Biologii Wód PAN i Instytutu Ochrony Przyrody PAN. Analizy prowadzono według metodyki Hermanowicz i in. (1976). Dane parametrów fizyczno-chemicznych zostały udostępnione przez doc. dr hab. G. Mazurkiewicz-Boroń.

Dane dotyczące wielkości przepływów rzek wpływających do zbiorników zostały udostępnione przez:

- Regionalny Zarząd Gospodarki Wodnej Kraków – rzeka Raba zasilająca Zbiornik Dobczycki;
- Zespół Elektrowni Wodnych Niedzica S.A. – rzeka Dunajec zasilająca Zbiornik Czorszyński;
- Zespół Elektrowni Wodnych Rożnów Spółka z o.o. – rzeka Dunajec zasilająca Zbiornik Rożnowski.

Analizy statystyczne wykonano przy użyciu programu Statistica 8.0. (Łomnicki 2007, Stanisław 1998, 2000, 2007, Van Emden 2008). Przeprowadzono podstawowe analizy statystyczne – statystyki opisowe.

Stosując *metodę analizy skupień* pogrupowano lata 1990–2006 w klasy lat podobnych do siebie pod względem ogólnej liczebności fitoplanktonu. Analizę skupień wykonano z wykorzystaniem odległości euklidesowych.

Do oceny różnic pomiędzy poszczególnymi latami i badanymi parametrami fizyczno-chemicznymi użyto *jednoczynnikowej analizy wariancji*, a dla oceny różnic w ogólnej liczebności fitoplanktonu i liczebności poszczególnych strategów *testu Kruskala-Wallisa*.

Do oceny różnic liczebności ogólnej fitoplanktonu oraz różnic liczebności poszczególnych strategów pomiędzy latami z wysokimi i niskimi przepływami rzeki Raby zastosowano *test U Manna-Whitney'a*, a dla oceny różnic czynników fizyczno-chemicznych zastosowano *test t*.

Dla oceny różnic pomiędzy strefami zbiornika (SR, SP i SJ) oraz różnic pomiędzy zbiornikami (ZD, ZC i ZR) użyto: *testu Kruskala-Wallisa* dla danych dotyczących fitoplanktonu i *jednoczynnikowej analizy wariancji* dla danych dotyczących parametrów fizyczno-chemicznych.

We wszystkich przypadkach przyjęto różnice istotne statystycznie $p < 0,05$.

W celu określenia czy występuje grupowanie się (podobieństwo) poszczególnych miesięcy, sezonów lub lat pod względem właściwości fizyczno-chemicznych badanych wód oraz pod względem występowania określonych grup strategów przeprowadzono analizę głównych składowych (Principal Component Analysis – PCA).

Aby stwierdzić, czy istnieje zależność pomiędzy badanymi czynnikami fizyczno-chemicznymi a jakością oraz ilością poszczególnych typów strategii glonów przeprowadzono analizę redundancji (Redundancy Analysis – RDA).

Użycie obu analiz miało na celu stwierdzenie, w jakim stopniu za wzorzec grupowania poszczególnych strategów obserwowany na wykresach PCA odpowiadają badane czynniki fizyczno-chemiczne.

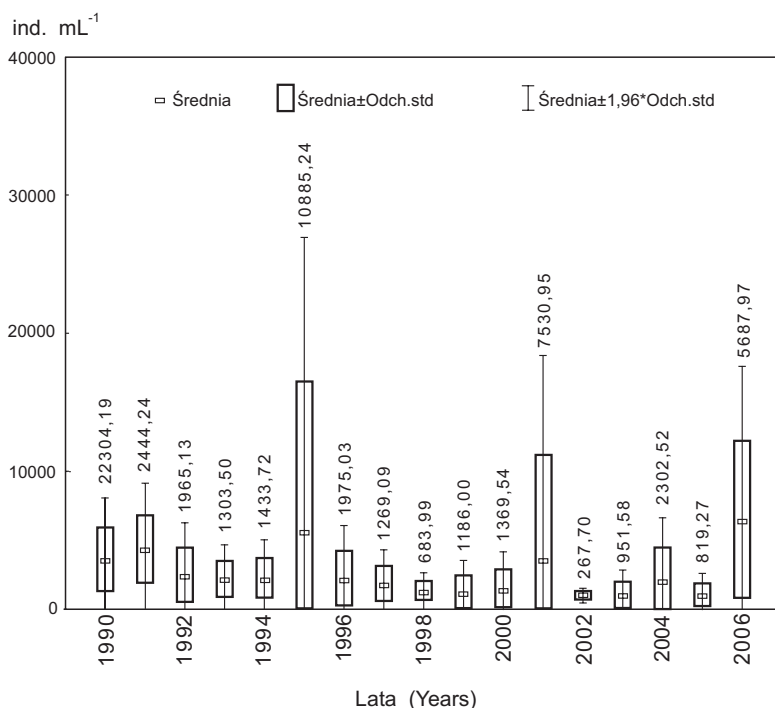
Analizy ordynacyjne (PCA, RDA) przeprowadzono przy użyciu pakietu CANOCO wersja 4.5 (Ter Braak i Šmilauer 2002). Dane były transformowane logarytmicznie.

4. ZMIANY WIELOLETNIE (1990–2006) NA PRZYKŁADZIE ZBIORNIKA DOBCZYCKIEGO

4.1. Wyniki – fitoplankton

4.1.1. Zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu

Zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu wyrażone są zmianami ich liczebności. Nie są one jednakowe w kolejnych latach ze względu na skomplikowanie ekosystemu wodnego, jakim jest ekosystem zbiornika zaporowego oraz ze względu na wielość czynników decydujących o obecności organizmów żywych. W okresie 17 lat badań odnotowano lata o dużej i małej liczebności fitoplanktonu (Ryc. 4). Największą zmienność liczebności ogólnej wykazały lata: 1995, 2001 i 2006, a największą jej średnią lata 1990, 1991, 1995, 2001 i 2006. Najmniejszą zmienność liczebności stwierdzono w latach 1998 i 2002, a najmniejszą średnią liczebność w latach 1998, 1999, 2002, 2003 i 2005.

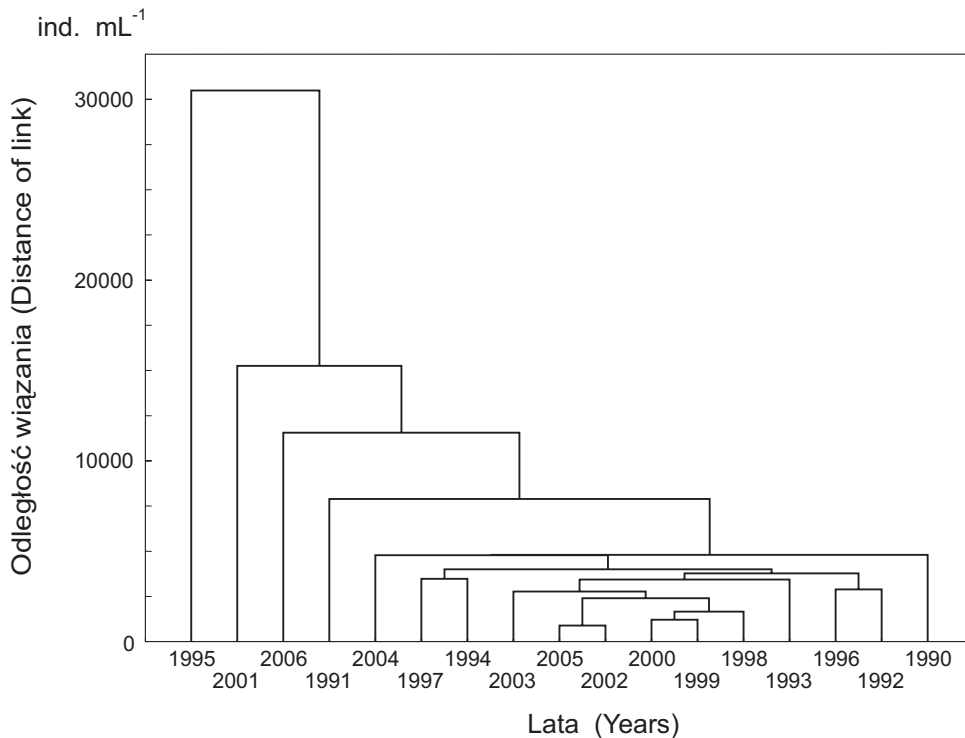


Ryc. 4. Średnia i odchylenie standardowe ogólnej liczebności fitoplanktonu w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006. Wartości wpisane nad słupkami oznaczają wartość odchylenia standardowego (SD)

Fig. 4. Average and standard deviation of total phytoplankton density in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in the years 1990–2006. Values above the bars are values of standard deviation (SD)

Stosując metodę aglomeracji pojedynczego wiązania uzyskano dendrogram pozwalający wydzielić grupy lat podobnych pod względem ogólnej liczebności fitoplanktonu: 1) lata 2000, 1999, 1998, 2002, 2005, 2003, 1993, 1996, 1992 oraz 2) lata 1994, 1997, 2004, 1990. Oddzielnie zgrupowane zostały lata: 1991, 2006, 2001 i 1995 (Ryc. 5). Lata te cechowały się najwyższymi wartościami średniej liczebności ogólnej fitoplanktonu lub największą zmiennością liczebności ogólnej (porównaj Ryc. 4 powyżej).

Ze względu na krótkie cykle życiowe glonów, zmienność fitoplanktonu warto rozpatrywać w krótszych odcinkach czasowych niż sezon wegetacyjny czy cały rok. Wyniki badań oparte na krótszych odcinkach czasowych dają więcej informacji o procesach zachodzących w poszczegól-



Ryc. 5. Analiza podobieństwa ogólnej liczebności fitoplanktonu w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (dendrogram aglomeracji)

Fig. 5. The cluster analysis of total phytoplankton density in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir, 1990–2006 (agglomeration dendrogram)

nych sezonach czy miesiącach. W oparciu o średnią liczebność ogólną fitoplanktonu poszczególnych miesięcy, określono zmienność liczebności w poszczególnych miesiącach i sezonach. Największą zmienność oraz największą średnią wykazały miesiące lipiec i wrzesień, a najmniejszą – październik i listopad (Tab. 2).

Tab. 2. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) ogólnej liczebności fitoplanktonu (ind. mL⁻¹) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

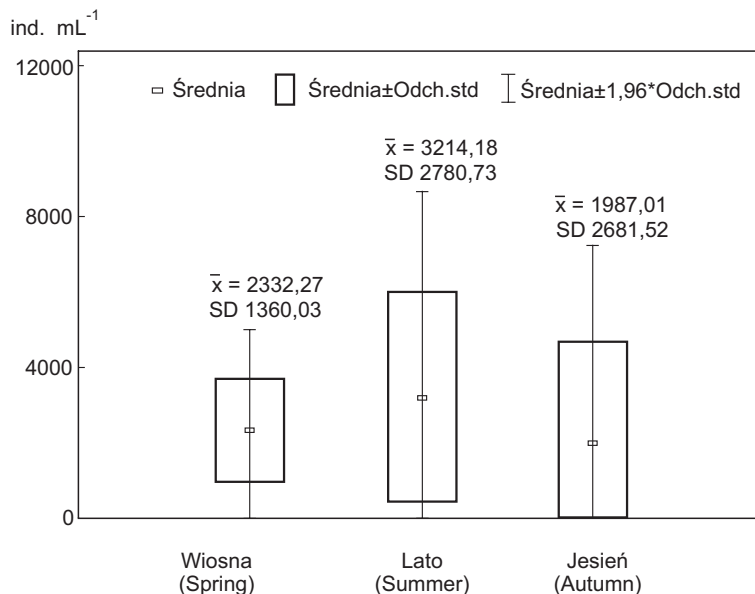
Tab. 2. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of total phytoplankton density (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	13	1883,50	1737,40
Kwiecień	17	3274,50	2242,70
Maj	17	1824,40	1598,10
Czerwiec	17	1589,90	1435,50
Lipiec	17	4858,90 **	6059,50 **
Sierpień	17	3193,80	3020,80
Wrzesień	17	3926,40 **	8018,60 **
Październik	15	1143,80	519,90 *
Listopad	16	889,40 *	466,60 *

W aspekcie sezonowym najmniejszą zmienność średniej liczebności ogólnej fitoplanktonu stwierdzono w okresie wiosny, a największą zmienność i najwyższą średnią liczebność ogólną latem. Jesień, podobnie jak lato, charakteryzowała się wysoką zmiennością liczebności ogólnej, ale najniższą jej średnią (Ryc. 6).

W celu porównania różnic liczebności ogólnej fitoplanktonu pomiędzy latami posłużono się testem Kruskala-Wallisa. Stwierdzono statystycznie istotne różnice pomiędzy:

- liczebnością ogólną fitoplanktonu w latach różniących się koncentracją fosforanów w epilimnionie ($H=14,544$; $p=0,0007$),
- liczebnością ogólną fitoplanktonu w latach różniących się koncentracją azotu amonowego w epilimnionie ($H=17,339$; $p=0,0002$).



Ryc. 6. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) ogólnej liczebności fitoplanktonu w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 6. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of total phytoplankton density in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

4.1.2. Zmiany populacyjne glonów reprezentujących różne strategie życiowe

W badanym okresie (17 lat) stwierdzono występowanie gatunków/rodzajów zaliczonych do następujących strategii życiowych: *C*, *S*, *R*, *CR*, *CS*, *CSR*. Nie stwierdzono natomiast przedstawicieli strategii typu *RS*. Największą zmienność liczebności wykazali stratedzy typu: *R*, *CS* i *CR*, a najmniejszą stratedzy typu *S*. Najwyższą średnią stwierdzono dla strategii *CR* i *R* (Tab. 3).

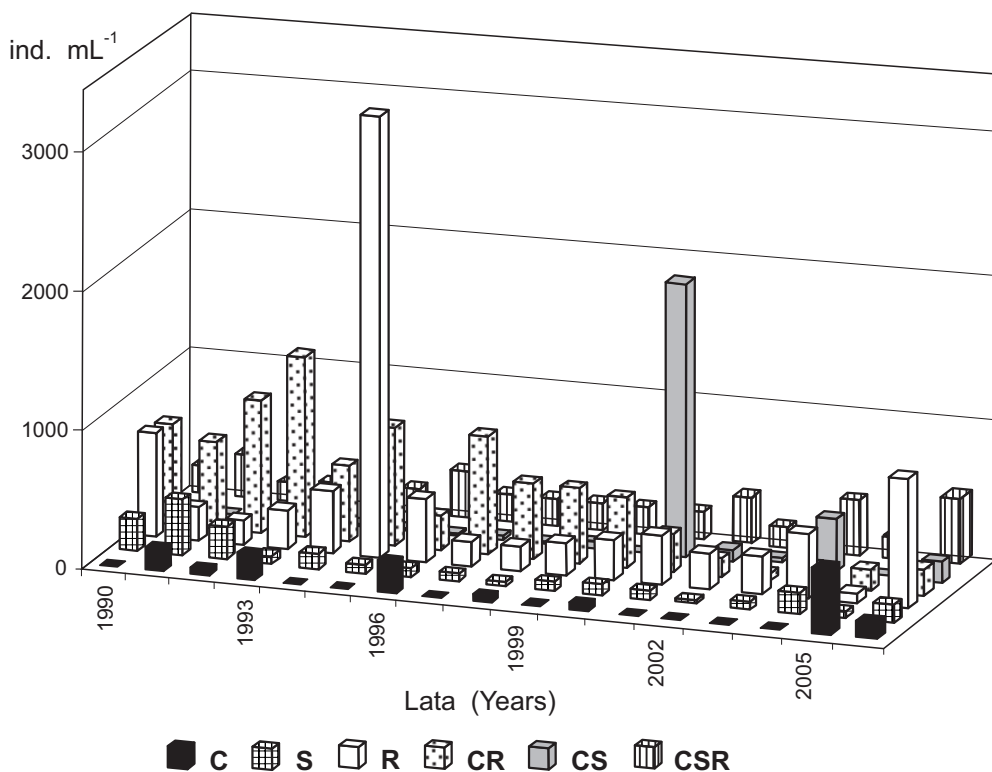
Lata, które w analizie ogólnej liczebności wykazały odstępstwo od pozostałych lat badań, uzyskały też zdecydowaną dominację pojedynczych typów strategii. W 1991 r. byli to stratedzy *CR*, w 1995 r. – *R*, w 2001 – *CS*, w 2006 r. – *CSR* i *R*. Poszczególni stratedzy wykazali maksima rozwojowe w różnych latach. Najwyższą średnią liczebność strategów *C* obserwowano w 2005 r., *S* – w 1991, *R* – 1995, *CR* – 1993, *CS* – 2001, a *CSR* w 1994, 1996, 2002, 2004 i 2006 (Ryc. 7).

W poszczególnych sezonach w ciągu roku dominację wykazały różne typy strategii. W okresie wiosennym w latach dziewięćdziesiątych najwyższe wartości liczebności osiągnęli stratedzy *CR*, a w latach dwutysięcznych stratedzy tacy, jak: *R*, *C*, *CSR* (Ryc. 8a). W okresie letnim wyraźna do-

Tab. 3. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD), zakres (min.-maks.) liczebności (ind. mL⁻¹) poszczególnych typów strategii w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 3. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min. – max.) of the density of strategist types in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Typ strategii	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
C	17	77,90 *	119,20	0,00-446,00
S	17	107,80	99,30 *	8,00-404,00
R	17	497,70 **	685,00 **	60,00-3030,00
CR	17	512,30 **	344,20	45,00-1289,00
CS	17	147,20	458,20 **	0,00-1892,00
CSR	17	246,60	104,30	139,00-449,00

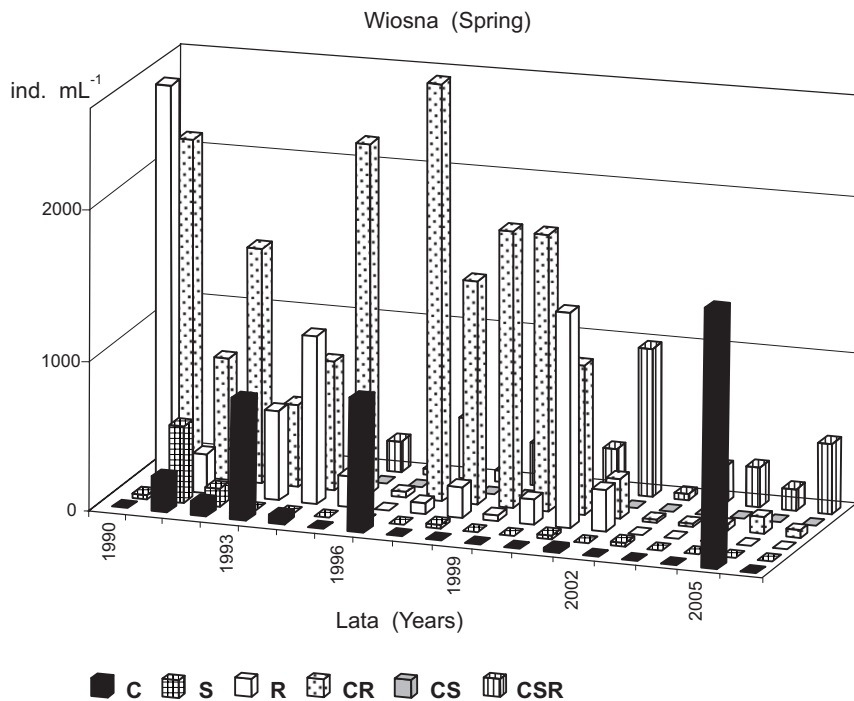


Ryc. 7. Zmiany średniej liczebności poszczególnych strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig. 7. Changes of the average density of particular strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

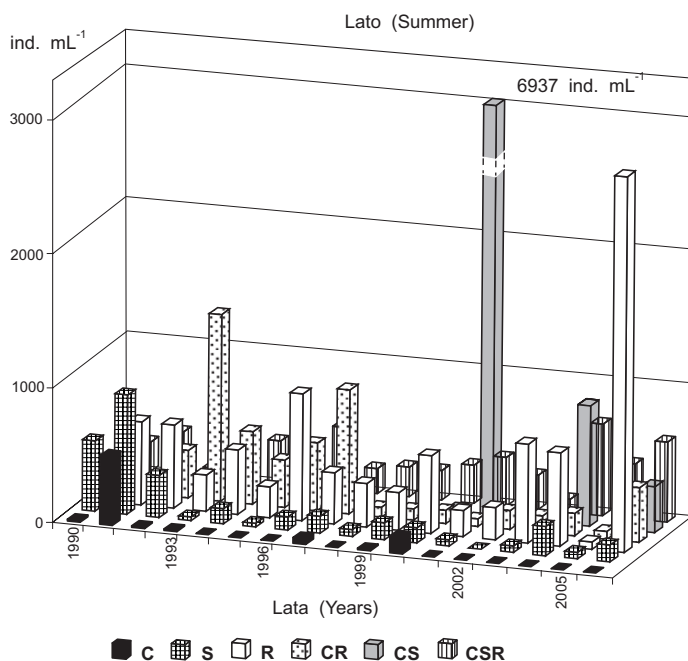
minacja w liczebności została stwierdzona tylko w 2001 r. (maksimum utworzone przez strategów CS) i w 2006 r. (stratedzy R) (Ryc. 8b). Jesienią 1995 r. dominowali stratedzy R, a w 2002 r. CSR (Ryc. 8c). W pozostałych latach stwierdzono dominację różnych typów strategii.

Największą zmienność liczebności w okresach wiosennych stwierdzono wśród strategów typu CR, R i C, a najmniejszą typu CS. Latem największą zmienność liczebności wykazali stratedzy CS, a najmniejszą C. Jesienią największą zmienność w liczebności notowano dla strategów R, a najmniejszą dla CS (Ryc. 9 i Tab. 4).



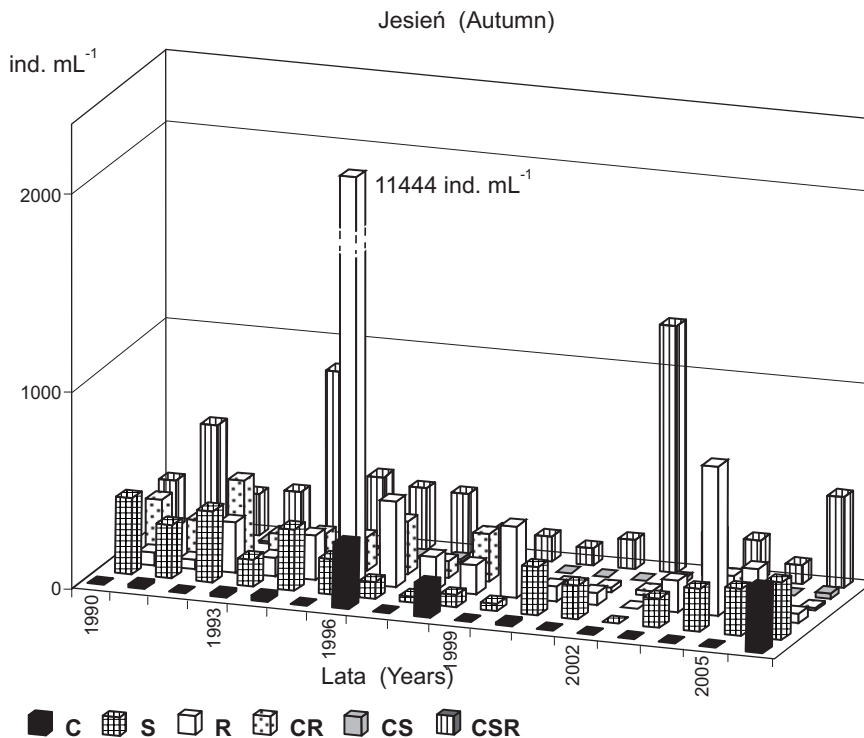
Ryc. 8a. Zmiany średniej liczebności poszczególnych strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonie wiosennym lat 1990–2006

Fig. 8a. Changes of the density of particular strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the spring in the years 1990–2006



Ryc. 8b. Zmiany średniej liczebności poszczególnych strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonie letnim lat 1990–2006

Fig. 8b. Changes of the density of particular strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the summer in the years 1990–2006



Ryc. 8c. Zmiany średniej liczebności poszczególnych strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonie jesiennym lat 1990–2006

Fig. 8c. Changes of the density of particular strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the autumn in the years 1990–2006

Ogólnie dominantami w okresach wiosennych byli CR stratedzy (51%), w lecie R (29%) i CS (26%), a jesienią R (53%) i CSR (22%). Najwyższy udział procentowy strategów S stwierdzono jesienią (12%) i latem (9%), a C strategów wiosną (11%) (Ryc. 10).

Strategia C

Gatunki obecne w analizowanych próbach i zaliczone do strategii typu C, to: *Chlorella* spp., *Plagioselmis* spp. (*Rhodomonas* spp.) i *Stephanodiscus hantzschii* Grun. (in Cl. & Grunow).

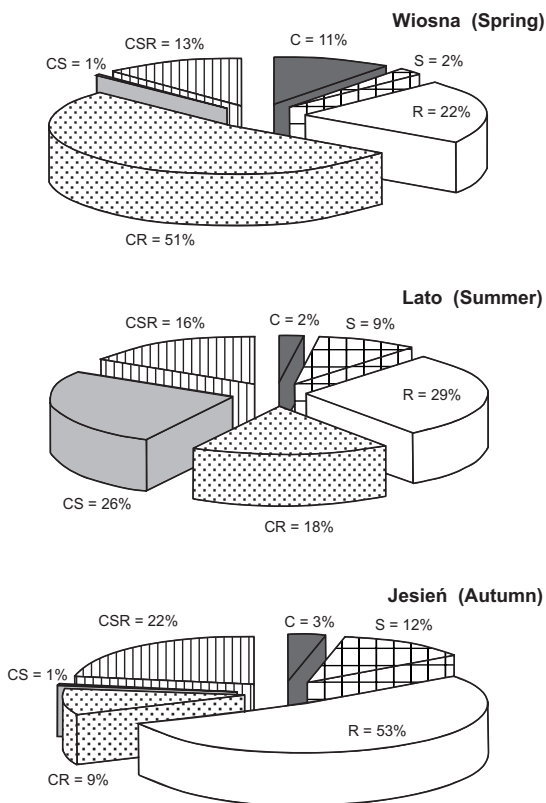
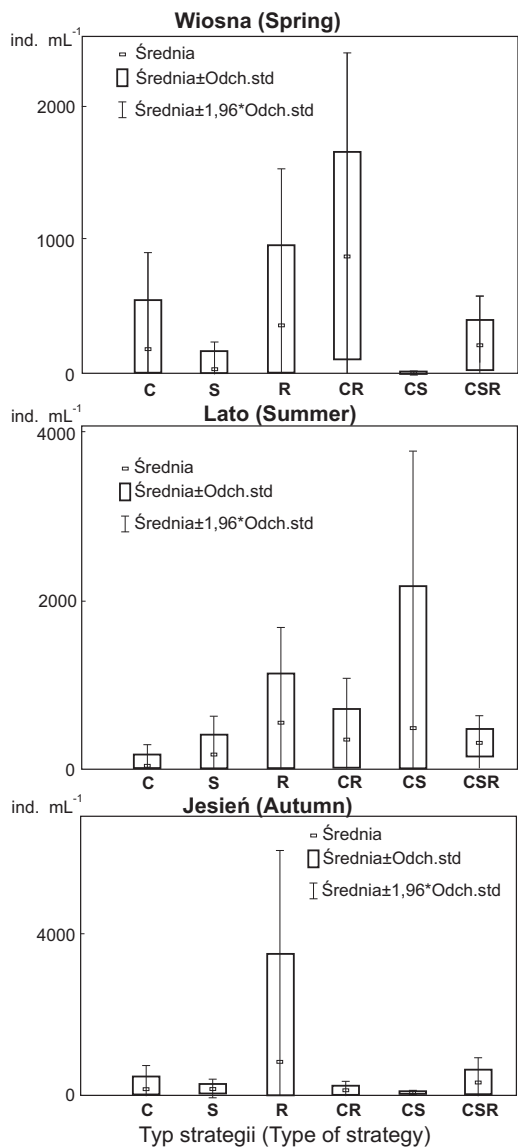
Najwyższą średnią liczebność C strategów stwierdzono w 2005 r. (Ryc. 11). W 2004 r. w ogóle nie odnotowano organizmów tej strategii. Latami o bardzo małej średniej liczebności C strategów były: 1999 i 2001–2003. Największą zmienność liczebności stwierdzono w latach 1993, 1996 i 2005, a najmniejszą w latach: 1999, 2002 i 2003. W latach 1991, 1993, 1996 i 2005 stwierdzono bardzo duże maksymalne wartości liczebności (Ryc. 12). Największą zmienność, największą średnią liczebność C strategów oraz najwyższe maksima stwierdzono w miesiącach wiosennych: marzec i kwiecień, a najmniejsze w sierpniu (Tab. 5).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych liczebności C strategów pomiędzy latami, ani sezonami (test Kruskala-Wallis).

Strategia S

Gatunki zaliczone do tego typu strategii obecne w próbach, to: *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Woronichinia naegeliana* Unger (Elenk.), *Oocystis* spp. i *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Bergh.

Najwyższe średnie liczebności S strategów zanotowano w latach 1990–1992. Lata 1990–1991 wykazały największą zmienność liczebności (Ryc. 13). Od 1993 r. nastąpił spadek średniej liczeb-



Ryc. 10. Procentowy udział średniej liczebności poszczególnych typów strategii w fitoplanktonie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 10. The percentage share of the average density of particular strategists for the total density of phytoplankton in the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

Ryc. 9. Średnia i odchylenie standardowe liczebności poszczególnych typów strategii fitoplanktonu w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 9. Average and standard deviation of the density of particular strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

Tab. 4. Odchylenie standardowe (SD) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) poszczególnych typów strategii w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 4. Standard deviation (SD) of average density (ind. mL⁻¹) of strategist types in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during seasons (spring, summer, and autumn) in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Sezon	Typ strategii	SD
WIOSNA	C	366,98 **
	S	99,46
	R	591,70 **
	CR	771,35 **
	CS	5,39 *
	CSR	185,55
LATO	C	122,80 *
	S	230,32
	R	573,09
	CR	368,20
	CS	1673,75 **
	CSR	161,54
JESIEŃ	C	295,23
	S	116,25
	R	2662,32 **
	CR	112,12
	CS	19,06 *
	CSR	302,49

ności. Najniższą średnią oraz najmniejszą zmienność *S* strategów notowano w 2002 r. Najwyższe maksima były obserwowane na początku lat dziewięćdziesiątych (Ryc. 14).

Największą zmienność liczebności *S* strategów oraz ich największe maksimum stwierdzono w lipcu, a najmniejszą zmienność w marcu. Największą średnią liczebność *S* strategów stwierdzono w miesiącach letnio-jesiennych (od czerwca do października) (Tab. 6).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych (test Kruskala-Wallisa) liczebności *S* strategów pomiędzy latami, ale stwierdzono istotne różnice pomiędzy sezonami ($H=49,241$; $p<0,0000$).

Strategia *R*

Gatunki zaliczone do tego typu strategii obecne w próbach, to: *Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Ralfs (Ehr.) Simonsen i *Melosira varians* Ag.

Największą średnią liczebność *R* strategów, największą zmienność ich liczebności oraz najwyższą wartość maksymalną stwierdzono w 1995 r. (Ryc. 15 i 16.). Najmniejszą średnią liczebność oraz najmniejszą zmienność zanotowano w 1992 i 2005 r.

Najliczniejszy rozwój *R* strategów stwierdzono w miesiącach przełomu lata i jesieni (sierpień-wrzesień). W miesiącach tych stwierdzono największą średnią ich liczebność, największą zmienność oraz największe maksimum (Tab. 7). Najmniejszą średnią liczebność oraz jej zmienność *R* strategów wykazali w listopadzie.

Stwierdzono różnice statystycznie istotne (test Kruskala-Wallisa) liczebności *R* strategów pomiędzy latami różniącymi się wielkością przepływów rzeki Raby ($H=6,818$; $p=0,0331$). Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych liczebności *R* strategów pomiędzy sezonami.

Strategia CR

Gatunki zaliczone do tego typu strategii obecne w próbach, to: okrzemki centryczne (z wyłączeniem *Stephanodiscus hantzchii*), *Pediastrum* spp., *Desmodesmus* spp. (forma 4-komórkowa) i *Scenedesmus* spp. (forma 4-komórkowa).

Największą średnią liczebność CR strategów oraz największe wartości maksymalne ich liczebności stwierdzono w latach: 1995, 1997, 1999 i 2000 (Ryc. 17 i 18). Lata największej zmienności ich liczebności to lata: 1995, 1997, 1999 i 2000. Po roku 2000 zmienność liczebności gwałtownie zmalała. Najmniejszą średnią liczebność i najmniejszą zmienność liczebności stwierdzono w latach 2003 i 2005.

Najwyższą średnią liczebność stwierdzono w kwietniu. Największą zmienność liczebności CR strategów oraz ich największe maksimum notowano także w miesiącach wiosennych (kwiecień-maj), a najmniejszą w miesiącach jesiennych (wrzesień-październik) (Tab. 8).

Stwierdzono istotne statystycznie różnice (test Kruskala-Wallisa) liczebności strategów CR w latach:

- różniących się koncentracją fosforanów w epilimnionie ($H=12,332$; $p=0,0021$),
- różniących się koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie ($H=10,295$; $p=0,0058$),
- różniących się koncentracją azotu amonowego w epilimnionie ($H=12,294$; $p=0,0021$).

Stwierdzono także istotne statystycznie różnice liczebności strategów CR pomiędzy sezonami ($H=15,252$; $p=0,0005$).

Strategia CS

Gatunki zaliczone do tej strategii obecne w próbach to: *Dinobryon divergens* Imh., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Aphanocapsa incerta* (E.J. Lemm.) Cronb. & Kom. i *Aphanothece* sp.

Rokiem, w którym stwierdzono największą średnią liczebność strategów CS, był rok 2001 (Ryc. 19). Także wtedy stwierdzono największą zmienność liczebności strategów CS oraz najwyższe wartości maksymalne (Ryc. 20). Dość licznie z wysoką zmiennością strategów CS wystąpili jeszcze w 2004 r. Nie stwierdzono obecności tej grupy strategów w latach 1990 i 2002. Najmniejszą zmienność ich liczebności obserwowano w latach 1993 i 1997.

Miesiącami o największej średniej liczebności, największej jej zmienności oraz największym maksimum były miesiące letnie (lipiec-sierpień). Najmniejszą średnią i najmniejszą zmienność liczebności strategów CS obserwowano w kwietniu i listopadzie (Tab. 9).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych (test Kruskala-Wallisa) liczebności strategów CS pomiędzy latami, ale stwierdzono istotne statystycznie różnice pomiędzy sezonami ($H=13,980$; $p=0,0009$).

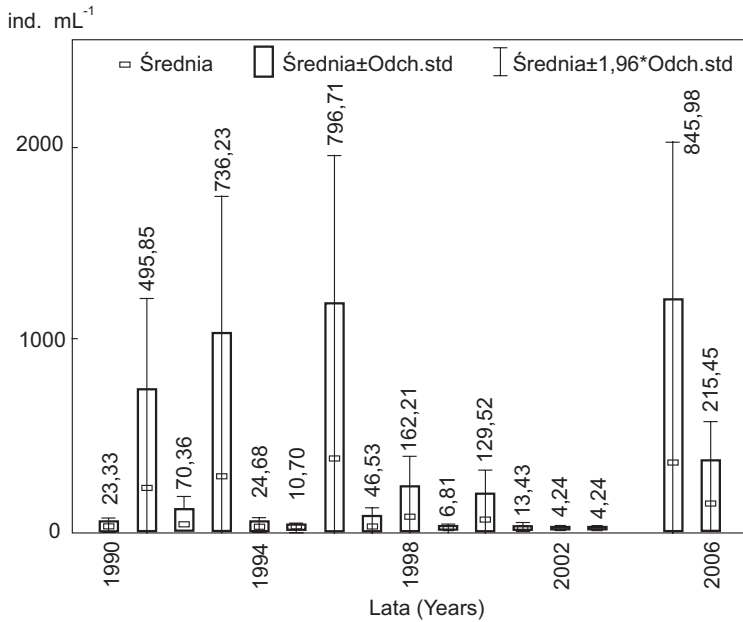
Strategia CSR

W opracowaniu uwzględniono sumę liczebności następujących gatunków należących do rodzaju *Cryptomonas*: *Cryptomonas erosa* Ehr., *C. rostratiformis* Skuja, *C. reflexa* Skuja/*C. marssonii* Skuja i *C. ovata* Ehr. obecnych w pobieranych próbach.

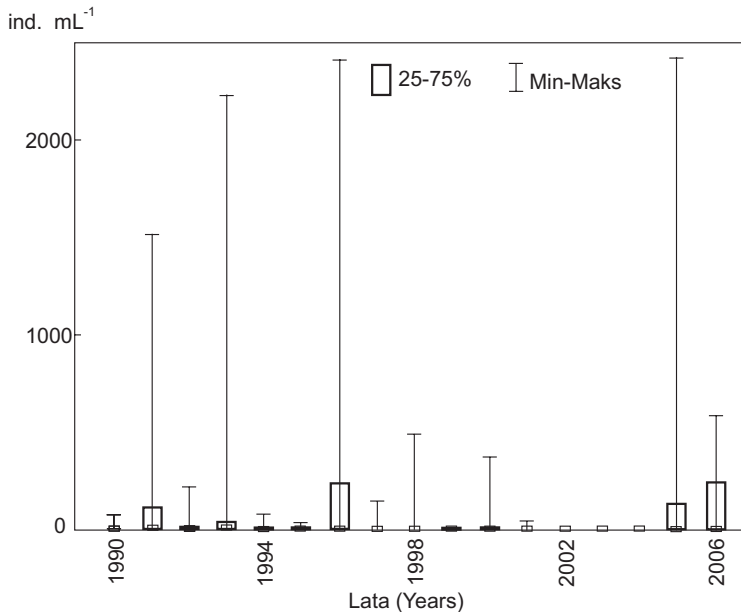
Największą średnią liczebność CSR strategów oraz najwyższe wartości maksymalne ich liczebności zanotowano w latach: 1994, 2002, 2004 i 2006 (Ryc. 21 i 22). Największą zmienność liczebności stwierdzono w latach 1994 i 2002, a najmniejszą w latach 1990 i 1992.

Największą średnią liczebność i największą jej zmienność stwierdzono w miesiącach czerwiec i wrzesień, a najmniejszą w marcu (Tab. 10).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych (test Kruskala-Wallisa) liczebności CSR strategów pomiędzy latami, ale stwierdzono różnice statystycznie istotne pomiędzy sezonami ($H=11,091$; $p=0,0039$).



Ryc. 11. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów *C* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)
 Fig. 11. Average and standard deviation of density of *C* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

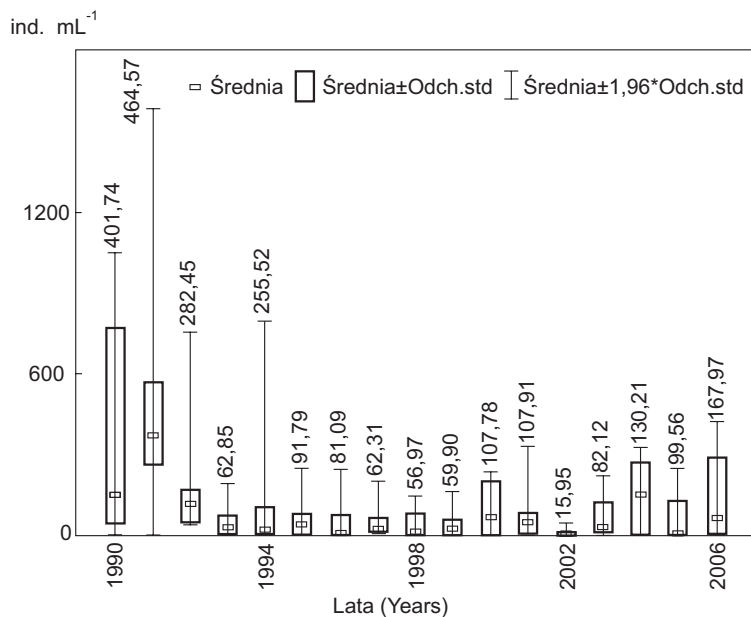


Ryc. 12. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności strategów *C* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006
 Fig. 12. Ranges (min.-max.) of the average density of *C* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Tab. 5. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów *C* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

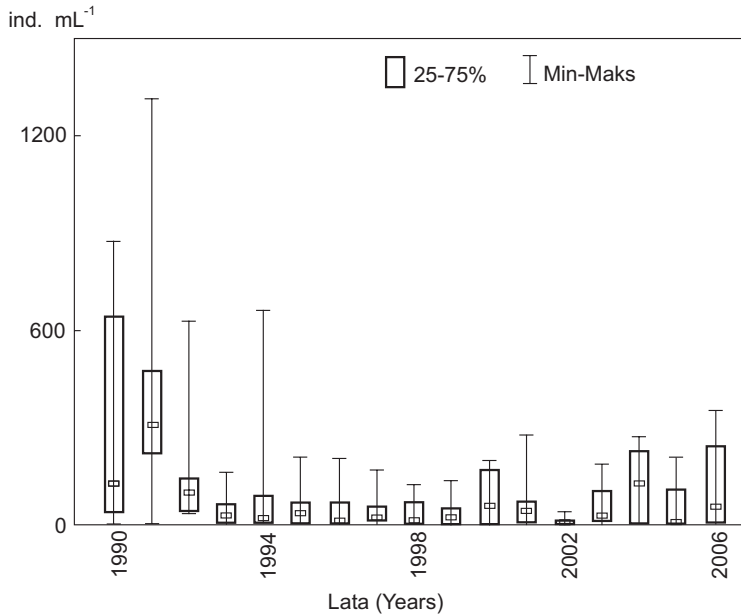
Tab. 5. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min. – max.) of the density of *C* strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	203,20 **	669,61 **	0,00-2423,00 **
Kwiecień	17	292,20 **	765,35 **	0,00-2410,00 **
Maj	17	45,60	89,98	0,00-285,00
Czerwiec	17	103,90	365,51	0,00-1515,00
Lipiec	17	25,30	88,78	0,00-369,00
Sierpień	17	1,80 *	4,98 *	0,00-15,00 *
Wrzesień	17	20,80	76,83	0,00-318,00
Październik	15	82,50	215,93	0,00-645,00
Listopad	15	55,30	126,96	0,00-487,50



Ryc. 13. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów *S* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 13. Average and standard deviation of density of *S* strategists in the epilimnion of the Dobczycki reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)



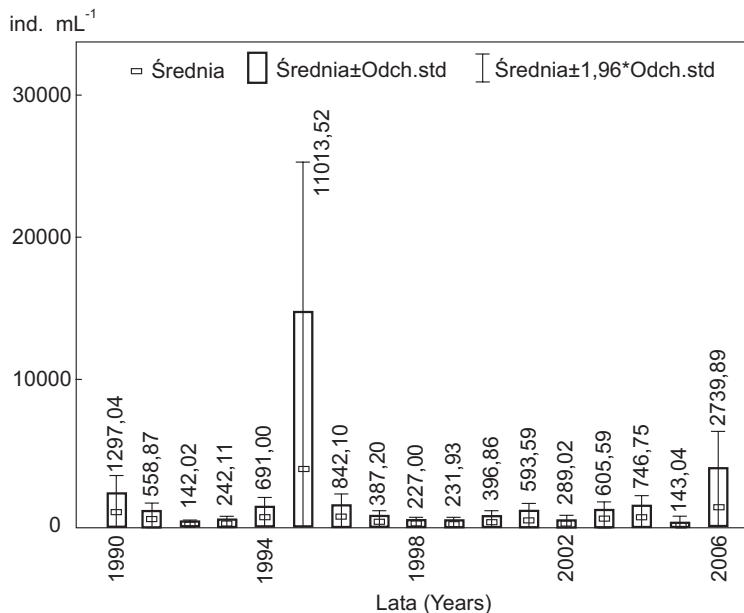
Ryc. 14. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności *S* strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig. 14. Ranges (min.-max.) of the average density of *S* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Tab. 6. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów *S* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

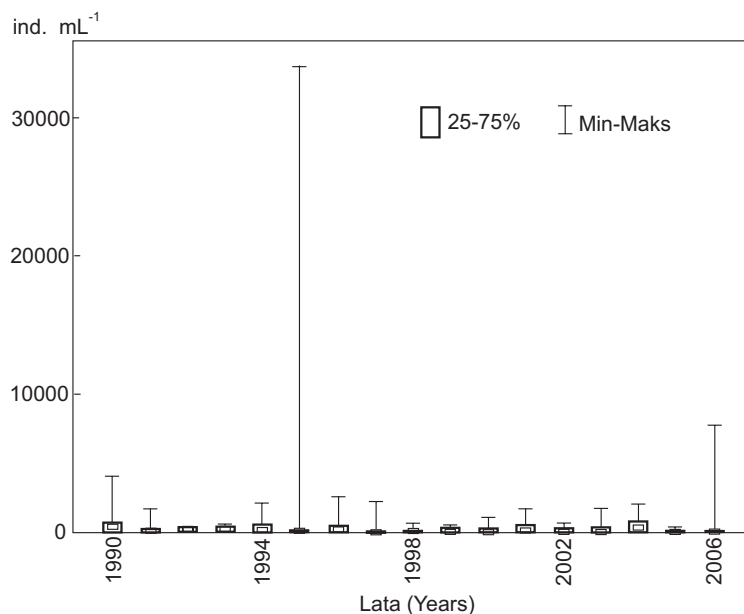
Tab. 6. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min.-max.) of the density of *S* strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	14,74 *	35,47 *	0,00-125,00
Kwiecień	17	23,53	68,14	0,00-265,00
Maj	17	57,59	181,82	0,00-760,00
Czerwiec	17	98,38	214,99	0,00-780,00
Lipiec	17	243,99 **	418,42 **	12,00-1580,00 **
Sierpień	17	179,28	202,22	12,00-755,00
Wrzesień	17	273,73 **	248,39	0,00-795,00
Październik	15	179,50	132,68	22,50-423,00
Listopad	15	58,50	64,95	0,00-225,00



Ryc. 15. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów *R* w Zbiorniku Dobczyckim w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig.15. Average and standard deviation of density of *R* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)



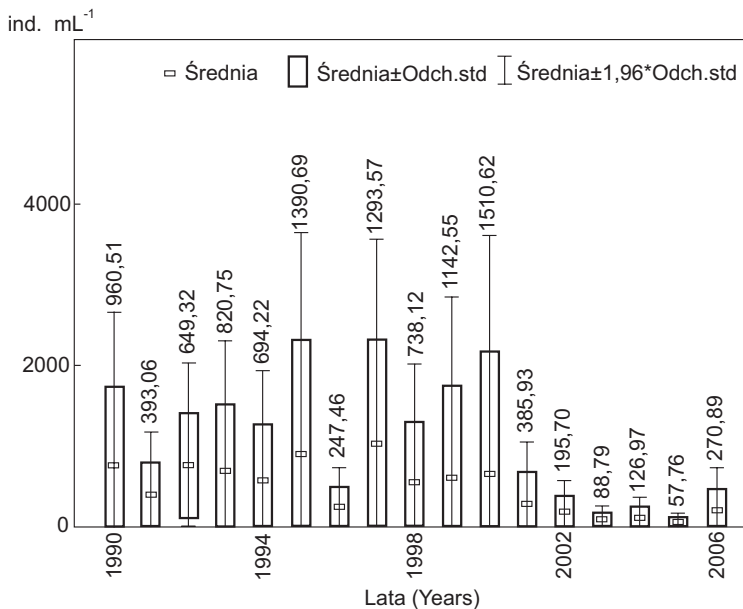
Ryc. 16. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności *R* strategów (ind. mL⁻¹) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig.16. Ranges (min.-max.) of the average density of *R* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Tab. 7. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów *R* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

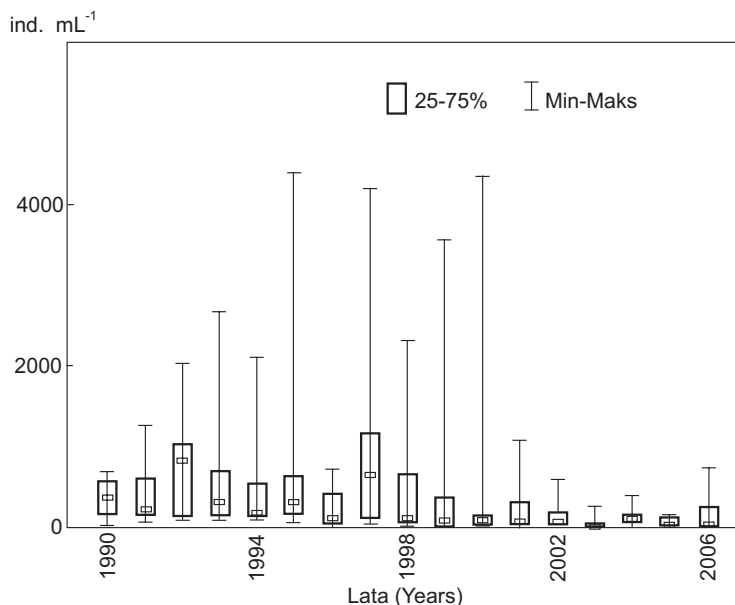
Tab. 7. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min.-max.) of the density of *R* strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	178,90	323,88	0,00-1170,00
Kwiecień	17	449,30	978,56	0,00-4115,00
Maj	17	360,90	632,88	0,00-2140,00
Czerwiec	17	80,40 *	156,15	0,00-570,00
Lipiec	17	535,40	673,50	0,00-2068,00
Sierpień	17	994,30	1863,38 **	0,00-7764,00
Wrzesień	17	2168,00 **	8000,45 **	0,00-33195,00 **
Październik	15	179,40	185,89	5,00-603,00
Listopad	15	79,20 *	97,16	0,00-273,00



Ryc. 17. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów *CR* w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990-2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 17. Average and standard deviation of density of *CR* strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)



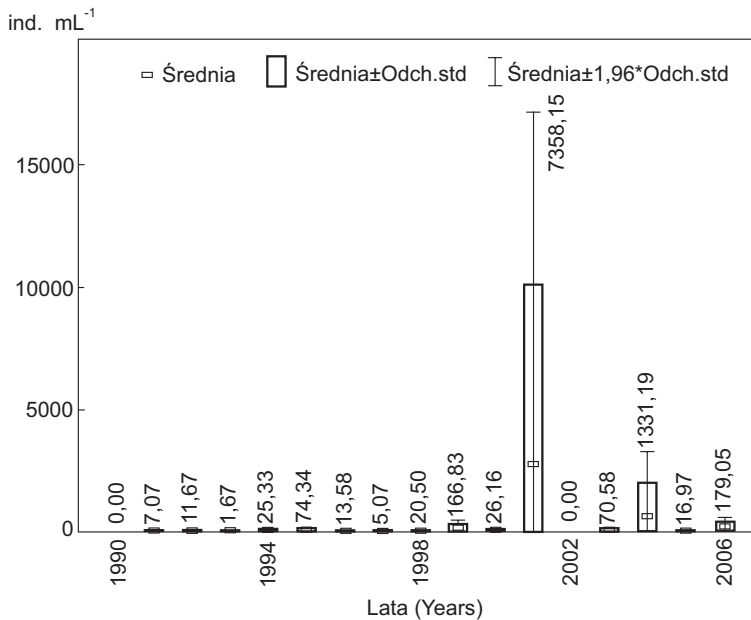
Ryc. 18. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności CR strategów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig. 18. Ranges (min.-max.) of the average density of CR strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Tab. 8. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (Min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów CR w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

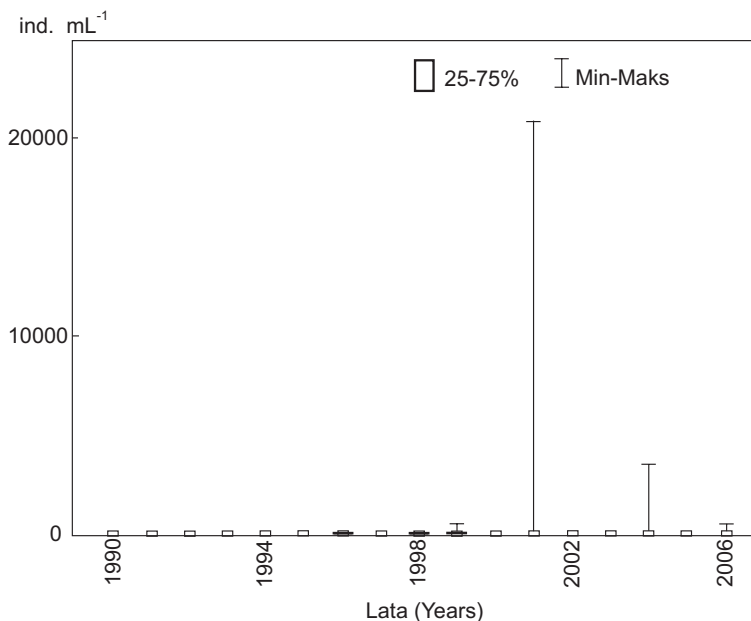
Tab. 8. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min.-max.) of the density of CR strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	808,00	810,00	0,00-2755,00
Kwiecień	17	1283,24 **	1534,66 **	0,00-4395,00 **
Maj	17	569,24	1067,41 **	0,00-4195,50 **
Czerwiec	17	354,10	366,83	24,00-1381,50
Lipiec	17	495,88	653,97	43,00-2670,00
Sierpień	17	224,72	278,91	0,00-895,00
Wrzesień	17	116,72*	120,07	13,00-415,00
Październik	15	94,00 *	79,03 *	7,50-280,00
Listopad	15	197,17	288,65	0,00-1030,00



Ryc. 19. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów CS w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig.19. Average and standard deviation of density of CS strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)



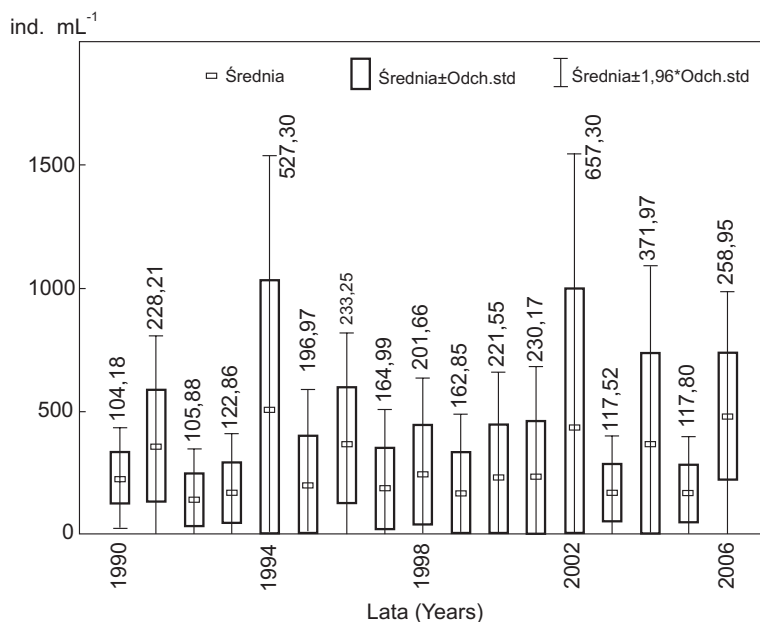
Ryc. 20. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności strategów CS w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig.20. Ranges (min.-max.) of the average density of CS strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Tab. 9. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów CS w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

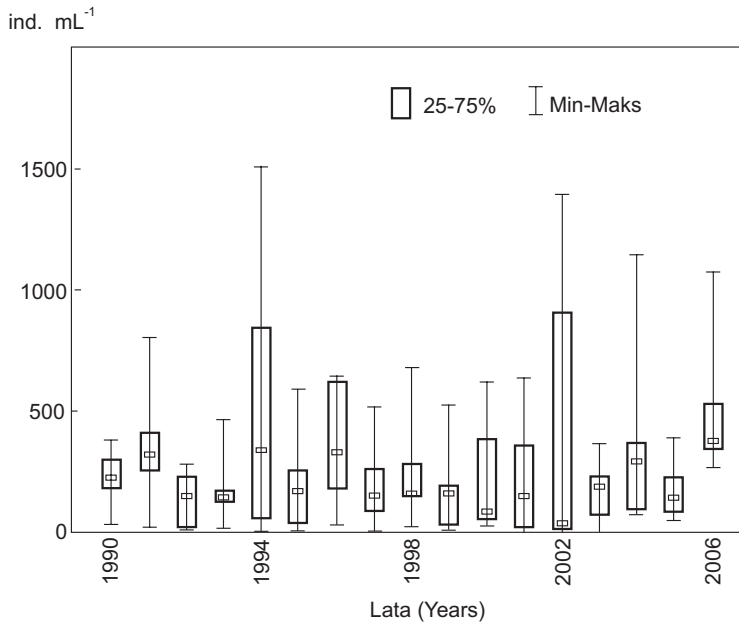
Tab. 9. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min.-max.) of the density of CS strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	5,20	14,70	0,00-52,00
Kwiecień	17	0,40 *	1,80 *	0,00-7,50
Maj	17	1,20 *	4,80	0,00-20,00
Czerwiec	17	13,20	32,40	0,00-118,00
Lipiec	17	298,40 **	847,70 **	0,00-3522,00 **
Sierpień	17	1231,80 **	5045,80 **	0,00-20812,00 **
Wrzesień	17	2,80	8,60	0,00-35,00
Październik	15	2,70	5,60	0,00-15,00
Listopad	15	0,30 *	1,30 *	0,00-5,00



Ryc. 21. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności strategów CSR w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig.21. Average and standard deviation of density of CSR strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)



Ryc. 22. Zakres (min.-maks.) średniej liczebności strategów CSR w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006

Fig.22. Ranges (min.-max.) of the average density of CSR strategists in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir 1990–2006)

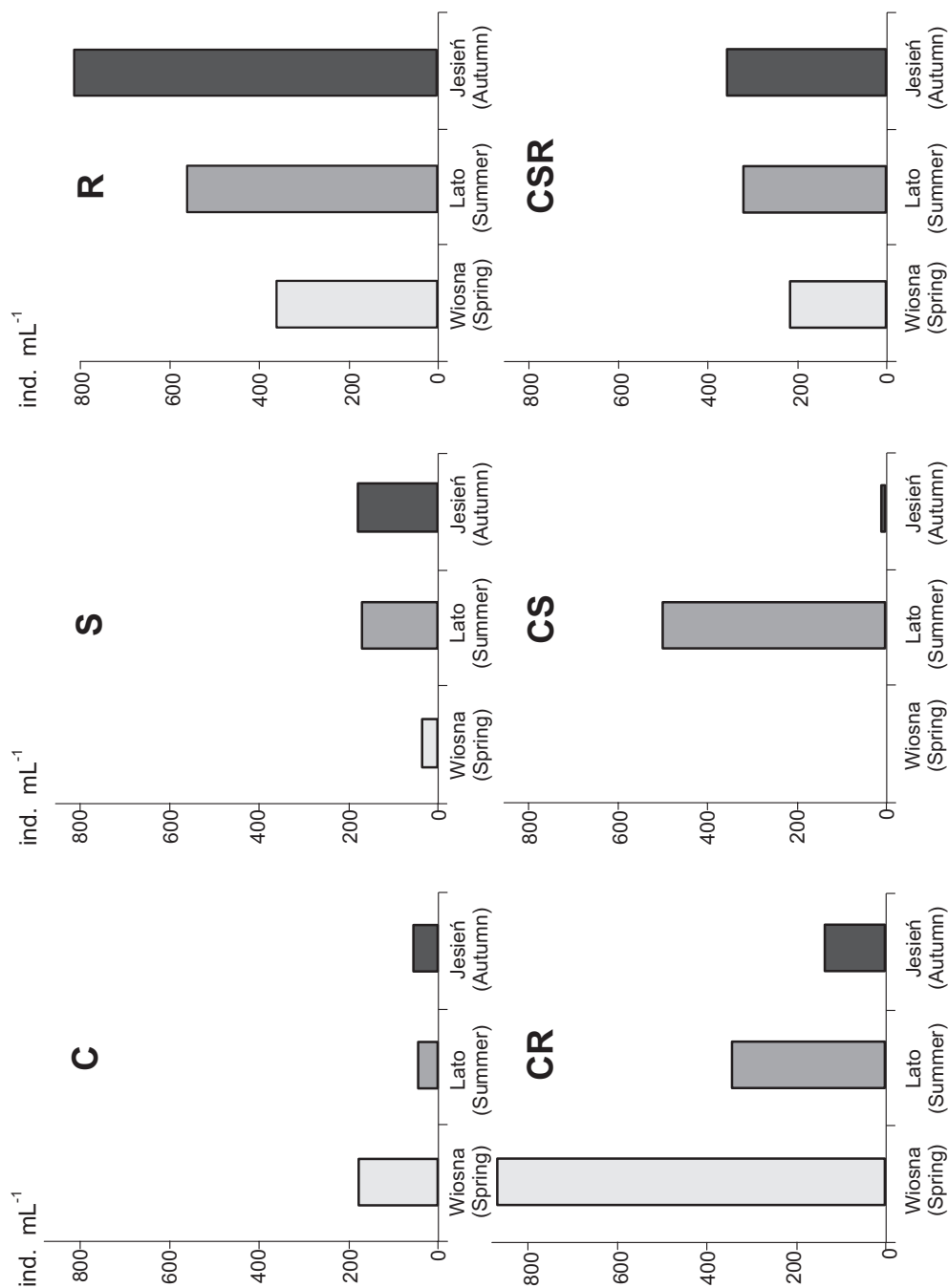
Tab. 10. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min.-maks.) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) strategów CSR w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 10. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min.-max.) of the density of CSR strategists (ind. mL⁻¹) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD	min.-maks.
Marzec	13	101,20 *	80,70 *	7,50-280,00
Kwiecień	17	195,03	178,83	0,00-524,50
Maj	17	178,26	183,38	0,00-620,00
Czerwiec	17	334,55 **	317,82 **	10,00-1075,00
Lipiec	17	263,66	213,96	0,00-679,00
Sierpień	17	290,39	274,52	0,00-1146,00
Wrzesień	17	396,50 **	449,42**	0,00-1510,00
Październik	15	319,00 **	195,10	45,00-620,00
Listopad	15	293,13	294,37	0,00-1040,00

4.1.3. Podsumowanie badań wieloletnich w Zbiorniku Dobczyckim dotyczących występowania poszczególnych typów strategii

Poszczególne grupy strategów wykazały różne tendencje rozwojowe w sezonach: wiosna, lato, jesień (Ryc. 23).



Ryc. 23. Kierunki rozwoju poszczególnych typów strategii w sezonach lat 1990–2006 (średnia liczebność) / Fig. 23. Directions of development of particular strategists during the seasons, 1990–2006 (average density)

Na podstawie zamieszczonych powyżej kierunków rozwoju przedstawiono model rozwoju poszczególnych typów strategii w sezonach (Ryc. 24).

Stwierdzono 3 kierunki rozwoju poszczególnych strategów:

1. *C* i *CR* – najliczniej rozwijały się wiosną,
2. *S*, *R*, *CSR* – najliczniej rozwijały się jesienią, najsłabiej wiosną; kierunek przeciwny do *C* i *CR*,
3. *CS* – najliczniej rozwijały się latem, w pozostałych okresach obecne w bardzo niewielkich ilościach.

Statystycznie istotne różnice liczebności poszczególnych strategów pomiędzy latami stwierdzono dla *R* i *CR* strategów, a pomiędzy sezonami dla strategów *S*, *CR*, *CS* i *CSR*.

Strategie główne		Strategie pośrednie	
<i>C</i>	WIOSNA > JESIEŃ > LATO	<i>CR</i>	WIOSNA > LATO > JESIEŃ
<i>S</i>	JESIEŃ > LATO > WIOSNA	<i>CS</i>	LATO > JESIEŃ > WIOSNA
<i>R</i>	JESIEŃ > LATO > WIOSNA	<i>CSR</i>	JESIEŃ > LATO > WIOSNA

Ryc. 24. Model sezonowego rozwoju poszczególnych strategów

Fig. 24. Model of the seasonal development of particular strategists

4.2. Wyniki – czynniki abiotyczne

4.2.1. Hydrologia rzeki Raby

Zbiornik Dobczycki zasilany jest głównie wodami rzeki Raby (88,6%). Na podstawie średnich rocznych przepływów rzeki wyróżniono 3 grupy lat (Ryc. 25):

- Lata z najwyższymi przepływami rzeki: 1996, 1997, 2001. W latach tych stwierdzono największą zmienność przepływów. Były to lata najsłabszej stabilności hydrologicznej, z obecnością fal wezbraniowych lub powodziowych, powodujących całkowite zaburzenia ekosystemu Zbiornika Dobczyckiego.
- Lata z najniższymi przepływami rzeki: 1990, 1992–1994, 2003. Lata 1990, 1992 i 2002 cechowały się najmniejszą zmiennością przepływów rzeki. Były to równocześnie lata największej stabilności hydrologicznej.
- Pozostałe lata badań cechowały średnie wielkości przepływów rzeki Raby i przeciętna ich zmienność.

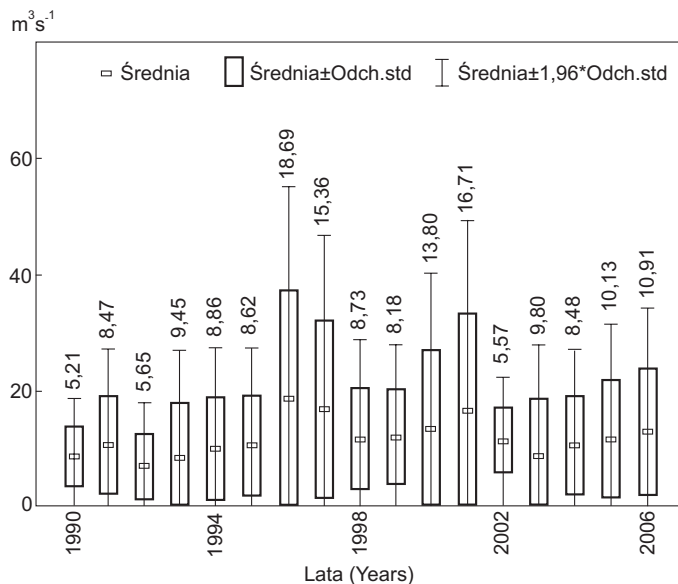
Niskie i wysokie stany wód rzecznych (odpowiadające przepływowi rzeki niskim i wysokim) mogą wprowadzić zaburzenia w funkcjonowaniu zbiornika, zmieniając jego cykl roczny lub sezonowy. Za najbardziej suchy rok przed wybudowaniem zbiornika uznaje się rok 1932, ze średnim rocznym przepływem Raby $4,21 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$. W badanym okresie lata najbardziej „suche”, z najniższymi przepływami rzeki Raby, to lata: 1992 (średnia – $6,72 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$) i 2003 (średnia – $7,91 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$).

Lata, w których wystąpiły wezbrania powodziowe to lata: 1997, 2001, 2005 (Tab. 11). Według instrukcji eksploatacyjnej zbiornika „wezbranie powodziowe” to dopływ rzeki Raby przekraczający $300 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ (Matek 2000). Pozostałe lata z bardzo wysokimi stanami wód rzecznych, ale poniżej wartości określonej jako wezbranie powodziowe, to lata: 1996, 2001 i 2006.

Miesiące jesienne (wrzesień, październik, listopad) były miesiącami, w których stwierdzano najniższe przepływy rzeki (Tab. 12). Miesiące z najwyższymi przepływami to miesiące wiosenne (marzec, kwiecień), związane z okresami topnienia śniegu oraz miesiąc lipiec (letnie opady deszczu). Miesiącami o największej zmienności przepływów rzeki były: lipiec i wrzesień, a najmniejszej – listopad.

Miesiące wiosenne charakteryzowały się wysokimi przepływami rzeki wprowadzającej wody do zbiornika, ale w okresie badań (1990–2006) nie stwierdzono w tym czasie wezbrań powodziowych. Pomimo wysokiego stanu wód, były to stany „zaburzeń umiarkowanych”, bowiem w całym tym okresie nie nastąpił gwałtowny wpływ wód rzecznych, a wysoki stan i szybka wymiana wody utrzymywała się przez dłuższy okres czasu. Sytuacja „dużych zaburzeń” pojawiała się w okresach letnich i (sporadycznie) wczesno-jesiennych (wrzesień).

Najczęściej powtarzającym się miesiącem z najniższymi przepływami rzeki warunkującymi niskie stany wód w zbiorniku był październik. Najdłuższy okres najniższych przepływów rzeki to lato-jesień (sierpień-listopad) 2003 r., jesień (wrzesień-październik) 2004 r. i jesień (październik-listopad) 2005 r. Najwyższe przepływy Raby stwierdzono w lipcu 1997 i 2001 r. oraz we wrześniu 1996 r. (Tab. 13).



Ryc. 25. Średnia i odchylenie standardowe średnich przepływów rzeki Raby zasilającej Zbiornik Dobczycki (lata 1990–2006) (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig.25. Average and standard deviation of the Raba River flows (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

Tab. 11. Wezbrania powodziowe i wysokie stany wód (wysokie fale) rzeki Raby dopływającej do Zbiornika Dobczyckiego (lata 1990–2006)

Tab. 11. High water inflows and floods of the Raba River flow to the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

Wezbrania powodziowe	Wielkość fali (m³ s⁻¹)
9 lipca 1997	542,00
26 lipca 2001	315,00
11 czerwca 2005	348,00
Wysokie fale	
8 września 1996	248,20
9 września 1996	249,80
10 lipca 1997	221,00
28 lipca 2001	271,00
19 marca 2005	221,30
30 marca 2006	255,00

Tab. 12. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średnich przepływów rzeki Raby (m^3s^{-1}) dopływającej do Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006

(** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 12. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the Raba River flows (m^3s^{-1}) influxes to the Dobczycki dam reservoir during 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	17	17,70 **	10,42
Kwiecień	17	19,20 **	8,20
Maj	17	10,50	6,52
Czerwiec	17	12,10	7,97
Lipiec	17	14,10	17,36 **
Sierpień	17	9,90	8,26
Wrzesień	17	8,40	13,82 **
Październik	17	5,90 *	5,47
Listopad	17	6,70 *	3,96 *

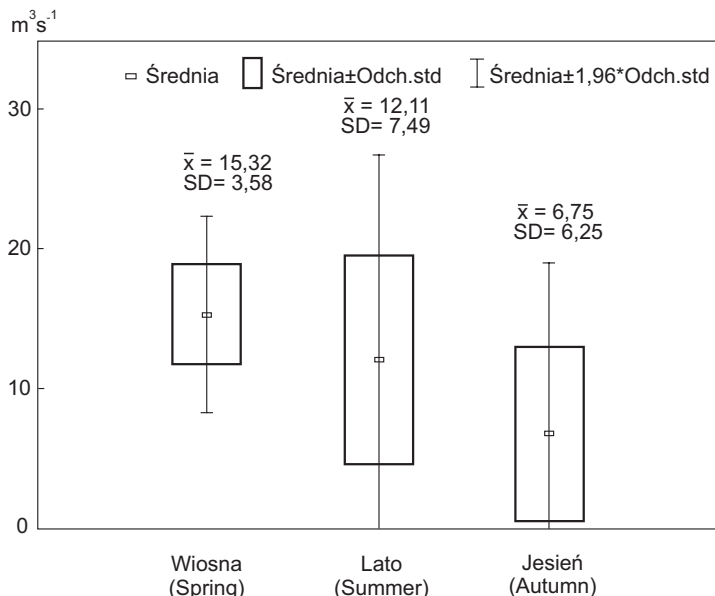
Najczęściej w miesiącach jesiennych (październik-listopad) notowano najniższe przepływy rzeki. Zwykle był to okres najwyższej stabilności hydrologicznej, bez zaburzeń spowodowanych gwałtownymi wpływami wód, jak działo się to w przypadku okresów letnich. Również średnia sezonowa wskazała najniższe przepływy w okresach jesiennych. W miesiącach letnich niskie przepływy zanotowano tylko w dwóch latach: 1992 i 2003, a w miesiącach wiosennych w ogóle nie stwierdzono takiego zjawiska. Paradoksalnie, nie stwierdzono wezbrań powodziowych w okresach wiosennych, chociaż był to okres o najwyższej średniej przepływów rzeki (Ryc. 26).

Pomimo najwyższej średniej przepływów rzeki Raby w okresach wiosennych, wiosnę można uznać za sezon najbardziej przewidywalny i najmniej zmienny (Ryc. 26). Lato było okresem o największych zaburzeniach hydrologicznych, najbardziej zmiennym. Właśnie latem najczęściej zdarzały się zaburzenia, na skutek gwałtownego dopływu wód rzecznych, powodujące zniszczenie stratyfikacji termicznej i stabilności ekosystemu. Jesień charakteryzowała się najniższymi przepływami wód rzeki, ale z dość dużą ich zmiennością.

Tab. 13. Okresy najwyższych i najniższych przepływów rzeki Raby dopływającej do Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006

Tab. 13. Periods of the highest and the lowest inflows of the Raba River to the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006 years

Miesiąc	Najniższe przepływy $< 2,00$ (m^3s^{-1})	Najwyższe przepływy $> 50,00$ (m^3s^{-1})
Marzec	--	--
Kwiecień	--	--
Maj	--	--
Czerwiec	--	--
Lipiec	--	1997, 2001
Sierpień	1992, 2003	--
Wrzesień	2003, 2004	1996
Październik	1993, 1995, 2000, 2003, 2004, 2005, 2006	--
Listopad	1993, 2000, 2003, 2005	--



Ryc. 26. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średnich przepływów rzeki Raby dopływającej do Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig.26. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the Raba River flows during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

Stwierdzono statystycznie istotne różnice (jednoczynnikowa analiza wariancji) wielkości przepływów rzeki Raby pomiędzy latami ($F=5,820$; $p=0,0037$), sezonami ($F=9,775$; $p=0,0001$) oraz miesiącami ($F=3,889$; $p=0,0004$).

4.2.2. Temperatura wody

Ze względu na średnie temperatury wody w epilimnionie wyróżniono lata (Ryc. 27):

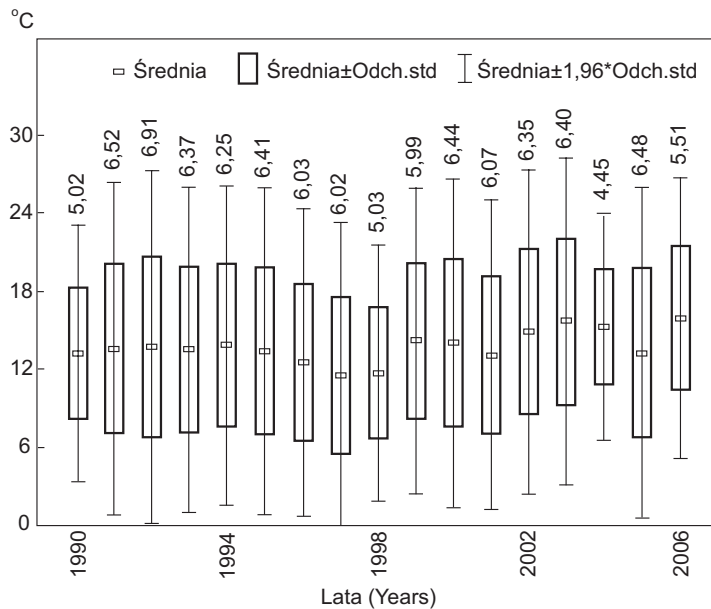
- z niską temperaturą wody: 1996, 1997, 1998;
- z wysoką temperaturą: 2003, 2004, 2006;
- pośrednie – pozostałe lata.

Najbardziej zmienny był rok 1992, a najmniej 2004, chociaż generalnie nie stwierdzono dużych różnic w zmienności temperatury epilimnionu w poszczególnych latach (Ryc. 27).

W ciągu sezonu badawczego temperatura wody wykazała przebieg klasyczny dla strefy klimatu umiarkowanego: od najchłodniejszych temperatur w marcu do najcieplejszych w miesiącach letnich (lipiec-sierpień). Największą zmienność temperatury wody stwierdzono w czerwcu i październiku (Tab. 14).

Wiosna była okresem najniższej średniej temperatury i największej zmienności temperatury wody w epilimnionie. Latem stwierdzono najwyższą średnią temperaturę wody i najmniejszą jej zmienność, a jesienią obserwowano średnią zmienność (Ryc. 28).

Stwierdzono różnice statystycznie istotne (jednoczynnikowa analiza wariancji) temperatury wody w epilimnionie pomiędzy sezonami ($F=91,735$; $p<0,0000$) i miesiącami ($F=181,870$; $p<0,0000$). Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych temperatury wody w epilimnionie pomiędzy latami.



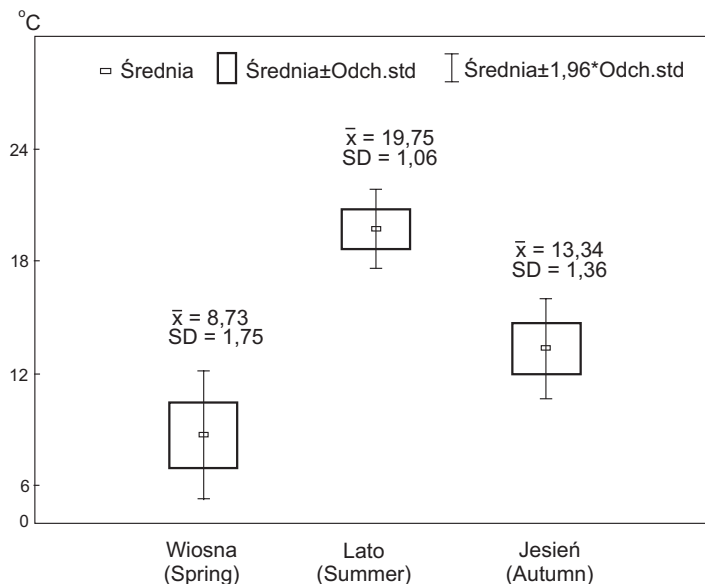
Ryc. 27. Średnia i odchylenie standardowe średniej temperatury wód w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe (SD))

Fig. 27. Average and standard deviation of the water temperature in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

Tab. 14. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej temperatury wody (°C) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 14. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of water temperature (°C) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	14	3,11 *	1,22
Kwiecień	17	7,12 *	1,44
Maj	17	14,16	1,99
Czerwiec	17	16,46	2,70 **
Lipiec	17	20,34 **	1,41
Sierpień	16	20,66 **	1,29
Wrzesień	17	17,29	1,86
Październik	17	13,64	2,01 **
Listopad	17	8,74 *	1,43



Ryc. 28. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej temperatury wody w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 28. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the water temperature in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn) (1990–2006)

4.2.3. Przezroczystość wody

Na podstawie średniej przezroczystości wody wyróżniono lata (Ryc. 29):

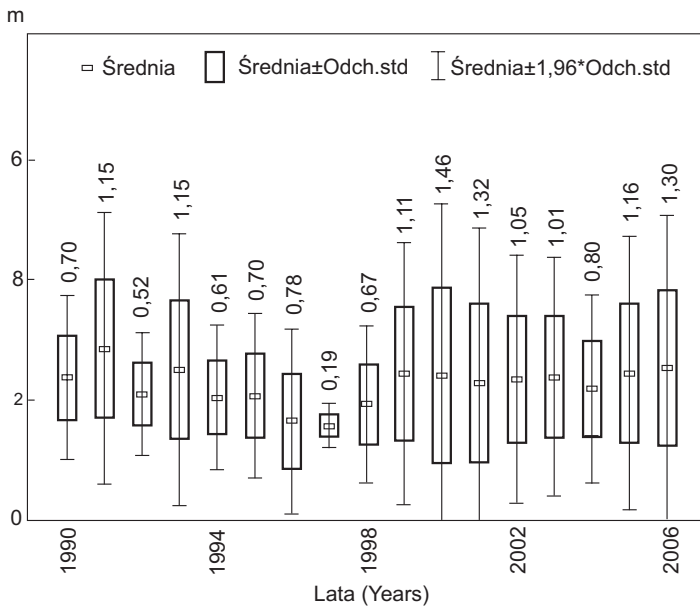
- z dużą przezroczystością: 1991, 1993, 1999, 2000, 2006;
- z małą przezroczystością: 1996, 1997, 1998;
- pozostałe lata z pośrednimi wartościami przezroczystości.

Najmniejsza średnia przezroczystość została stwierdzona w latach, w których miał miejsce najwyższy przepływ rzeki Raby. Największą zmienność obserwowano w latach: 2000 i 2001, a najmniejszą w 1997 r.

Największą zmienność przezroczystości stwierdzono w miesiącach: marzec i październik, a najmniejszą w kwietniu i listopadzie. Najmniejszą średnią przezroczystość wody stwierdzono w miesiącach wiosennych (marzec, kwiecień) oraz w listopadzie, a największą w czerwcu (okresy tzw. „fazy czystej wody”) (Tab. 15).

Wiosna była okresem najniższej przezroczystości wody, ale też i najniższej jej zmienności. W lecie stwierdzono najwyższą przezroczystość i średnią zmienność, a jesień była najbardziej zmienna pod względem tego parametru i miała średnią niewiele niższą w porównaniu do lata (Ryc. 30).

Statystycznie istotne różnice przezroczystości wody stwierdzono (jednoczynnikowa analiza wariancji) pomiędzy sezonami ($F=18,726$; $p<0,0000$) i miesiącami ($F=8,340$; $p<0,0000$). Nie stwierdzono natomiast istotnych różnic pomiędzy latami.



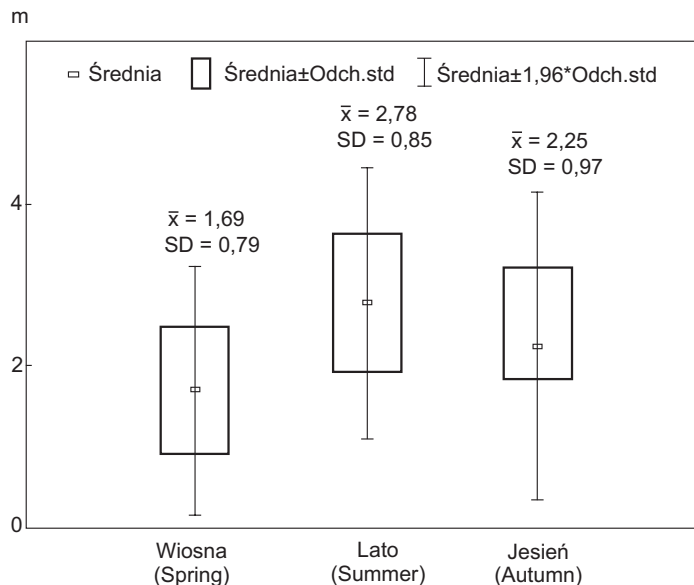
Ryc. 29. Średnia i odchylenie standardowe średniej przezroczystości wody w Zbiorniku Dobczyckim w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 29. Average and standard deviation of the transparency in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

Tab. 15. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej przezroczystości wody (m) w Zbiorniku Dobczyckim w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 15. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of water transparency (m) in the Dobczycki dam reservoir during 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	14	1,83 *	1,07 **
Kwiecień	17	1,35 *	0,46 *
Maj	17	1,92	0,68
Czerwiec	17	3,25 **	0,90
Lipiec	17	2,44	0,70
Sierpień	16	2,63	0,77
Wrzesień	17	2,61	0,99
Październik	17	2,40	1,13 **
Listopad	17	1,72 *	0,47 *

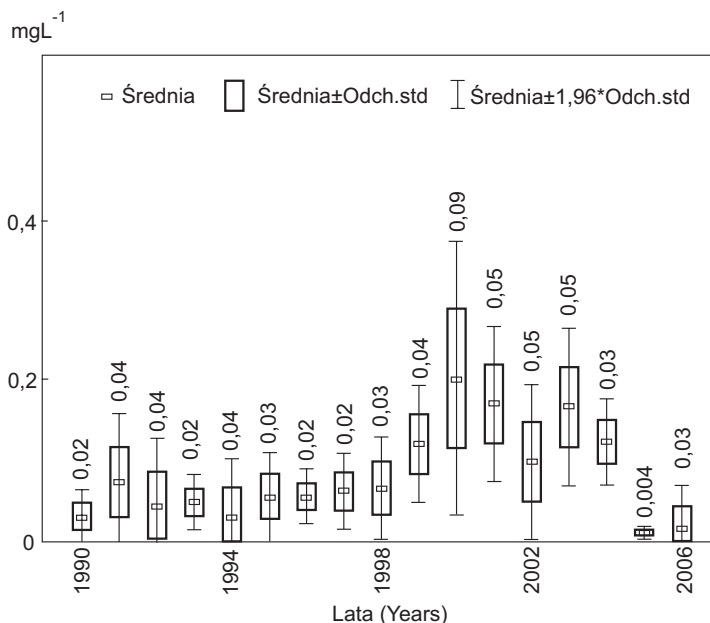


Ryc. 30. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej przezroczystości wody Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 30. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the transparency in the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn) (1990–2006)

4.2.4. Koncentracja fosforanów

Ze względu na średnią koncentrację fosforanów w epilimnionie, wydzielono lata charakteryzujące się (Ryc. 31):



Ryc. 31. Średnia i odchylenie standardowe średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 31. Average and standard deviation of the phosphate concentrations in the epilimnion in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

- małą średnią koncentracją fosforanów: 1990, 1994, 2005, 2006;
- dużą średnią koncentracją fosforanów: 2000, 2001, 2003;
- pozostałe lata z przeciętnymi wartościami średniej koncentracji fosforanów.

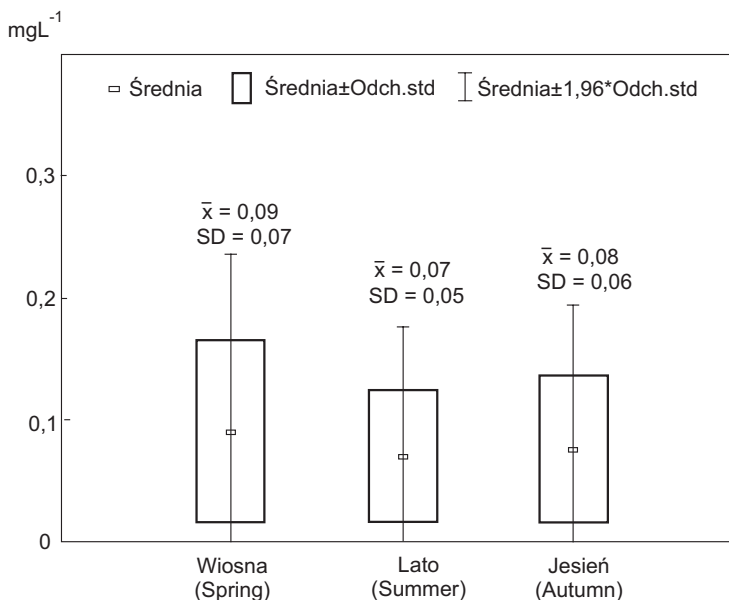
Najniższą średnią koncentrację fosforanów stwierdzono w początkowych latach dziewięćdziesiątych XX wieku i w latach 2005–2006. W latach 1999–2004 stwierdzono największą średnią ich koncentrację. Największą zmienność koncentracji fosforanów obserwowano w 2000 r., a najmniejszą w 2005 r.

Największą zmienność koncentracji fosforanów oraz ich największą średnią wartość stwierdzono w miesiącach wiosennych (marzec-kwiecień), a najmniejszą w sierpniu. Najmniejszą śred-

Tab. 16. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji fosforanów (mg L^{-1}) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 16. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of phosphate concentrations (mg L^{-1}) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	14	0,10 **	0,08 **
Kwiecień	17	0,09 **	0,09 **
Maj	17	0,07	0,07
Czerwiec	17	0,08	0,07
Lipiec	17	0,08	0,06
Sierpień	16	0,06 *	0,05 *
Wrzesień	17	0,07	0,06
Październik	17	0,07	0,06
Listopad	16	0,08	0,07



Ryc. 32. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 32. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the phosphate concentration in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

nią koncentrację fosforanów stwierdzono późnym latem (sierpień), kiedy to prawdopodobnie następowało wyczerpanie związków pokarmowych poprzez rozwijający się wcześniej fitoplankton (Tab. 16).

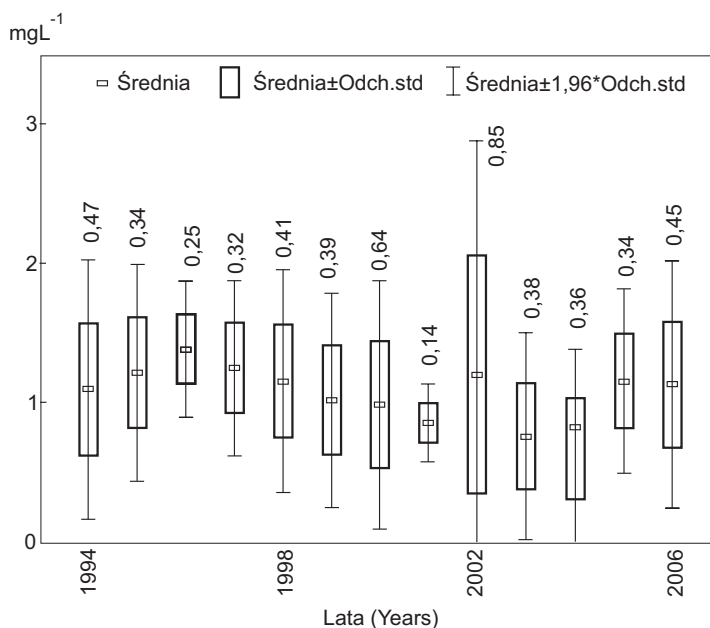
Największa średnia koncentracja fosforanów oraz największa zmienność tego parametru została stwierdzona wiosną, natomiast najniższe wartości średniej i najmniejsza zmienność wystąpiła w lecie. Jesienią średnia oraz zmienność tego parametru była nieznacznie większa niż w lecie (Ryc. 32). Stwierdzono różnice istotne statystycznie (jednoczynnikowa analiza wariancji) średniej koncentracji fosforanów pomiędzy latami ($F=16,734$; $p<0,0000$). Nie stwierdzono istotnych różnic fosforanów pomiędzy sezonami, ani miesiącami.

4.2.5. Koncentracja azotu azotanowego

Ze względu na średnią koncentrację azotu azotanowego wydzielono lata charakteryzujące się (Ryc. 33):

- małą średnią koncentracją: 1999, 2000, 2001, 2003 i 2004;
- dużą średnią koncentracją: 1996, 1997;
- wartościami średnimi: pozostałe lata.

Lata 2000–2001 oraz 2003–2004 charakteryzowały się spadkiem średniej koncentracji azotu azotanowego. Największą zmienność koncentracji azotanów stwierdzono w 2002 r., a najmniejszą w 2001 r. (Ryc. 33).



Ryc. 33. Średnia i odchylenie standardowe średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1994–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 33. Average and standard deviation of the nitrate nitrogen concentration in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (1994–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

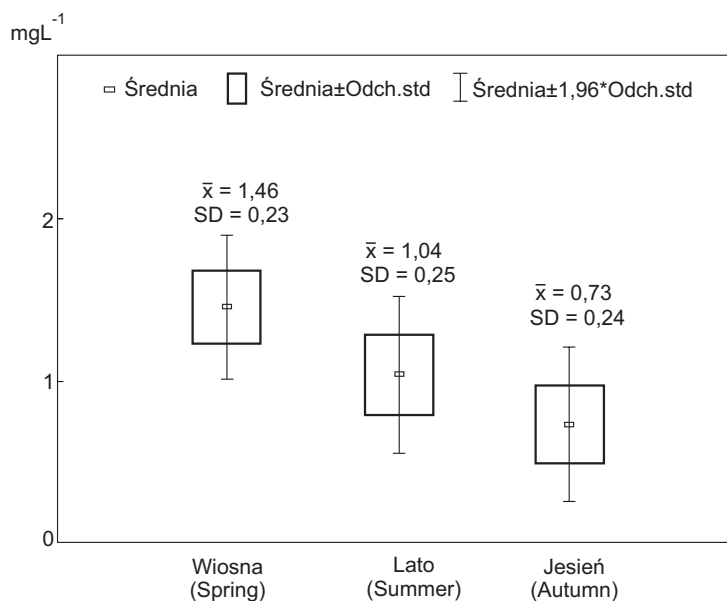
Największą zmienność koncentracji azotu azotanowego stwierdzono w czerwcu. W pozostałych miesiącach nie odnotowano różnic, a zmienność koncentracji pozostawała na podobnym poziomie. Największa średnia koncentracja azotu azotanowego w wodzie zbiornika wystąpiła w miesiącach wiosennych (marzec–kwiecień), a najniższa w jesieni (wrzesień–listopad) (Tab. 17).

Wiosna była okresem najwyższych, a jesień najniższych koncentracji azotu azotanowego. Zmienność w poszczególnych sezonach była zbliżona (Ryc. 34).

Tab. 17. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu azotanowego (mg L^{-1}) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1994–2006 (** największe wartości)

Tab. 17. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of nitrate nitrogen concentrations (mg L^{-1}) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during 1994–2006 (** the highest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	10	1,49	0,29
Kwiecień	13	1,61 **	0,26
Maj	13	1,30	0,24
Czerwiec	13	1,31	0,64 **
Lipiec	13	0,98	0,23
Sierpień	12	0,82	0,22
Wrzesień	13	0,71	0,26
Październik	13	0,75	0,21
Listopad	12	0,78	0,28



Ryc. 34. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1994–2006

Fig. 34. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the nitrate nitrogen concentration in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1994–2006

Stwierdzono różnice istotne statystycznie (jednoczynnikowa analiza wariancji) koncentracji azotu azotanowego pomiędzy latami ($F=1,880$; $p=0,0459$), sezonami ($F=42,158$; $p<0,0000$) oraz pomiędzy miesiącami ($F=14,800$; $p<0,0000$).

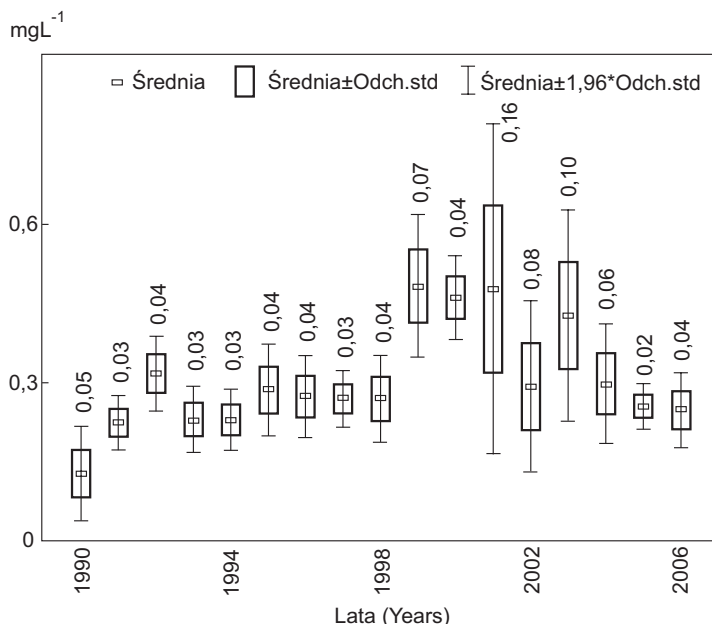
4.2.6. Koncentracja azotu amonowego

Ze względu na średnią koncentrację formy amonowej wydzielono lata charakteryzujące się (Ryc. 35):

- niską średnią koncentracją azotu amonowego: 1990 r.;
- wysoką średnią koncentracją azotu amonowego: 1999–2001 oraz 2003 r.;

- przeciętną koncentracją azotu amonowego: pozostałe lata.

Od 1999 r. stwierdzono wzrost średniej koncentracji formy amonowej, który utrzymał się do 2001 r., po czym nastąpił spadek w 2002 r., ponowny wzrost w 2003 r. i w kolejnych latach (2004–2006) ponowny spadek (Ryc. 35). Największą zmienność koncentracji azotu amonowego obserwowano w 2001 i 2003 r., a najmniejszą w 2005 r. Największą zmienność średniej koncentracji azotu amonowego stwierdzono we wrześniu, a najmniejszą w sierpniu i listopadzie (Tab. 18).



Ryc. 35. Średnia i odchylenie standardowe średniej koncentracji azotu amonowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w latach 1990–2006 (wartości wpisane nad słupkami oznaczają odchylenie standardowe – SD)

Fig. 35. Average and standard deviation of the ammonia nitrogen concentration in the epilimnion in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006). Values above the bars are standard deviation (SD)

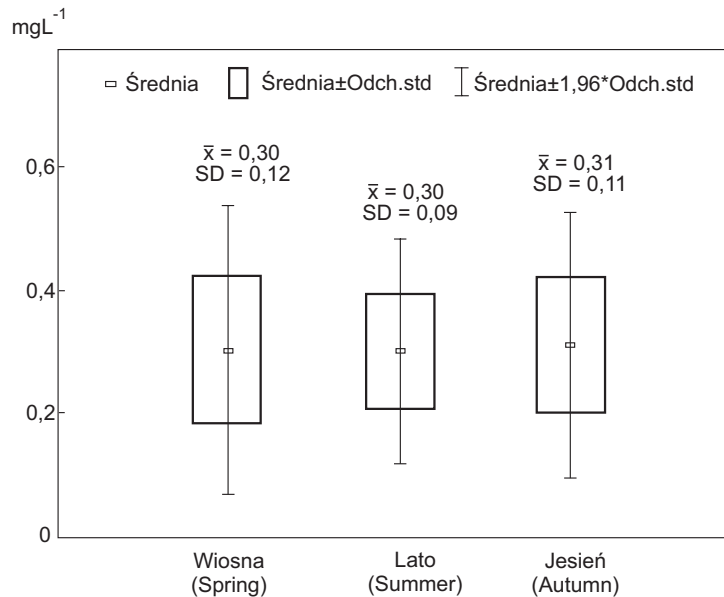
Tab. 18. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu amonowego (mg L^{-1}) w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w poszczególnych miesiącach lat 1990–2006 (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 18. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of ammonia nitrogen concentrations (mg L^{-1}) in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during 1990–2006 (**the highest values, * the lowest values)

Miesiąc	N ważnych	\bar{x}	SD
Marzec	14	0,29	0,12
Kwiecień	17	0,31	0,14
Maj	17	0,29	0,10
Czerwiec	17	0,31	0,11
Lipiec	17	0,31	0,10
Sierpień	16	0,28 *	0,09 *
Wrzesień	17	0,32 **	0,18 **
Październik	17	0,30	0,10
Listopad	17	0,31	0,09 *

Zmienność koncentracji azotu amonowego oraz ich średnia we wszystkich trzech sezonach była podobna (Ryc. 36).

Stwierdzono różnice statystycznie istotne (jednoczynnikowa analiza wariancji) średniej koncentracji azotu amonowego pomiędzy latami ($F=23,969$; $p<0,0000$). Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych koncentracji azotu amonowego pomiędzy sezonami, ani miesiącami.



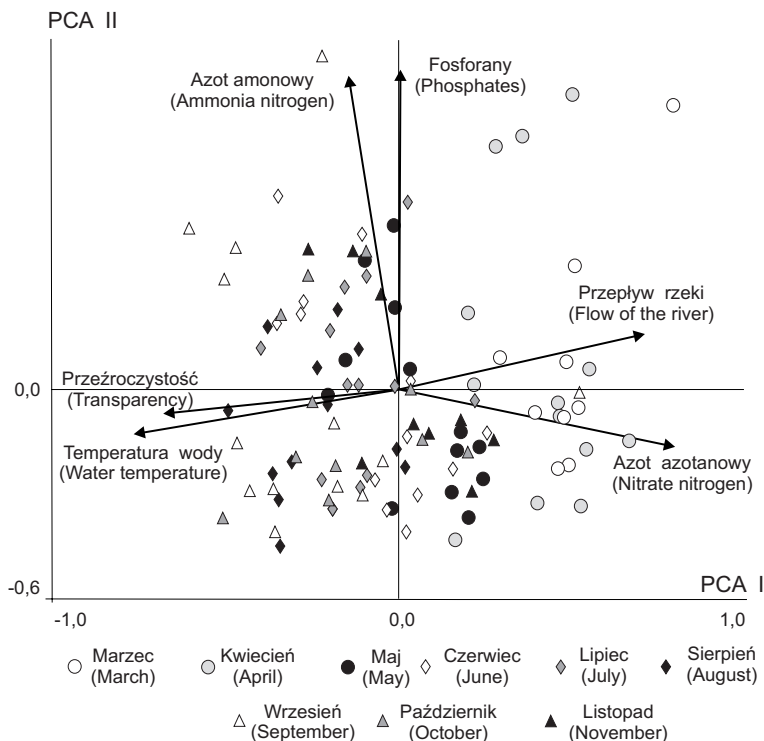
Ryc. 36. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu amonowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego w sezonach (wiosna, lato, jesień) lat 1990–2006

Fig. 36. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of the ammonia nitrogen concentration in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir during the seasons (spring, summer, and autumn), 1990–2006

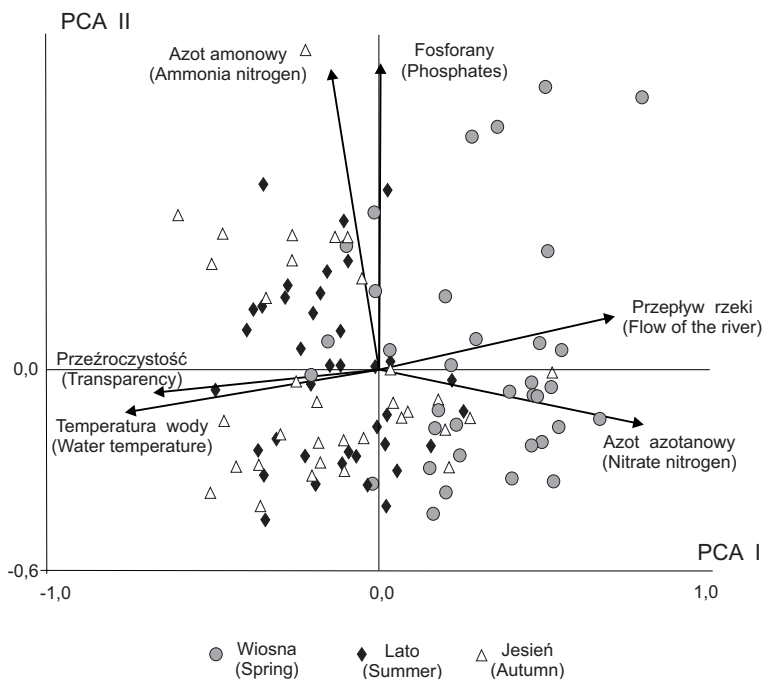
4.3. Analizy ordynacyjne

Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla czynników środowiskowych (Ryc. 37 i 38) wykazała, że pierwsza oś (PCA I) wyjaśniła 36,7% zmienności czynników środowiskowych, a druga (PCA II) 28,6%. W sumie obie osie wyjaśniły 65,3% zmienności. Wartości własne pierwszych czterech osi wyniosły odpowiednio: 2,202; 1,716; 0,894 i 0,522. Najwyższe ładunki na osi pierwszej stwierdzono dla średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie i średnich przepływów rzeki Raby. Wysoki negatywny udział w osi pierwszej stwierdzono dla średniej temperatury wody w epilimnionie i średniej przezroczystości wody. Z osią pierwszą związany był okres wiosny (marzec i kwiecień). Wysoki ładunek na osi drugiej (PCA II) stwierdzono dla koncentracji fosforanów w epilimnionie. Z osią tą związany był okres wiosenny (kwiecień). Późna wiosna (maj), lato i jesień utworzyły oddzielną grupę, w której nie wydzielono podgrup. Okresy lata i jesieni związane były pozytywnie z temperaturą wody w epilimnionie i przezroczystością oraz negatywnie z przepływami rzeki Raby i koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie. Analiza PCA nie wykazała grupowania czynników środowiska, w związku z żadnym z badanych lat.

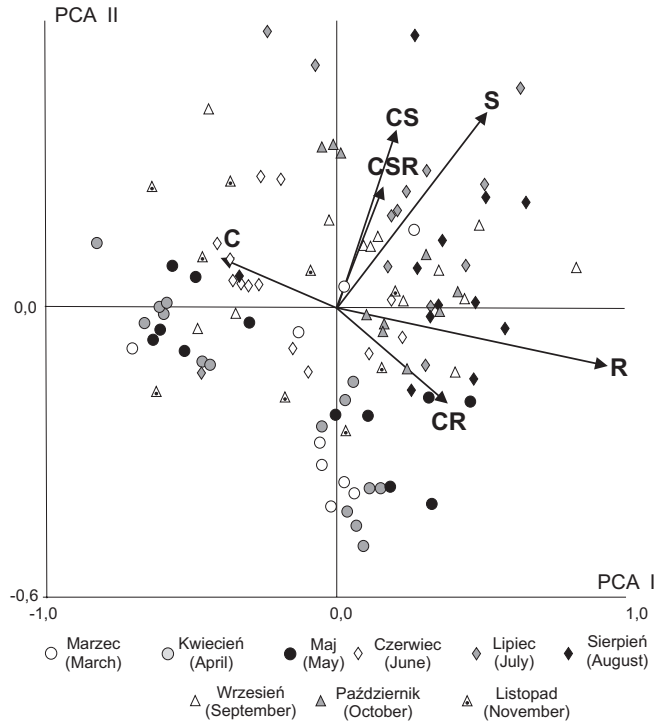
Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla liczebności poszczególnych typów strategii (Ryc. 39 i 40) wykazała, że pierwsza oś (PCA I) wyjaśniła 35,6% zmienności strategów, a druga (PCA II) 18,1%. W sumie obie osie wyjaśniły 53,7% zmienności. Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły: 2,146; 1,086; 0,900; 0,828. Najwyższe ładunki na osi pierwszej



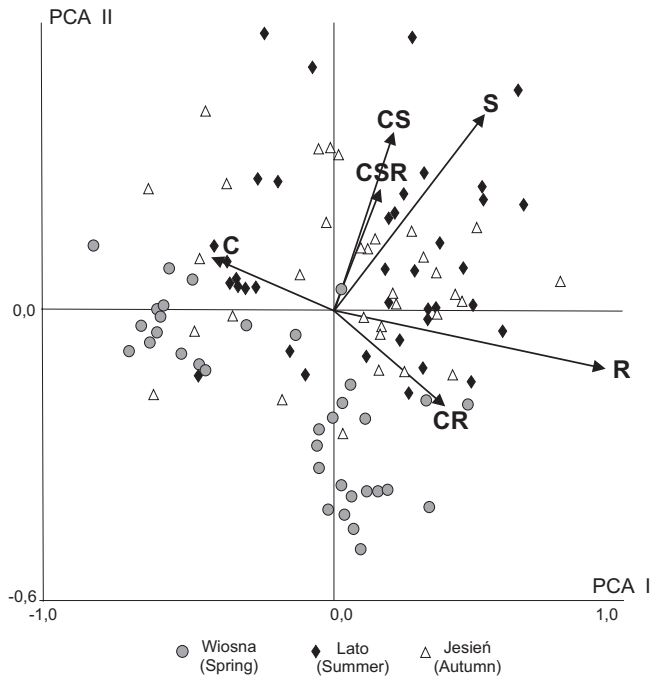
Ryc. 37. Zbiornik Dobczycki lata 1990–2006 – diagram PCA dla czynników środowiskowych w miesiącach
 Fig. 37. PCA diagram of environmental factors during the months in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)



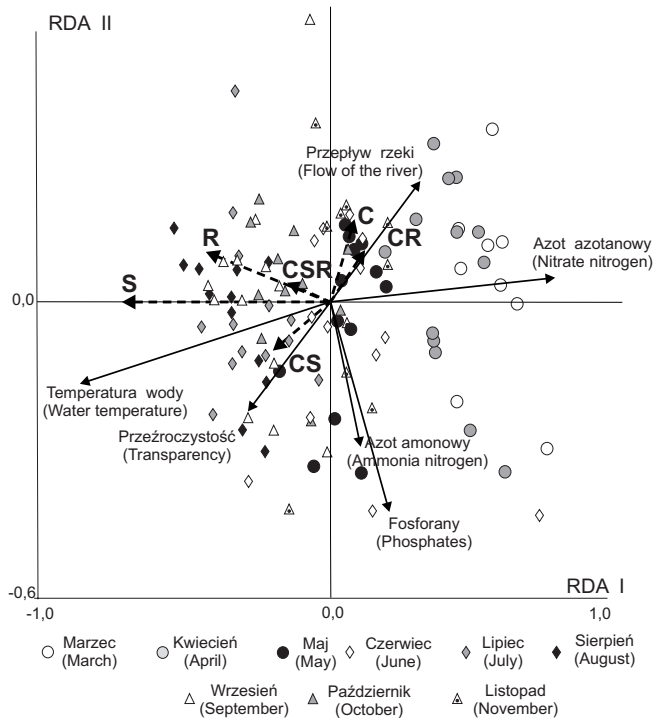
Ryc. 38. Zbiornik Dobczycki lata 1990–2006 – diagram PCA dla czynników środowiskowych w sezonach
 Fig. 38. PCA diagram of environmental factors during the seasons (spring, summer, and autumn) in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)



Ryc. 39. Zbiornik Dobczycki lata 1990–2006 – diagram PCA, liczebność poszczególnych typów strategii w miesiącach
 Fig. 39. PCA diagram of density of strategists during the months in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

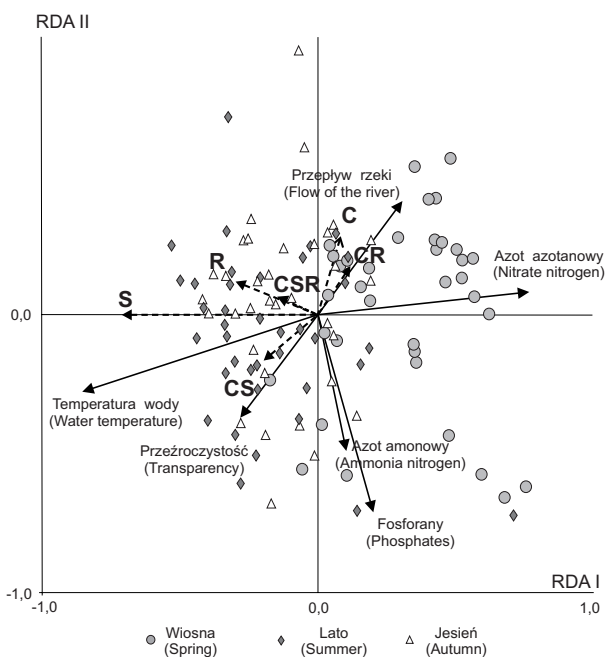


Ryc. 40. Zbiornik Dobczycki lata 1990–2006 – diagram PCA, liczebność poszczególnych typów strategii w sezonach
 Fig. 40. PCA diagram of density of strategists during the seasons (spring, summer, and autumn) in the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)



Ryc. 41. Diagram RDA – związki poszczególnych typów strategii z czynnikami środowiska w miesiącach, Zbiornik Dobczycki w latach 1990–2006

Fig. 41. RDA diagram of relationships between strategists and environmental factors during the months, the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)



Ryc. 42. Diagram RDA – związki poszczególnych typów strategii z czynnikami środowiska w sezonach, Zbiornik Dobczycki w latach 1990–2006

Fig. 42. RDA diagram of relationships between strategists and environmental factors during the seasons (spring, summer, and autumn), the Dobczycki dam reservoir (1990–2006)

(PCA I) stwierdzono dla liczebności strategów *R*, a wysoki negatywny udział w osi pierwszej stwierdzono dla liczebności strategów *C*. Wysoki ładunek na osi drugiej (PCA II) stwierdzono dla liczebności strategów *CS*, *CSR* i *S*, a negatywny udział dla liczebności strategów *CR*. Nie wyróżniono grup strategów związanych z miesiącami. Natomiast stwierdzono grupy strategów związane z sezonami. Wiosna związana była z wysoką liczebnością strategów *CR*. Grupa utworzona przez strategów typów *S*, *CS* i *CSR* była charakterystyczna dla okresu letnio-jesiennego. Okres ten był także charakteryzowany przez strategów *R*, ale nie były to te same okresy jesienne co w przypadku grupy strategów *S*, *CS* i *CSR*.

Również w tym przypadku analiza PCA nie wykazała grupowania strategów, w związku z żadnym z badanych lat.

W analizie redundancji (RDA) pierwsze dwie osie kanoniczne (RDA I i RDA II) wyjaśniły 14,9% zmienności w składzie strategów (pierwsza 12,3%, druga 2,6%) (Ryc. 41 i 42). Natomiast obie osie wyjaśniły 73,9% obserwowanej zależności liczebność strategów – czynniki środowiskowe (pierwsza 60,0%, druga 13,9%). Pierwsza oś kanoniczna była statystycznie istotna ($p=0,002$) natomiast druga – nie ($p=0,310$). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły odpowiednio: 0,738; 0,156; 0,120 i 0,102. Stwierdzono pozytywny związek liczebności strategów *CR* z wysokimi przepływami rzeki oraz negatywny z przezroczystością wody i temperaturą wody w epilimnionie. Ponadto stwierdzono pozytywny związek liczebności strategów *CS* z temperaturą wody w epilimnionie i przezroczystością oraz negatywny z wysokimi przepływami rzeki; pozytywny związek liczebności strategów *S* z temperaturą wody w epilimnionie, a negatywny z wysoką koncentracją azotu azotanowego oraz pozytywny związek liczebności strategów *C* z wysokimi przepływami rzeki, a negatywny z temperaturą wody w epilimnionie i przezroczystością.

Wysoka liczebność strategów *CR* była związana z okresem wiosennym, a strategów *C* z letnio-jesienno. Stratedzy *S*, *R*, *CSR* i *CS* byli związani z okresem letnio-jesienno. Stratedzy *CSR* wykazali związek raczej z jesienią, a *CS* raczej z latem. Stratedzy *CS* nie byli związani ze strategami *R*, *S* i *CSR*.

4.4. Podsumowanie

Wieloletnie badania pozwoliły na przeprowadzenie obserwacji ekosystemu zbiornika w latach z różną wielkością przepływów rzeki Raby. Wydzielono lata z wysokimi, niskimi oraz z pośrednimi wartościami tego czynnika. W latach 1996 i 1997, zaklasyfikowanych do lat z wysokimi przepływami wód rzeki Raby, stwierdzono niskie średnie temperatury epilimnionu, niską przezroczystość oraz wysokie średnie wartości koncentracji azotu azotanowego. Nie stwierdzono podobnej regularności dla lat z niskimi przepływami rzeki Raby.

Dla większości badanych czynników stwierdzono różnice statystycznie istotne pomiędzy latami z wysokimi i niskimi przepływami wód rzeki (Tab. 19). Były to wielkości przepływów rzeki Raby, przezroczystość wody średnia koncentracja fosforanów i azotu amonowego w epilimnionie.

Tab. 19. Parametry abiotyczne – różnice istotne statystycznie pomiędzy latami z wysokimi i niskimi przepływami rzeki Raby (test *t*), Zbiornik Dobczycki, lata 1990–2006

Tab. 19. The abiotic parameters, which were statistically significant different between years with high and low flows of the Raba River (test *t*), the Dobczycki dam reservoir in 1990–2006

Parametr	t	p
Przepływy rzeki Raby	-2,94	0,0044
Przezroczystość	-2,15	0,0349
Koncentracja P-PO ₄	2,15	0,0352
Koncentracja N-NH ₄	-2,40	0,0190

Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic średniej ogólnej liczebności fitoplanktonu pomiędzy latami różniącymi się wysokością przepływów rzeki Raby, ale stwierdzono istotne różnice pomiędzy latami różniącymi się wielkością stężeń fosforanów i azotu amonowego.

Pośród poszczególnych typów strategii tylko stratedzy *R* i *CR* wykazali istotne różnice pomiędzy latami różniącymi się wysokością przepływów (liczebność strategów *R*) lub wielkością czynników chemicznych (liczebność strategów *CR*).

Istotne różnice pomiędzy sezonami (wiosna, lato, jesień) stwierdzono dla średniej temperatury wody w epilimnionie, przezroczystości, średniej liczebności strategów *S*, *CS*, *CR* i *CSR*.

Stwierdzono także istotne różnice pomiędzy miesiącami dla: wielkości przepływów rzeki, średniej temperatury wody w epilimnionie, przezroczystości, średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie, średniej liczebności ogólnej fitoplanktonu, średniej liczebności strategów *S*, *R*, *CR* i *CS*.

Analizy ordynacyjne nie utworzyły oddzielnych grup, które pozwoliłyby w pełni scharakteryzować poszczególne miesiące, natomiast grupy takie stwierdzono dla poszczególnych sezonów. Dlatego też, na podstawie analiz fitoplanktonu i wybranych czynników fizyczno-chemicznych stwierdzono, że trudno jest jednoznacznie opisać zmiany zarówno czynników abiotycznych, jak i zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu w aspekcie lat lub miesięcy. Natomiast bardzo dobrze pozwalają one na opisanie cech charakteryzujących poszczególne sezony roku (wiosna, lato, jesień):

- *WIOSNA*: ogólna średnia liczebność fitoplanktonu wiosną była podobna do średniej liczebności fitoplanktonu latem, ale wyższa niż jesienią. Pomimo tego zmienność liczebności fitoplanktonu w okresie wiosny była najniższa. Nie stwierdzono także wysokich wartości maksymalnych średniej ogólnej liczebności w tym okresie, w porównaniu z pozostałymi sezonami. Największą zmienność średniej liczebności poszczególnych typów strategii odnotowano dla strategów typu *CR*, *R* i *C*. Dominantami byli stratedzy *CR*, a najwyższe wartości maksymalne stwierdzono dla strategów *R*.

Wiosna charakteryzowała się najwyższą średnią przepływów rzeki Raby, ale równocześnie najmniejszą jej zmiennością. Był to okres najniższych średnich temperatur, ale równocześnie największej ich zmienności. Również wiosną stwierdzono najmniejszą przezroczystość wody i najmniejszą jej zmienność. Średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie była największa spośród wszystkich pór roku i wykazała największą zmienność. Największa średnia koncentracja w epilimnionie została stwierdzona także dla azotu azotanowego i amonowego. Opisane warunki środowiska były korzystne dla rozwoju organizmów wymagających dużej bezpośredniej dostępności pokarmu, ale równocześnie niewrażliwych na niską dostępność światła i niskie temperatury oraz znoszących zaburzenia ekosystemu w postaci stałych i długotrwałych wahań poziomu wody. Dominacja strategów *CR* i wysokie wartości maksymalne strategów *R* wskazują na zgodność charakterystyki parametrów fizyczno-chemicznych z wymaganiami opisanymi dla tych typów.

Analizy ordynacyjne wykazały zdecydowaną odmienną tej pory roku, w porównaniu z latem i jesienią.

Stratedzy typu *CR* byli charakterystyczni dla okresu wiosennego. Ich liczebność pozytywnie korelowała z wysokością przepływów rzeki, a negatywnie z przezroczystością wody i temperaturą wody w epilimnionie.

- *LATO*: stwierdzono średnią liczebność fitoplanktonu podobną do okresu wiosennego i wyższą niż w okresie jesiennym. Lato charakteryzowało się największą zmiennością średniej liczebności fitoplanktonu. Wśród strategów największą zmienność wykazali stratedzy *CS*. Typami dominującymi byli stratedzy: *CS* i *R*. Lato było też okresem, kiedy stratedzy *S* wykazali stosunkowo wysoki udział procentowy w liczebności wszystkich strategów.

Pod względem analizowanych parametrów abiotycznych w lecie stwierdzono średnie wartości przepływów rzeki, ale największą ich zmienność, najwyższe temperatury wody w epilimnio-

nie i największą przezroczystość wody. Temperatura wody latem była najmniej zmienna spośród omawianych pór roku. Stwierdzono najmniejszą średnią koncentrację fosforanów i azotu amonowego w epilimnionie oraz najmniejszą ich zmienność. Azot azotanowy wykazał wartości średnie. Okresu lata nie można opisać tak jednoznacznie, jak w przypadku wiosny i dlatego w zależności od rodzaju lata stwierdzano warunki dogodne dla gatunków odpornych na stres pokarmowy lub na zaburzenia.

Stwierdzono występowanie 3 wariantów okresu letniego: 1) lata, które można określić jako okresy stabilności (wykształcona stratyfikacja termiczna) z możliwą słabą dostępnością (lub nawet brakiem) pokarmu (stres); 2) lata, kiedy występowały silne zaburzenia środowiska (całkowite zniszczenie stratyfikacji), ale dostępny był pokarm (brak stresu), 3) lata z krótkotrwałymi zaburzeniami (możliwość powrotu ekosystemu do stabilności) i krótkotrwałym lub w ogóle nieobecnym stresem.

Analizy ordynacyjne nie rozdzieliły lata i jesieni tak wyraźnie jak okresu wiosny. Nie stwierdzono, aby lato było charakteryzowane przez jedną grupę czynników, co potwierdziło powyżej opisane warianty lata. Na podstawie wyników analiz porządkowania wydzielono 2 grupy:

– lato charakteryzowane przez wysokie wartości temperatury wody w epilimnionie i wysoką przezroczystość oraz niskie przepływy rzeki (lato stabilne – wariant 1 lub z krótkotrwałymi zaburzeniami – wariant 3) i związani z nimi stratedzy *S* i *CS*;

– lato związane ze strategiami *R* (lato z zaburzeniami – wariant 2).

• *JESIEN*: w okresie tym stwierdzono najniższą średnią liczebność fitoplanktonu, ale równocześnie wysoką jej zmienność i największą wartość maksymalną. Największą zmienność liczebności oraz największą wartość maksymalną stwierdzono dla strategów *R*. Dominantami byli stratedzy *R* i *CSR*, a stratedzy *S* wykazali wysoki udział procentowy w liczebności strategów.

W okresie jesieni stwierdzono najniższe przepływy rzeki Raby (najniższa średnia), ale wysoką ich zmienność, nieco niższą niż w lecie, jednak zdecydowanie wyższą w porównaniu z okresem wiosennym. Także w jesieni stwierdzono wysokie wartości maksymalne tego czynnika, wskazujące na wystąpienie zaburzeń. Temperatura wody w epilimnionie oraz przezroczystość wody wykazały wartości średnie, chociaż zmienność przezroczystości była w tym okresie największa. W okresie jesieni stwierdzono nieznacznie wyższą, w porównaniu z latem, średnią koncentrację fosforanów, a także średnią koncentrację azotu amonowego i najniższą średnią koncentrację azotu azotanowego. Jesień, podobnie jak lato, to okres, którego nie można scharakteryzować jednoznacznie. Z jednej strony stwierdzono okresy najniższych przepływów rzeki, warunkujących brak zaburzeń oraz obecność niskiej koncentracji azotu azotanowego. Ta niska koncentracja może być traktowana jako niedobór związków pokarmowych odpowiedzialnych za wystąpienie warunków stresowych, sprzyjających rozwojowi strategów *S* (stąd duży ich udział w tym okresie) (wariant jesieni 1). Ten typ jesieni był charakteryzowany przez dużą przezroczystość, stosunkowo wysoką temperaturę epilimnionu oraz niskie przepływy rzeki. Warunki takie są preferowane przez strategów typu *S* i *CS*.

Z drugiej strony okres jesieni to możliwe krótkotrwałe zaburzenia, krótsze niż wiosną i słabsze niż latem (wariant jesieni 2). Z takimi warunkami związani są stratedzy typu *R* i *CSR*.

Analiza redundancji wyjaśniła ok. 15% zmienności w składzie strategów i prawie 74% zależności liczebności strategów – czynniki środowiska.

4.5. Dyskusja

Wieloletnie badania prowadzone w Zbiorniku Dobczyckim pozwoliły ocenić, w jaki sposób okresy ekstremalne wpływają na zmiany populacyjne w zbiorowiskach fitoplanktonu. Okresy ekstremalne, to okresy odbiegające w zakresie wybranego parametru od wartości przeciętnej. W przypadku zbiorników zaporowych okresy takie wyróżniamy, gdy następują szczególnie wysokie lub szczególnie niskie przepływy wód rzeki/rzek wpływających do zbiornika. Czynniki te warunkują zmiany środowiska ekosystemu zbiornikowego, które z kolei wywołują określoną reakcję adaptacyjną fitoplanktonu. Zmiana czasu retencji wody (uwarunkowana przepływami rzeki) może decydować o zmianie dominantów, składzie gatunkowym i liczebności fitoplanktonu w głębokich i dużych zbiornikach, podobnie jak zostało to stwierdzone dla płytkich zbiorników wodnych (Jones i Elliott 2007). Kierunki zmian w ogólnej liczebności fitoplanktonu Zbiornika Dobczyckiego w kolejnych latach badań nie wykazały związku z wysokością przepływów rzeki. Natomiast dynamika fitoplanktonu w krótszych okresach czasu (sezonach) wykazała pewne zbieżności z wielkością przepływów rzeki. Duża liczebność i zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu została stwierdzona w okresach dużej zmienności przepływów (lato). Natomiast w okresach największych średnich przepływów rzeki, ale z małą ich zmiennością (wiosna), stwierdzono średnią wartość ogólnej liczebności fitoplanktonu, ale najmniejszą jej zmienność.

Najniższą średnią liczebność ogólną fitoplanktonu odnotowano w okresach najniższych przepływów rzek (jesień), kiedy następowały długotrwałe obniżenia poziomu wód w zbiorniku oraz dłużej trwające okresy stabilności. Zupełnie przeciwne obserwacje dotyczyły płytkich jezior, w których obserwowano większy rozwój fitoplanktonu w okresach niskich stanów wód (Noges i Noges 1999).

Nie stwierdzono, aby okresy z dużymi przepływami wód wpływały szczególnie negatywnie na liczebność fitoplanktonu. Z pozoru ekstremalne warunki, jakimi są okresy powodzi czy wysokich wezbrań, mogą stymulować ogólny rozwój fitoplanktonu, a nie niszczyć go. Niektórzy badacze wskazywali, że duże wpływy wód do zbiorników wodnych indukowały wzrost szybko reprodukcujących się glonów (Huszar i Reynolds 1997). Obserwacje dotyczące silnego rozwoju fitoplanktonu w krótkim okresie po przejściu fali powodziowej potwierdzają powyższe twierdzenie (Pociecha i Wilk-Woźniak 2000, Godlewska i in. 2003, Znachor i in. 2008). Możliwa duża liczebność fitoplanktonu w okresach wysokich przepływów wód nie jest wówczas paradoksem, lecz efektem opanowania zaburzonego środowiska przez gatunki reprezentujące typ strategii charakterystyczny dla tego typu środowisk, czyli gatunków zaliczonych do strategii: *CR*, *R* i *CSR*.

W latach z małymi przepływami rzeki nie stwierdzono liczego rozwoju fitoplanktonu. W okresach długotrwałej stabilności rozwijały się gatunki reprezentujące typ strategii *S*. Ich cechą są duże komórki/kolonie, w efekcie czego stwierdzano mniejszą liczebność fitoplanktonu.

We wszystkich zbiornikach wodnych fitoplankton stanowi strukturalną część tych ekosystemów. Liczebność glonów planktonowych nie jest elementem stałym, lecz zmienia się zarówno w latach, sezonach, jaki miesiącach. Zmiany te są uwarunkowane zmiennością czynników środowiska, tak fizycznych (Seip i Reynolds 1995), jak i chemicznych (Mortensen i in. 1992).

Zmiany populacyjne zbiorowisk fitoplanktonu oraz obecność i zmiany liczebności różnych typów strategii glonów wykazały szereg zależności z czynnikami abiotycznymi badanego zbiornika. Pomimo wielu badań, interpretacja zależności *fitoplankton-czynniki środowiskowe* wciąż nie jest jednoznaczna (np. Jensen i in. 1994, Huszar i Caraco 1998). Ze względu na skomplikowanie ekosystemów wodnych i procesów w nich zachodzących, ocena obecności poszczególnych typów strategii oraz ocena zależności *typ strategii-czynniki abiotyczne* dają pełniejszą możliwość interpretacji otrzymanych wyników.

W ciągu 17 lat badań (1990–2006) w Zbiorniku Dobczyckim stwierdzono obecność przedstawicieli wszystkich typów strategii rozwojowych, za wyjątkiem strategii *RS*. Gatunki zaliczone do

tego rodzaju strategii są reprezentowane przez organizmy wolno rosnące, długo żyjące, przystosowane do warunków z bardzo słabą dostępnością światła, niską temperaturą ale dużą dostępnością pokarmu, tolerujące mieszanie wody w zimie, a w lecie zasiedlające poziomy metalimnionu. Są to gatunki, takie jak: *Planktothrix rubescens* i *Lyngbya limnetica* (Reynolds 2006, Morabito i in. 2007). Gatunki *RS* wymagają dużej koncentracji pokarmu oraz stabilności środowiska. Takie warunki znajdują się w strefie metalimnionu jezior (Messyasz i in. 2003, 2005), ale brak ich w zbiornikach zaporowych, zwłaszcza typu podgórskiego/górskiego. Także inne badania potwierdzają, że w podgórskich zbiornikach zaporowych Polski Południowej, w strefie metalimnionu (ani w pozostałych strefach) nie stwierdzono obecności gatunków zaliczanych do tej strategii (Ostrowski 2006). Nieobecność strategów *RS* tłumaczy się brakiem dogodnej dla nich niszy, ze względu na zdarzające się w okresie lata zaburzenia lub deficyty związków pokarmowych. Obie te cechy razem, lub każda z nich osobno, wykluczają obecność tych strategów. Najliczniej reprezentowanymi w Zbiorniku Dobczyckim w latach 1990-2006 typami strategii były strategie *R* i *CR*. Duża liczebność przedstawicieli tych strategii, największa zmienność ich liczebności oraz dominacja, zarówno w latach, jak i w sezonach, we wszystkich prezentowanych w opracowaniu zbiornikach i strefach zbiornikowych wskazuje, że zbiorniki zaporowe są środowiskami zaburzonymi – „przejściowymi”. Znacznie niższy udział strategów *S*, *CS* i *C* wskazuje na możliwość występowania okresów stabilności, ale krótko i sporadycznie. Stratedzy *CSR* stanowili oddzielną grupę, także liczną. Wszystkie gatunki zaliczone do tej strategii są mikсотrofami³.

Tylko najliczniej występujący stratedzy wykazali istotne różnice w liczebności pomiędzy latami: liczebność *R* strategów była warunkowana przez czynnik fizyczny – przepływy wód rzecznych, a liczebność *CR* strategów przez czynniki chemiczne (koncentracja azotu azotanowego, amonowego oraz fosforanów).

Pozostałe typy strategii wykazały zależności z czynnikami abiotycznymi w poszczególnych sezonach roku. Stosunkowo krótkie cykle życiowe glonów decydują o ich szybkiej odpowiedzi na zmiany środowiskowe, lepiej widoczne i łatwiejsze do interpretacji w krótkim odstępie czasu (Wilk-Woźniak i Pocięcha 2007). Ze względu na dobrze poznaną zmienność sezonową zbiorowisk fitoplanktonu, wyrażającą się dominacją różnych grup (Kajak 1998, Wilk-Woźniak 2000), w niniejszej pracy pominięto aspekt dominacji i dynamiki grup glonów. W badaniach zwrócono uwagę na kierunki zmian i zależności w ekosystemie w oparciu o zmiany w ogólnej liczebności fitoplanktonu oraz liczebności poszczególnych typów strategii, zachodzące w poszczególnych miesiącach (marzec-listopad) i sezonach (wiosna, lato, jesień).

Analizy ordynacyjne wykazały szereg istotnych zależności pomiędzy liczebnością poszczególnych typów strategii a czynnikami abiotycznymi, które w większości potwierdziły cechy przypisane poszczególnym typom strategii. Gatunki strategii *CR* wykazały pozytywny związek z wielkością przepływów rzeki Raby oraz średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie. Równocześnie stwierdzono ich negatywny związek z przezroczystością wody. Gatunki zaliczone do tego typu strategii charakteryzowane są jako gatunki obecne w wodach wzbogaconych w związki pokarmowe i cechujące się większą lub mniejszą tolerancją mętności (Reynolds 2006).

Z kolei gatunki strategii *CS* wykazały pewną rozbieżność z opisem swoich wymagań. Opis ten zawiera informację, że są to gatunki tolerujące niską temperaturę i mające zdolność do gromadzenia oraz wykorzystania związków pokarmowych, przystosowane do względnie niezaburzonych warunków (Reynolds 2006). Stwierdzony w niniejszych badaniach pozytywny związek strategów *CS* z temperaturą wody budzi wątpliwości, czy rzeczywiście stratedzy *CS* są związani głównie z niskimi temperaturami. Uzyskane różnice wynikają z faktu zaliczenia do *CS* strategów

³ Mikсотrofia – sposób odżywiania się organizmów polegający na zdolności do przechodzenia od autotrofii do heterotrofii i odwrotnie. Organizmy takie mogą korzystać częściowo z zewnętrznego źródła związków organicznych (Więckowski 1998)

nie tylko złotowiciowców, takich jak *Dinobryon*, ale także zielenic (*Dictyosphaerium*) czy też sinic (*Aphanocapsa*, *Aphanothece*). O ile *Dinobryon* rzeczywiście jest rodzajem zasiedlającym wody o niskiej temperaturze (Nygaard 1996) i często stwierdzanym w głębokich zbiornikach zaporowych w okresach niskich temperatur wód (Kyselowa i Krzeczowska-Wołoszyn 1974, Prus i in. 2006), to zarówno zielenice, jak i sinice są typowymi przedstawicielami planktonu letniego, obecnymi w okresach wysokich temperatur. Niektóre z gatunków należących do rodzajów *Aphanothece* czy *Aphanocapsa* są nawet obecne w źródłach termalnych (Komárek i Anagnostidis 1998). Być może należałoby rozszerzyć opis tej strategii wskazując, że w jej składzie znajdują się gatunki typowe dla niskich temperatur, ale możliwa jest także obecność gatunków zasiedlających wody o wyższej temperaturze, albo, że w grupie tej znajdują się przedstawiciele o szerokiej skali tolerancji temperatur wód zasiedlanych.

Najsilniejszy rozwój *CS* strategów w Zbiorniku Dobczyckim obserwowano tylko raz, latem 2001 r., kiedy nastąpiło krótkotrwałe zaburzenie spowodowane wplynięciem fali powodziowej do zbiornika. Niewątpliwie skutkiem krótkotrwałego zaburzenia był spadek temperatury oraz zmniejszenie koncentracji związków pokarmowych (przemycie po przejściu fali). Wystąpiły wówczas warunki stresowe o umiarkowanej sile, które nie były czynnikiem limitującym rozwój *CS* strategów. Niektóre gatunki zaliczone do tej strategii są miksotrofami, np. *Dinobryon*, który może odżywiać się całymi cząstkami – włączając w to bakterie i komórki eukariotów (Dragoś i in. 1997). Właśnie ten rodzaj osiągnął wówczas bardzo wysoką liczebność (dane własne, niepublikowane).

S strategzy wykazali pozytywny związek z temperaturą wody. Wiele gatunków zaliczonych do tej strategii to sinice, np. *Microcystis*, który jest gatunkiem związanym z ciepłymi wodami i okresami stabilności (Bucka i Wilk-Woźniak 1999). Podobne zależności, *Microcystis* – temperatura wody oraz niezaburzony epilimnion, stwierdzono w innych głębokich zbiornikach zaporowych (Komárkova i in. 2003), a także w badaniach laboratoryjnych (Robarts i Zohary 1992). Negatywny związek *S* strategów z azotanami tłumaczy się tolerancją warunków stresowych (niedobór pokarmu) przez gatunki zaliczone do tego typu strategii. Ponadto niektóre z gatunków reprezentujących ten typ strategii nie potrafią wykorzystywać azotu azotanowego, w zamian za to posiadają zdolność pobierania jonów amonowych. Zjawisko to zostało udowodnione dla sinic nie wiążących azotu atmosferycznego (Blomquist i in. 1994, Harris i Baxter 1996, Pocięcha i Wilk-Woźniak 2003), a będących *S* strategami, jak np. *Microcystis aeruginosa* i *Woronichinia naegeliana*. Okresowy brak dostępności azotu azotanowego, bądź obecność niewielkich jego ilości, może być warunkiem stresowym dla gatunków reprezentujących inny typ strategii, podczas gdy dla wielu *S* strategów istotnym czynnikiem jest dostępna forma amonowa lub azot atmosferyczny, np. wiele sinic posiada zdolność wiązania azotu atmosferycznego, będąc niezależnymi od koncentracji tego pierwiastka w wodach, które zasiedlają (Bucka i Wilk-Woźniak 1999). Wyczerpanie azotanów (lub niski ich poziom) w określonych porach roku powodował, że gatunki glonów zależne od tej formy azotu nie rozwijały się, skutkiem czego pojawiała się wolna nisza do zasiedlenia. Korzystały z tego gatunki *S* strategii, pod warunkiem, że nie pojawiały się żadne zaburzenia (np. gwałtowny wpływ wód rzecznych) uniemożliwiające ich rozwój. Także inny gatunek zaliczany do *S* strategów – *Ceratium hirundinella*, może rozwijać się w zbiornikach z małą koncentracją związków pokarmowych (Naselli-Flores i Barone 2003), dlatego i w tym przypadku mała ilość azotu azotanowego nie stanowiła dla tego gatunku czynnika ograniczającego. Kolejny rodzaj zaliczony do *S* strategii to zielenica *Oocystis*. Zielenice były grupą, która także wykazała związek z azotem amonowym (Wilk-Woźniak i Kosiński 2001). Preferencje pokarmowe opisanych gatunków zaliczonych do *S* strategów tłumaczy negatywny związek tej grupy z koncentracją azotu azotanowego.

C strategzy wykazali związek z wysokością przepływów rzeki Raby. Gatunki te określane są jako organizmy „tolerujące przepływ wody”, ale wymagają dostępności światła. Melo i Huszar (2000) stwierdzili, że w okresach po wplynięciu wysokich wód do zbiornika licznie rozwijały się

gatunki inwazyjne, szybko rosnące – *C* stratedzy. Obserwacja ta potwierdza wyniki uzyskane w prezentowanych badaniach.

Nie stwierdzono związku strategów *CSR* z żadnym z badanych czynników fizyczno-chemicznych. Liczny ich pojaw stwierdzano w każdej porze roku. Wynika to prawdopodobnie ze specyfiki tych gatunków, mają one bowiem możliwość odżywiania się nie tylko na drodze fotosyntezy. *Cryptomonas*, w warunkach braku mineralnych form azotu i fosforu, może korzystać z tych pierwiastków obecnych w bakteriach, używając komórek bakterii jako źródła pokarmu (Tranvik i in. 1989, Urabe i in. 2000). Hipoteza ta tłumaczy dlaczego wysoką liczebność *Cryptomonas* obserwuje się w krótkim okresie po silnych zakwitach fitoplanktonu lub tuż przy końcu trwania zakwitu (Desortová 1989, dane własne nie publikowane). Można przypuszczać, że gatunki *Cryptomonas* odżywiają się wówczas bakteriami rozkładającymi obumarłe komórki glonów (Bergström i in. 2000, 2003). Stanowią one grupę, której rola nie została do tej pory poznana, a która ma ważne znaczenie w ekosystemach wodnych.

Stwierdzono, że najważniejszymi czynnikami abiotycznymi wpływającymi na zmienność fitoplanktonu i zmiany w liczebności poszczególnych strategów były: przepływy rzeki Raby, temperatura wody w epilimnionie, przezroczystość wody oraz koncentracja azotu azotanowego w epilimnionie. Wszystkie te czynniki opisywane były przez innych autorów, np. Soares i in. (2008) wskazali, że jednym z najważniejszych czynników decydującym o dynamice fitoplanktonu była wielkość przepływu wód rzeki zasilającej zbiornik. Z kolei Thackeray i in. (2008) określili, że temperatura wody może wpływać na zmianę rodzaju dominanta. Przezroczystość wody to następny istotny czynnik wpływający na rozwój fitoplanktonu, o który fitoplankton konkuruje z makrofitami i/lub peryfitonem. Jednak z powodu braku dobrego rozwinięcia strefy makrofitów i peryfitonu w głębokich zbiornikach, zmiany w liczebności fitoplanktonu nie są związane z ograniczeniami dostępu światła do wody przez roślinność wynurzoną, jak stwierdzono to w przypadku płytkich zbiorników nizinnych (Gołdyn 2000). W takich zbiornikach czynnik dostępności światła może być limitowany przez turbulencję wody albo nadmiernie rozwijające się glony planktonowe tworzące tzw. zakwity wody, mogące powodować zacienienie głębszych warstw.

Wyraźny związek różnych typów strategów glonów z koncentracją azotu azotanowego wskazuje na szczególną ważność tego czynnika w badanym zbiorniku. Nie jest to zjawisko nietypowe, bowiem na ważność tego czynnika w różnych zbiornikach wodnych wskazują także inni badacze (np. White i in. 1991, SAGRARIO i in. 2005, Elliott i May 2008). Wysoka koncentracja azotu azotanowego w Zbiorniku Dobczyckim jest tłumaczona rolniczym charakterem zlewni (Mazurkiewicz-Boroń 2002) i możliwym stałym jego dopływem wraz z wodami rzeki zasilającej. Elliott i in. (2006) oraz Haldna i in. (2008) dowodzą, że zbiorniki fitoplanktonu są podatne na zmiany dopływu związków pokarmowych, w zależności od rodzaju zlewni i gospodarowania na jej obszarze.

Stwierdzono statystycznie istotne różnice pomiędzy sezonami w liczebności: *S*, *CR*, *CS* i *CSR* strategów. Nie stwierdzono takiej różnicy dla *R* strategów, którzy licznie występowali we wszystkich sezonach roku, stąd możliwy brak istotnych różnic ich liczebności. Podobnie Huszar i Caraco (1998) stwierdzili, że *R* stratedzy w jeziorach polimiktycznych występowali także w ciągu całego sezonu, jako efekt stałego mieszania wody, chociaż byli dominantami tylko w okresie mieszania wiosennego. W przypadku Zbiornika Dobczyckiego *R* stratedzy dominowali w okresie jesiennym.

Analiza wielowymiarowa (PCA) wykazała związek strategów *CR* z wiosną. Dominacja gatunków *CR* była warunkowana silnymi zaburzeniami spowodowanymi wysokimi przepływami rzeki i stałymi (obecnymi przez dłuższy okres czasu) wahaniami poziomów wody.

Latem stwierdzono większą różnorodność i dominację różnych typów strategii. Zdecydowaną dominację strategów *CS*, którzy podobnie jak *S* stratedzy charakteryzują się zdolnością do wykorzystania i zachowania związków pokarmowych, zanotowano tylko w jednym roku. W pozostałych latach, w zależności od typu okresu letniego, dominowali stratedzy *R* lub *S*. Różnice w dominantach, w zależności od typu lata stwierdzono także w innych głębokich zbiornikach, np. w

zbiorniku Řimov (Komárkova i in. 2003). Analizy ordynacyjne wykazały w Zbiorniku Dobczyckim związek grupy strategów *S*, *R*, *CS* i *CSR* z okresem lata i jesieni.

Jesień była okresem dużej liczebności strategów *R* i równocześnie najliczniejszego występowania strategów *S*. Dla strategów *S* późne lato i jesień to pory roku najdogodniejsze dla ich rozwoju ze względu na możliwe najniższe przepływy rzeki i wiążący się z tym brak zaburzeń. W jesieni, kiedy następowało zaburzenie spowodowane gwałtownym wpływem wód rzecznych, nie stwierdzano liczego rozwoju strategów *S*.

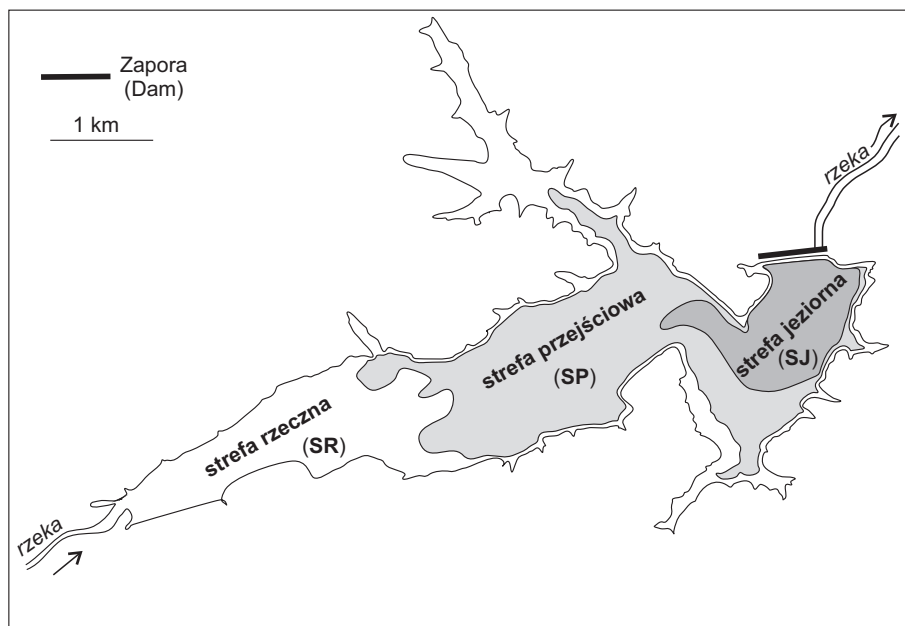
Stwierdzono, że cyrkulacja jesienna (zjawisko stałe w Zbiorniku Dobczyckim) nie jest czynnikiem zaburzającym rozwój strategów *S*, bowiem często obserwowano liczny, a nawet masowy rozwój sinicy *Woronichinia naegeliana*, który trwał aż do okresu zimowego (Wilk-Woźniak i Mazurkiewicz-Boroń 2003, Wilk-Woźniak i in. 2003). Na tej podstawie stwierdzono, że jesiennie mieszanie wód nie jest „zaburzeniem” w sensie zjawiska prowadzącego do zmniejszenia liczebności lub całkowitego zniszczenia *S* strategów. Z kolei ruch wody spowodowany cyrkulacją umożliwił liczny rozwój *R* strategów, dlatego też także w okresie jesieni stwierdzono dużą ich liczebność.

Liczne występowanie *R* strategów wiosną i jesienią było warunkowane odmiennymi czynnikami powodującymi ten sam efekt: mieszanie wody, zmniejszona dostępność światła oraz duża dostępność pokarmu. Na wiosnę *R* stratedzy byli reprezentowani przez inne gatunki niż stratedzy z okresu jesieni. Potwierdza to słuszność założenia teorii CRS, że różne gatunki mogą wykazywać ten sam typ strategii (Wilson i Lee 2000). Jest to też niezaprzeczalny argument świadczący, że ocena zmian środowiska na podstawie grup gatunków (rodzajów) cechujących się tą samą strategią życiową może być łatwiejsza w użyciu, niż ocena oparta na obecności lub nieobecności gatunków.

5. STREFOWOŚĆ ZBIORNIKA

Zbiorniki zaporowe, pod względem morfometrii, nie są jednorodne. Thornton i in. (1990) wyróżnili trzy strefy w zbiornikach zaporowych (Ryc. 43):

- strefa wpływu rzeki (strefa rzeczna – SR),
- strefa przejściowa (SP),
- strefa jeziorna (SJ).



Ryc. 43. Podział zbiornika na strefy

Fig. 43. Zones in a dam reservoir

W zależności od czasu retencji wody w zbiorniku, różny jest udział poszczególnych stref w powierzchni danego zbiornika. Zbiorniki, w których woda retencjonowana jest dłużej niż 10 dni, a krócej niż 100, mają wszystkie trzy strefy rozwinięte równomiernie. Zbiorniki, w których woda retencjonowana jest dłużej niż 100 dni, mają najlepiej rozwiniętą strefę jeziorną, a najsłabiej strefę przejściową. Zbiorniki z czasem retencji krótszym niż 10 dni mają silnie rozwiniętą strefę rzeczna, a niewielką lub całkowicie zredukowaną strefę przejściową i jeziorną (Strażkraba 1998).

Każda ze stref zbiornika charakteryzuje się specyficznymi warunkami:

- strefa rzeczna (SR) jest wąska, płytka, poddawana bezpośrednio wpływom wód rzecznych, polimiktyczna, nie stwierdza się w niej obecności stratyfikacji termicznej, jest zasilana związkami wprowadzanymi przez rzekę, charakteryzuje się wysoką koncentracją związków pokarmowych, nie występują w niej deficyty tych związków, materia organiczna jest pochodzenia allochtonicznego. Produkcja pierwotna jest limitowana przez dostępność światła, a fitoplankton eliminowany głównie przez sedymentację. Jest to strefa o najwyższej trofii w całym zbiorniku;

- strefa przejściowa (SP) jest szersza i głębsza niż strefa rzeczna, ze zredukowanym oddziaływaniem wpływu rzeki, może w niej występować stratyfikacja termiczna, wówczas strefa hypolimnionu jest słabiej rozwinięta niż w strefie jeziornej, ilość związków pokarmowych wprowadzanych przez rzekę jest mniejsza niż w strefie rzecznej, materia organiczna jest pochodzenia allo- i autochtonicznego. Produkcja pierwotna jest wyższa, a stopień zeutrofizowania niższy niż w strefie rzecznej. Fitoplankton jest eliminowany przez sedymentację i wyzerowy-

wanie;

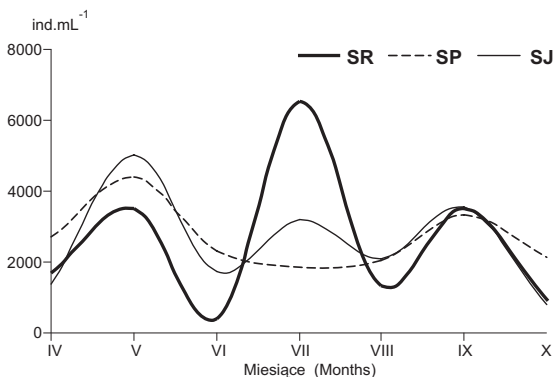
- strefa jeziorna (SJ) jest strefą najszerszą, najgłębszą, słabo poddawaną wpływowi rzeki. Występuje tu stratyfikacja termiczna, strefa hypolimnionu jest dobrze rozwinięta, mogą pojawiać się w niej deficyty tlenowe. Zdarzają się także okresowe deficyty dostępu związków pokarmowych, które mogą być wiązane w osadach dennych. Jest strefą dimiktyczną (występuje cyrkulacja wiosenna i jesienna), obecne są okresy stagnacji. Produkcja pierwotna jest limitowana przez dostępność związków pokarmowych, a fitoplankton eliminowany głównie przez wyżerowywanie. Jest to strefa o najniższym stopniu trofii, w porównaniu z poprzednimi najbardziej oligotroficzna.

5.1. Wyniki – fitoplankton w poszczególnych strefach zbiornika dobczyckiego

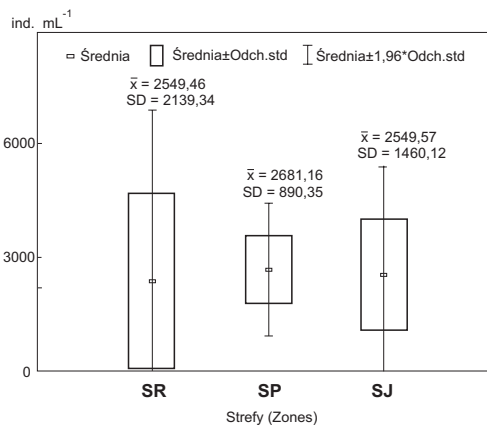
5.1.1. Liczebność ogólna fitoplanktonu

W strefie rzecznej (SR), strefie przejściowej (SP) i strefie jeziornej (SJ) stwierdzono podobne kierunki rozwoju i zmian liczebności fitoplanktonu w sezonie wegetacyjnym kwiecień–październik. Szczyt wiosenny (maj) i jesienny (wrzesień) był obserwowany we wszystkich strefach (Ryc. 44). Jedynie w okresie letnim notowano różnice: w SP nie stwierdzono szczytu rozwoju fitoplanktonu, podczas gdy był on obecny zarówno w SR, jak i w SJ. Najsilniejszy rozwój fitoplanktonu stwierdzono w SR w okresie letnim, a w SP i SJ w okresie wiosennym. Do oceny różnic w liczebności ogólnej fitoplanktonu pomiędzy poszczególnymi strefami zastosowano test Kruskala-Wallis. Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych ogólnej liczebności fitoplanktonu pomiędzy poszczególnymi strefami.

Największą zmienność całkowitej liczebności fitoplanktonu stwierdzono w SR, a najmniejszą w SP, choć średnia ogólnej liczebności była najwyższa w SP, a porównywalna między sobą w SR i SJ (Ryc. 45).



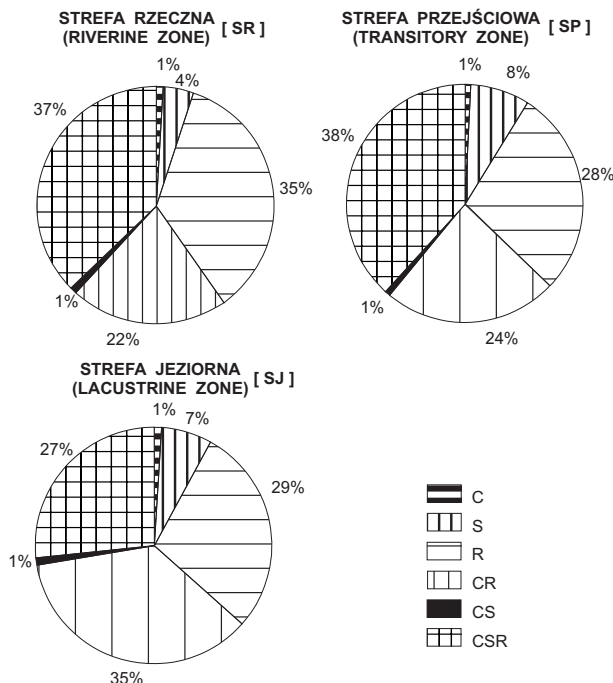
Ryc. 44. Ogólna średnia liczebność fitoplanktonu w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w sezonie wegetacyjnym kwiecień–październik 1994 r.
 Fig. 44. Total average phytoplankton density in particular zones of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



Ryc. 45. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) ogólnej średniej liczebności fitoplanktonu w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.
 Fig. 45. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of total phytoplankton density in three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

5.1.2. Strategie glonów

W strefie rzecznej, w ogólnej liczebności strategów dominowali przedstawiciele strategii *CSR* (37%), *R* (35%) i *CR* (22%), w strefie przejściowej gatunki *CSR* (38%), *R* (28%) i *CR* (24%), a w strefie jeziornej gatunki *CR* (35%), *R* (29%) i *CSR* (27%) (Ryc. 46). We wszystkich 3 strefach



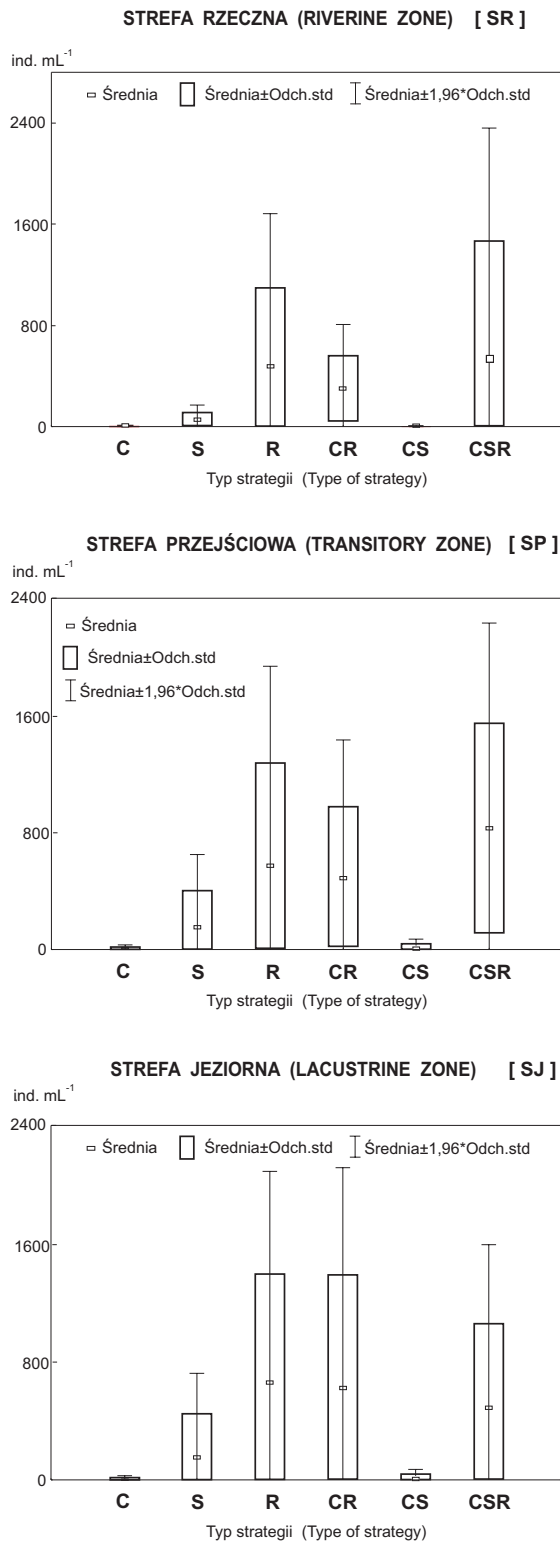
Ryc. 46. Udział procentowy poszczególnych typów strategii w różnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

Fig. 46. The percentage of particular strategists in the different zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994.

przeważały te same typy strategii (*R*, *CR* i *CSR*), a pozostałe typy strategii (*C*, *S*, *CS*) stanowiły niewielki procent w ogólnej liczebności strategów. Głównymi dominantami w strefie jeziornej byli stratedzy *CR* (glony autotroficzne), a w pozostałych strefach (rzecznej i przejściowej) stratedzy *CSR* (miksotrofy).

Największą zmienność liczebności oraz największą średnią w strefie rzecznej i w strefie przejściowej notowano dla strategów *CSR* i *R*. W strefie jeziornej największą zmienność wykazano dla strategów *CR* i *R*, a największą średnią dla strategów *R* i *CR* (Ryc. 47 i Tab. 20). W strefach rzecznej i przejściowej notowano duży udział strategii, do której zaliczono gatunki miksotroficzne, a w strefie jeziornej większy udział strategii z gatunkami autotroficznymi.

Zmiany w liczebności poszczególnych strategów w różnych strefach zbiornika wykazały różny wzór zachowań (Tab. 20). Dla strategów *C* najwyższą średnią oraz największą zmienność liczebności obserwowano w strefie przejściowej; dla strategów *S*, *R*, *CR* i *CS* w strefie jeziornej, a dla strategów *CSR* najwyższą średnią liczebność w strefie przejściowej, a największą zmienność w strefie rzecznej. Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych liczebności poszczególnych strategów pomiędzy strefami (test Kruskala-Wallisa), odnotowano natomiast różnice w ich dominacji i udziale procentowym (Ryc. 48). Wiosną we wszystkich trzech strefach dominowali *R* stratedzy. Latem w strefie rzecznej i jeziornej dominowały gatunki strategii *CR*, a w strefie przejściowej *CSR* i *CR*. Jesienią we wszystkich 3 strefach dominowały gatunki *CSR*. Gatunki strategii *S* obecne były w lecie i jesieni we wszystkich strefach, chociaż w strefie rzecznej ich udział był



Ryc. 47. Średnia i odchylenie standardowe średniej liczebności poszczególnych typów strategii w różnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.

Fig. 47. Average and standard deviation of density of particular strategists in the different zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) in the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

Tab. 20. Średnia (\bar{x}), odchylenie standardowe (SD) i zakres (min-maks.) średniej liczebności poszczególnych strategów (ind. mL⁻¹) w strefach Zbiornika Dobczyckiego w sezonie wegetacyjnym 1994 r. (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 20. Average (\bar{x}), standard deviation (SD) and ranges (min. – max.) of the density of strategist types (ind. mL⁻¹) in the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir – April to October 1994 (** the highest values, * the lowest values)

Typ strategii	strefa	\bar{x}	SD	min.-maks.
C	SR	1,14	2,04	0,00-5,00
	SP	5,71 **	9,76 **	0,00-20,00 **
	SJ	1,43	2,44	0,00-5,00
S	SR	49,43 *	61,78 *	0,00-170,00
	SP	151,86	251,40	0,00-705,00
	SJ	157,86 **	288,54 **	0,00-795,00 **
R	SR	486,14 *	610,61 *	65,00-1780,00
	SP	581,43	690,58	50,00-2045,00
	SJ	668,81 **	729,44 **	60,00-2140,00 **
CR	SR	302,57 *	257,40 *	90,00-735,00
	SP	499,07	474,89	90,00-1410,00
	SJ	633,81 **	760,73 **	90,00-2105,00 **
CS	SR	0,00	0,00	0,00-0,00
	SP	5,00	11,18	0,00-30,00
	SJ	10,86 **	28,73 **	0,00-76,00 **
CSR	SR	536,14	930,41 **	0,00-2630,00 **
	SP	827,46 **	713,43	115,00-1835,00
	SJ	502,61 *	560,61 *	0,00-1510,00

nieznaczny. W strefie przejściowej i jeziornej w lecie stwierdzono taki sam udział *S* strategów, ale jesienią osiągnęli oni wyższy procent w strefie jeziornej. Generalnie udział strategów *S* w liczebności zwiększał się od wiosny do jesieni, osiągając jesienią maksymalne wartości. Pozostałe typy (*C* i *CS*) wykazały bardzo niewielki udział procentowy w liczebności strategów. Wiosna była najuboższa, a lato najbogatsze pod względem ilości stwierdzonych typów strategii.

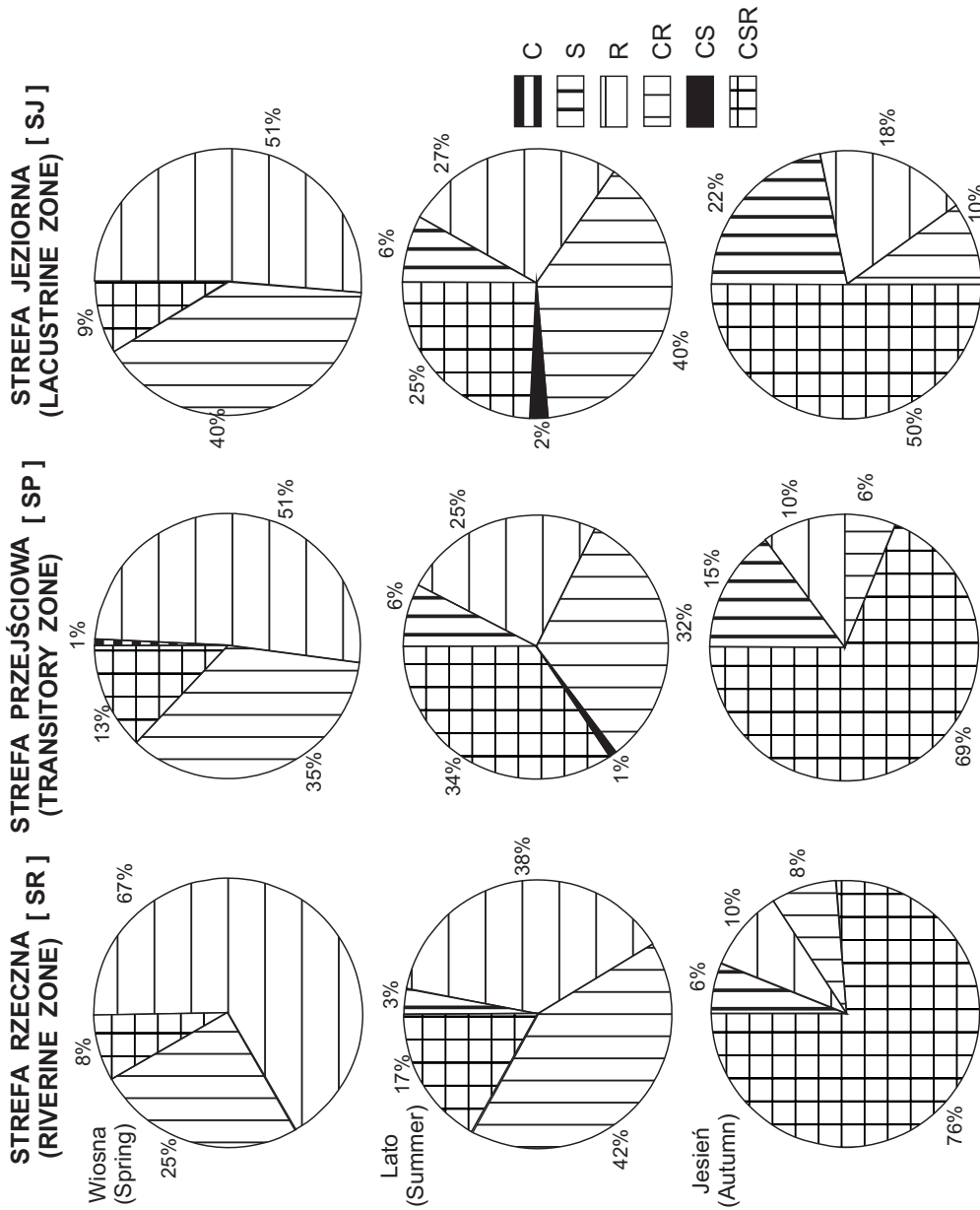
W poszczególnych strefach zbiornika stwierdzono podobny wzór dominacji strategów w sezonach (Tab. 21). We wszystkich strefach notowano wiosną dominację przedstawicieli strategii głównej, a latem i jesienią dominację strategii pośrednich.

Tab. 21. Rodzaje strategii dominujących w sezonach (wiosna, lato, jesień) w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w 1994 r.

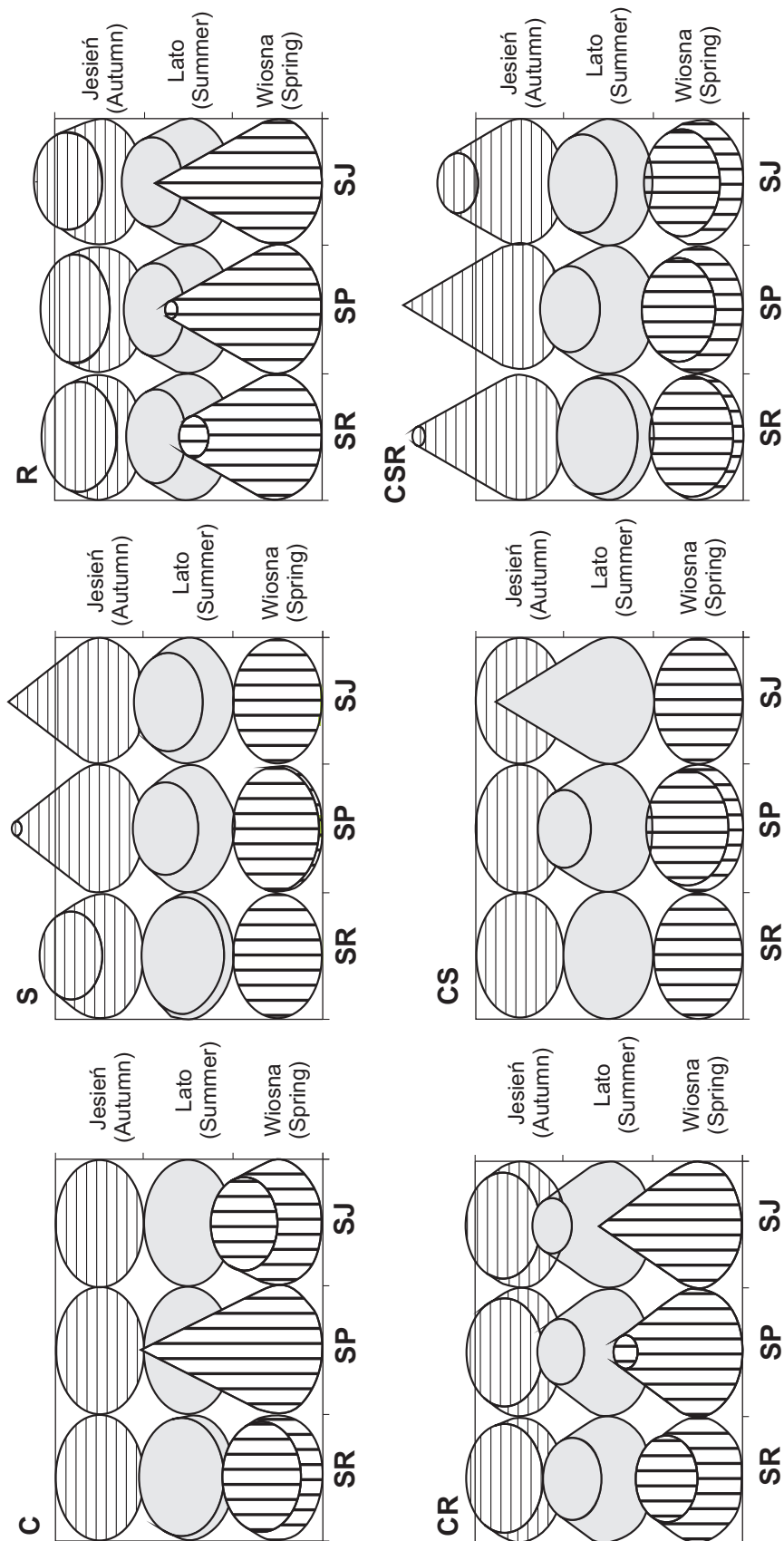
Tab. 21. Dominants of type of strategists during the seasons (spring, summer, and autumn) in three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir in 1994

Strefa	WIOSNA	LATO	JESIENI
SR	R	CR/ R	CSR
SP	R	CSR/ CR	CSR
SJ	R	CR	CSR

Stratedzy wykazali zmienność występowania nie tylko w poszczególnych strefach, ale także w sezonach (Ryc. 49): stratedzy *C* najliczniej zostali stwierdzeni w SP wiosną; stratedzy *S* w SJ i SP jesienią; stratedzy *R* wiosną w SJ, SP i SR; stratedzy *CR* wiosną w SJ, SP i SR; stratedzy *CS* latem w SJ, a stratedzy *CSR* jesienią w SP, SR i SJ.



Ryc. 48. Procentowy udział poszczególnych typów strategii w różnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecien-październik 1994 r.
 Fig. 48. The percentage of particular strategis in the different zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



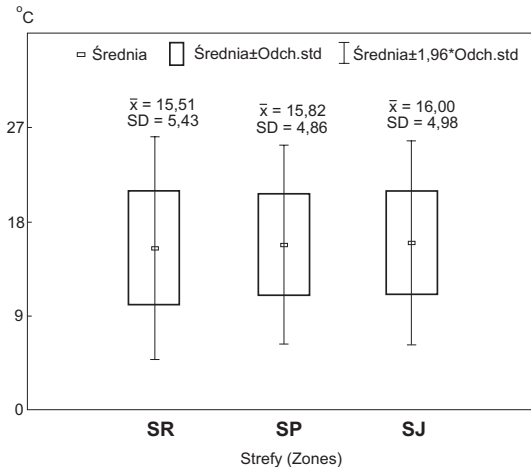
Ryc. 49. Udział liczebności poszczególnych typów strategii w sezonach (wiosna, lato, jesień) w strefach Zbiornika Dobczyckiego w 1994 r.
 Fig. 49. The share of densities of particular strategists during the seasons (spring, summer, and autumn) in the different zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir in 1994

5.2. Wyniki – czynniki abiotyczne

5.2.1. Temperatura wody

Największą zmienność średniej temperatury w epilimnionie stwierdzono w SR, ale różnice pomiędzy poszczególnymi strefami nie były duże (Ryc. 50). Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych temperatury wody w epilimnionie pomiędzy poszczególnymi strefami (jednoczynnikowa analiza wariancji).

We wszystkich 3 strefach stwierdzono taki sam kierunek zmian temperatury wody w ciągu sezonu badawczego, charakterystyczny dla wód klimatu umiarkowanego: najniższe temperatury notowano w okresie wiosennym, wzrost temperatur i maksymalne ich wartości w lipcu i sierpniu oraz spadek w okresie jesiennym (Ryc. 51).

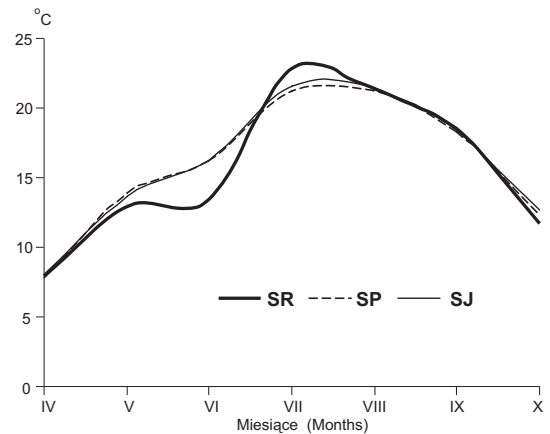


Ryc. 50. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej temperatury wody w epilimnionie poszczególnych stref Zbiornika Dobczyckiego w sezonie wegetacyjnym kwiecień–październik 1994 r.
Fig. 50. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of water temperature in the epilimnion of three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

5.2.2. Przezroczystość wody

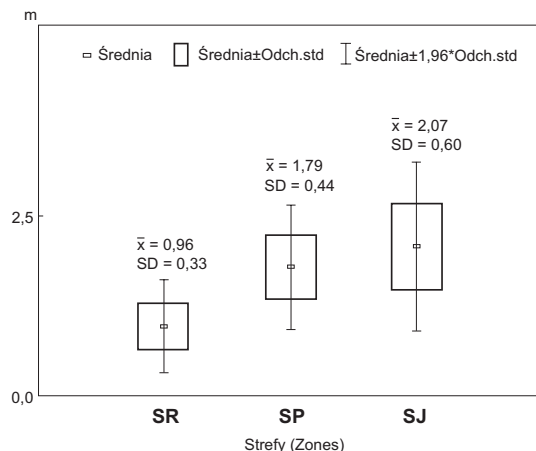
Najwyższe wartości średniej oraz największą zmienność przezroczystości stwierdzono w SJ, a najniższą średnią oraz zmienność w SR (Ryc. 52). Jednoczynnikowa analiza wariancji wykazała statystycznie istotne różnice przezroczystości pomiędzy strefami ($F=10,443$; $p=0,0010$).

Najniższa przezroczystość we wszystkich strefach została stwierdzona w miesiącach wiosennych (kwiecień i maj). Najwyższa przezroczystość w SP i SJ była w czerwcu i w sierpniu, a w SR w październiku. SP i SJ wykazały podobny kierunek zmian w sezonach: małą przezroczystość wiosną i jesienią, a najwyższą w okresie letnim. W SR przezroczystość wzrastała od wiosny do jesieni (Ryc. 53).



Ryc. 51. Zmiany średniej temperatury wody w epilimnionie strefy rzecznej (SR), strefy przejściowej (SP) i strefy jeziornej (SJ) Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.

Fig. 51. Changes of water temperature in the epilimnion of the three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



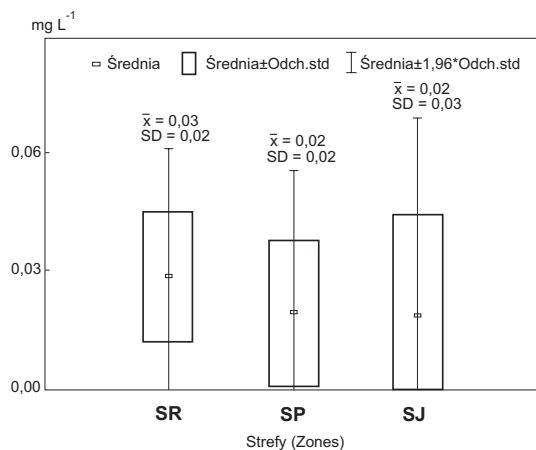
Ryc. 52. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej przezroczystości wody w różnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

Fig. 52. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of transparency of three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

5.2.3. Koncentracja fosforanów

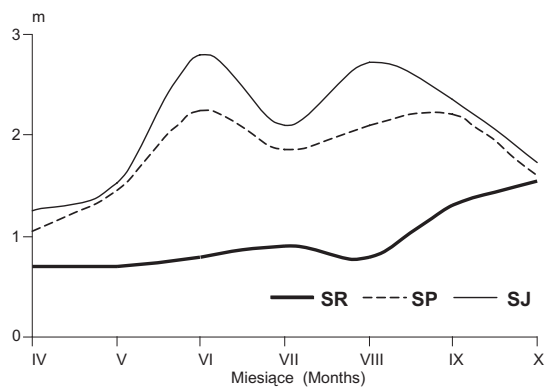
Największą średnią koncentrację fosforanów stwierdzono w SR, ale największą zmienność w SJ (Ryc. 54). Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych koncentracji fosforanów w epilimnionie pomiędzy poszczególnymi strefami (jednoczynnikowa analiza wariancji).

Ogólny trend małych i dużych koncentracji fosforanów w ciągu sezonu był podobny we wszystkich 3 strefach (Ryc. 55). W okresie od maja do sierpnia stwierdzono stopniowe ubywanie



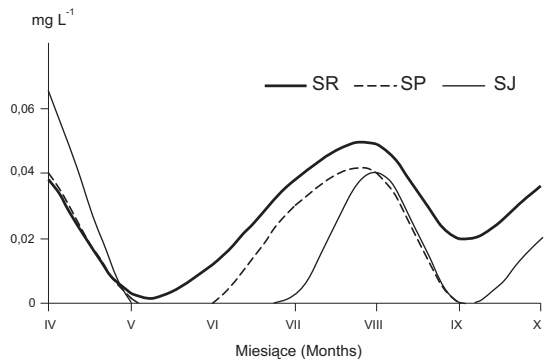
Ryc. 54. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

Fig. 54. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of phosphate concentrations in the epilimnion of the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



Ryc. 53. Zmiany średniej przezroczystości wody w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

Fig. 53. Changes of transparency in the epilimnion of the three zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



Ryc. 55. Zmiany średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

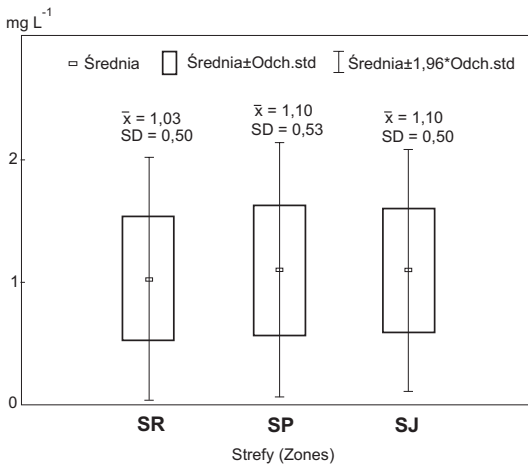
Fig. 55. Changes of phosphate concentrations in the epilimnion of the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

fosforanów (coraz mniejsze wartości średnich) wraz z kolejną strefą (największe wartości w SR, a najmniejsze w SJ). W kwietniu zanotowano wyższą koncentrację fosforanów w SJ, w porównaniu z pozostałymi strefami. W SR nie stwierdzono deficytów fosforanów, występowała bowiem stała ich dostępność. Strefa jeziorna była najbardziej dynamiczna, co oznacza największe zmiany w koncentracji fosforanów: od dużych ilości do nieoznaczalnych. Była strefą, w której wystąpiły czynniki stresowe (brak dostępności związków pokarmowych), a więc warunki dogodne do egzystencji gatunków o strategii *S*. Z kolei stała dostępność fosforanów (brak stresu) w SR była jednym z wielu czynników, które powodowały, że w strefie tej wystąpiły warunki niekorzystne dla rozwoju gatunków tej strategii.

5.2.4. Koncentracja azotu azotanowego

Nieznacznie wyższe wartości średniej koncentracji azotu azotanowego stwierdzono w SP i SJ, a nieco niższe w SR (Ryc. 56). Zmienność tego parametru we wszystkich strefach była podobna. Nie wykazano różnic statystycznie istotnych pomiędzy koncentracją azotu azotanowego w poszczególnych strefach (jednoczynnikowa analiza wariancji).

Azotany dostępne były przez cały sezon we wszystkich strefach. Nie stwierdzono deficytów tego parametru, jedynie spadek we wszystkich strefach od wiosny do jesieni (Ryc. 57).

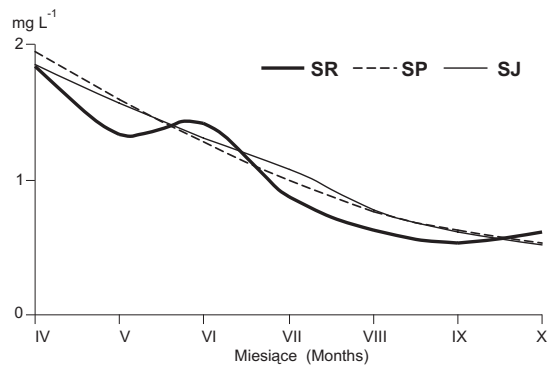


Ryc. 56. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

Fig. 56. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of nitrate nitrogen concentrations in the epilimnion of particular zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

5.2.5. Koncentracja azotu amonowego

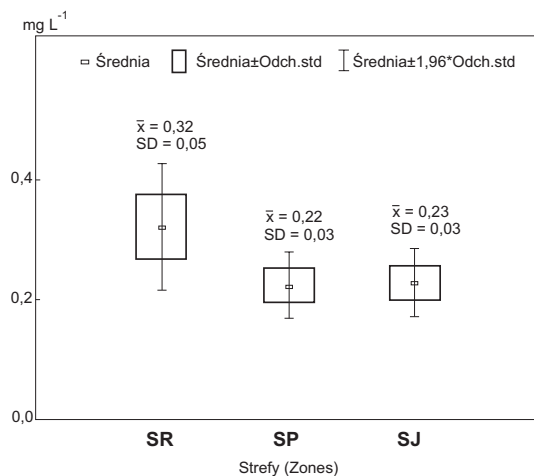
Największą średnią koncentracją azotu amonowego oraz największą zmienność stwierdzono dla SR (Ryc. 58). Jednoczynnikowa analiza wariancji wykazała różnice istotne statystycznie pomiędzy koncentracją azotu amonowego w poszczególnych strefach ($F=13,884$; $p=0,0002$).



Ryc. 57. Zmiany średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień-październik 1994 r.

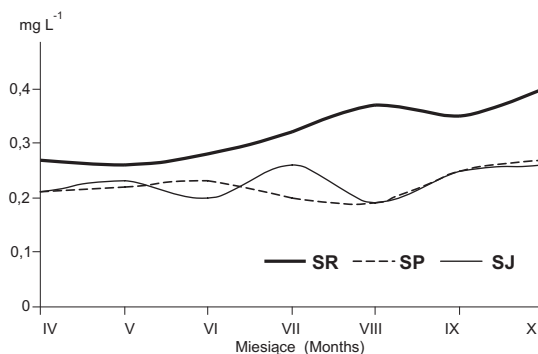
Fig. 57. Changes of nitrate nitrogen concentrations in the epilimnion of the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

We wszystkich strefach stwierdzono nieznaczny wzrost koncentracji azotu amonowego od wiosny do jesieni (przeciwnie niż w przypadku azotanów) (Ryc. 59).



Ryc. 58. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu amonowego w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.

Fig. 58. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of ammonia nitrogen concentration in the epilimnion of particular zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994



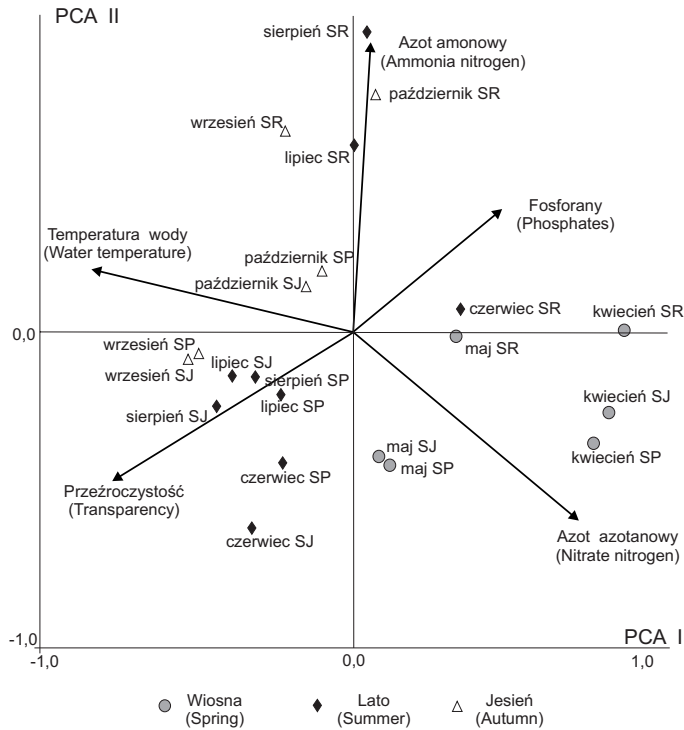
Ryc. 59. Zmiany średniej koncentracji azotu amonowego w epilimnionie różnych stref Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.

Fig. 59. Changes of ammonia nitrogen concentrations in the epilimnion of the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir from April to October, 1994

5.3. Analizy ordynacyjne

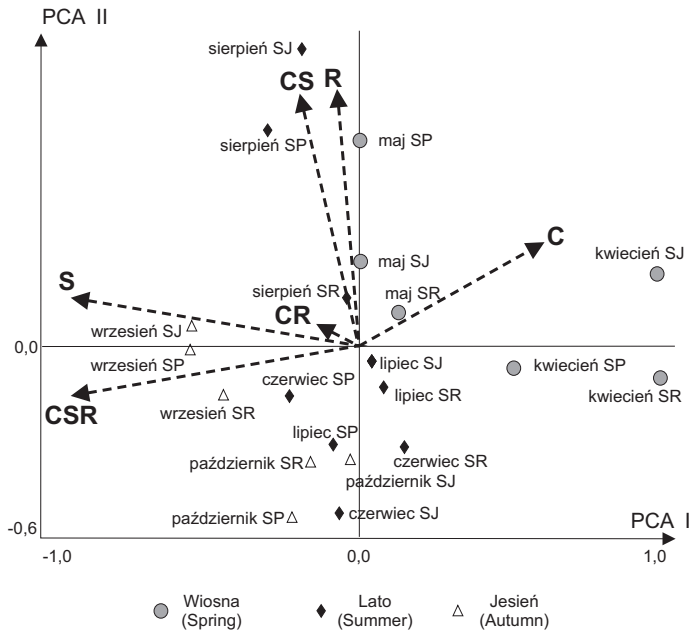
Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla czynników środowiskowych (Ryc. 60) wykazała, że pierwsze dwie osie (PCA I i PCA II) wyjaśniły łącznie 71,6% zmienności (pierwsza oś 40,5%, druga 31,1%). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły odpowiednio: 2,025; 1,605; 0,810 i 0,420. Najwyższe wartości na osi pierwszej (PCA I) stwierdzono dla koncentracji azotu azotanowego i fosforanów w epilimnionie. Negatywny udział w osi pierwszej miała wysokość temperatury wody w epilimnionie i przezroczystość wody. Wysokie wartości na osi drugiej (PCA II) stwierdzono dla koncentracji azotu amonowego.

Stwierdzono występowanie siedmiu grup: grupa 1 i 2) to SR oddzielona od SP i SJ (z wyjątkiem kwietnia). Grupa pierwsza to okres wiosny i wczesnego lata (kwiecień, maj i czerwiec) SR związana z PCA I; grupa druga – to okres letnio-jesienny (od lipca do października) SR związana z PCA II; grupa 3) jesień (październik) SP i SJ; 4) lato i jesień (lipiec, sierpień, wrzesień) SP i SJ, grupa związana z PCA I; 5) wczesne lato (czerwiec) SP i SJ (związane z PCA II); 6) późna wiosna (maj) SP i SJ (grupa związana z PCA II); 7) wiosna (kwiecień) grupująca wszystkie trzy strefy razem (grupa związana z PCA I). Grupa 1 (wiosna-maj SR) była związana pozytywnie z wysoką koncentracją fosforanów i azotu azotanowego oraz negatywnie z temperaturą wody w epilimnionie. Grupa 2 (lato i jesień SR) była związana pozytywnie z koncentracją azotu amonowego, grupa 3 (jesień SP i SJ) negatywnie z koncentracją azotu azotanowego, a grupa 4 (lato i wczesną jesień SP i SJ) pozytywnie z temperaturą wody w epilimnionie i przejrzystością oraz negatywnie z koncentracją fosforanów (lipiec i sierpień). Grupa 5 (wczesne lato SP i SJ) także była związana negatywnie z koncentracją fosforanów, a pozytywnie z przejrzystością wody. Gru-



Ryc. 60. Diagram PCA; czynniki środowiska w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień- październik 1994 r.

Fig. 60. PCA diagram of environmental factors in the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir in 1994 (April-October)



Ryc. 61. Diagram PCA; liczebność typów strategii w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień- październik 1994 r.

Fig. 61. PCA diagram; density of strategists in the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir in 1994 (April-October)

pa 6 (wiosna SP i SJ) związana negatywnie z koncentracją azotu amonowego. Grupa 7 (wiosna-kwiecień, wspólna dla wszystkich trzech stref) była pozytywnie związana z koncentracją azotu azotanowego, a negatywnie z temperaturą wody w epilimnionie i z przejrzystością.

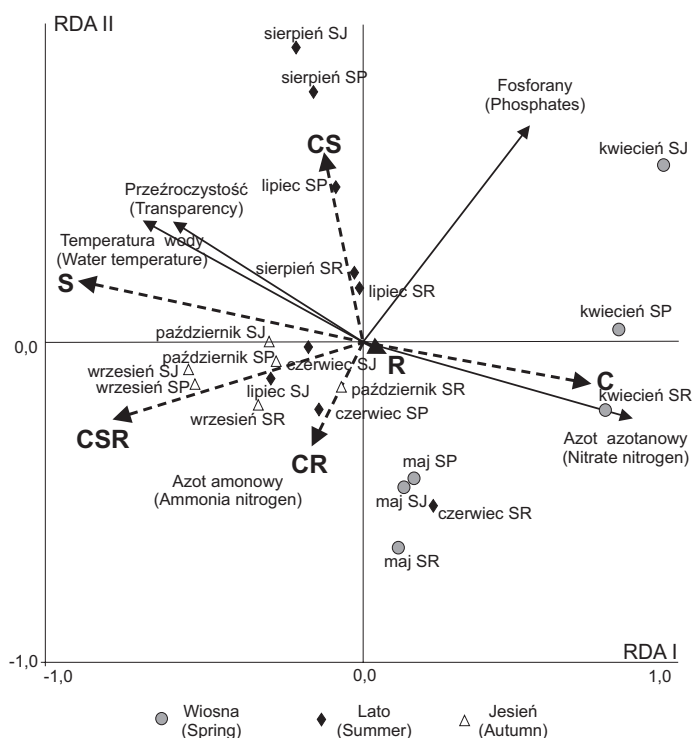
Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla poszczególnych typów strategii (Ryc. 61) wykazała, że pierwsze dwie osie (PCA I i PCA II) wyjaśniły łącznie 72,0% zmienności (pierwsza oś 54,8%, druga 17,2%). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły: 3,288; 1,031; 0,876 i 0,342. Najwyższe wartości na osi pierwszej (PCA I) stwierdzono dla liczebności strategów *C*. Negatywny udział w osi pierwszej stwierdzono dla liczebności strategów *CSR* i *S*. Wysokie wartości na osi drugiej (PCA II) stwierdzono dla liczebności strategów *R* i *CS*.

Poszczególne typy strategii charakteryzowały strefy w następujących miesiącach:

- strategii *C* – wszystkie strefy w kwietniu, ale najsilniejszy związek ze strefą jeziorną;
- strategii *R* i *CS* – strefę przejściową i strefę jeziorną w maju i sierpniu;
- strategii *S* – strefę przejściową i strefę jeziorną we wrześniu;
- strategii *CSR* – strefę rzeczną we wrześniu i strefę przejściową w czerwcu.

Dla pozostałych miesięcy nie wyróżniono grup strategów. Nie stwierdzono także, aby poszczególne sezony charakteryzowały się swoistymi zespołami strategów.

Analiza redundancji (RDA) wykazała, że pierwsze dwie osie kanoniczne (RDA I i RDA II) wyjaśniły łącznie 56,2% zmienności pośród strategów (pierwsza oś 48,5%, druga 7,7%) (Ryc. 62). Natomiast obie osie wyjaśniły 89,6% obserwowanej zależności: strategii-środowisko (pierwsza oś 77,4%, druga 12,2%). Pierwsza oś kanoniczna (RDA I) była istotna na poziomie ($p=0,002$), natomiast druga (RDA II) nie była istotna ($p=0,224$). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły odpowiednio: 2,425; 0,385; 0,260 i 0,055. Stwierdzono następujące grupy związków: pozytywny związek strategów *C* i *R* z koncentracją azotu azotanowego (kwiecień SR) oraz negatywny z tempe-



Ryc. 62. Diagram RDA – związki poszczególnych typów strategii z czynnikami środowiska w różnych strefach Zbiornika Dobczyckiego w okresie kwiecień–październik 1994 r.

Fig. 62. RDA diagram of relationships between strategists and environmental factors in the zones (riverine SR, transitory SP and lacustrine SJ) of the Dobczycki dam reservoir in 1994 (April–October)

raturą i przezroczystością wody; pozytywny związek strategów *CR* z koncentracją azotu amonowego i negatywny z koncentracją fosforanów; pozytywny związek strategów *CS* z przezroczystością wody i koncentracją fosforanów (lato – lipiec i sierpień w strefie przejściowej i jeziornej); pozytywny związek strategów *S* z temperaturą wody i przezroczystością oraz negatywny z koncentracją azotu azotanowego; pozytywny związek strategów *CSR* z koncentracją azotu amonowego oraz temperaturą wody w epilimnionie (jesień – wrzesień w strefie przejściowej i jeziornej).

5.4. Podsumowanie

Strefa rzeczna (*SR*) wykazała największą zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu, ale najniższą jego średnią. Świadczy to o małej stabilności zbiorowisk fitoplanktonu i o możliwości szybkiego namnażania się glonów zasiedlających tę strefę. Gatunkami dominującymi w tej strefie byli stratedzy *CSR*. Gatunki zaliczone do tej grupy mają możliwość pobierania pokarmu na drodze mikсотrofii oraz możliwość czynnego, szybkiego przemieszczania się. Organizmy te nie są bezpośrednio zależne od mineralnych form fosforu czy azotu oraz nie są wrażliwe na słabą dostępność światła. Także zaburzenia nie są dla nich czynnikiem ograniczającym. Gatunkami współdominującymi byli przedstawiciele strategii *R* i *CR*, którzy tolerują zaburzenia oraz słaby dostęp światła, ze względu na największą w tej strefie ilość zawiesiny.

W strefie rzecznej stwierdzono największą zmienność temperatury, która była efektem bezpośredniego kontaktu tej części zbiornika z wpływającymi wodami rzeczными oraz z jej płytkością. Omawiana strefa charakteryzowała się występowaniem częstych zaburzeń (duże wahania poziomów wody) oraz możliwością największych i najszybszych zmian temperatury wody. Obserwowano tu najniższą przezroczystość wody (słaba dostępność światła), najmniejszą zmienność, ale równocześnie najwyższą średnią koncentrację fosforanów. W strefie rzecznej nie stwierdzono deficytów fosforanów. Ponadto obserwowano największą zmienność koncentracji azotu amonowego oraz najwyższą jego średnią. Azot azotanowy wykazał zmienność i średnią podobną do pozostałych stref. Ze względu na stałą dostępność związków azotu i fosforu, w strefie rzecznej nie występują warunki stresowe. Występujące stałe zaburzenia oraz brak stresu powodują, że strefa ta nie stwarza warunków dogodnych dla organizmów reprezentujących strategię *S*.

W strefie przejściowej (*SP*) stwierdzono najmniejszą zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu, ale najwyższą jej średnią. Wskazuje to na silny rozwój zbiorowisk fitoplanktonu oraz ich największą stabilność. Także tutaj dominowali przedstawiciele strategii *CSR*, *R* i *CR*.

Strefa przejściowa nie cechowała się już tak dużą zmiennością temperatury wody jak strefa rzeczna. Strefa przejściowa nie jest poddawana ciągłym wpływom rzeki, a więc nie występują tu warunki ciągłego zaburzenia, jak w przypadku strefy rzecznej. Warunki świetlne w strefie przejściowej także były korzystniejsze niż w strefie rzecznej, ze względu na większą przezroczystość (brak bezpośredniego kontaktu z rzeką, a więc mniejsza ilość zawiesiny). Koncentracja azotu azotanowego oraz amonowego była na zbliżonym poziomie jak w strefie jeziornej. Stwierdzono okresy niskich wartości fosforanów, ale nie były one tak niskie, jak w strefie jeziornej. Strefa przejściowa była strefą najdogodniejszą dla rozwoju fitoplanktonu. Ze względu na stałą dostępność związków pokarmowych i obecność okresów z dużą dostępnością światła wystąpiło tu największe maksimum *C* strategów.

Strefa jeziorna (*SJ*) wykazała średnią zmienność w ogólnej liczebności fitoplanktonu i średni rozwój fitoplanktonu. Dominowały tu gatunki o strategii *CR*. W tej strefie stwierdzono najwyższą liczebność strategów *S* i *CS*. Strefa ta potencjalnie jest najsłabiej narażona na wpływy rzeki. Pomimo tego, jeśli nastąpią gwałtowne wpływy wody rzecznej, to zaburzenia są tutaj największe, co nie oznacza, że są one tak długotrwałe, jak dzieje się to w przypadku strefy rzecznej. Jeśli nie wystąpią zaburzenia, to strefa jeziorna jest strefą o największej i najdłuższej trwającej stabilności w całym ekosystemie zbiornikowym. Również panujące tu warunki świetlne są dogodne dla

rozwoju glonów. W strefie tej stwierdzono największą zmienność koncentracji fosforanów i występowanie okresów deficytów tego związku. Jest strefą, w której stwierdzano warunki stresowe (brak pokarmu). Koncentracja azotu azotanowego i amonowego była na podobnym poziomie jak w strefie przejściowej. Czynniki te nie różnicowały więc tych stref. Ze względu na możliwość wystąpienia długotrwałej stabilności w tej części zbiornika, dobrej przezroczystości oraz warunków stresowych była strefą dogodną dla rozwoju strategów *S*.

Wyniki analiz statystycznych wykazały istotne różnice pomiędzy strefami tylko w przypadku przezroczystości i koncentracji azotu amonowego.

Analizy ordynacyjne wykazały oddzielenie strefy rzecznej od stref przejściowej i jeziornej, za wyjątkiem okresu wiosny (kwiecień). Okres ten był jednolity dla wszystkich trzech stref. Strefy przejściowa i jeziorna w okresie późnej wiosny (maj), lata i jesieni utworzyły grupę oddzieloną od strefy rzecznej. Także grupowanie strategów wykazało, że okres wiosny (kwiecień) był podobny dla wszystkich trzech stref – związek strategów *C*. Stratedzy *R* i *CS* wykazali związek ze strefą przejściową i jeziorną w okresie późnej wiosny (maj) i późnego lata (sierpień), a stratedzy *S* w okresie jesiennym. Stratedzy *CSR* byli związani ze strefą rzeczną we wrześniu, a ze strefą przejściową w czerwcu.

Analiza redundancji wykazała szereg związków poszczególnych typów strategii z czynnikami abiotycznymi środowiska:

- pozytywny związek strategów *C* ze średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie, a negatywny z temperaturą wody w epilimnionie i przezroczystością wody,
- pozytywny związek strategów *R* ze średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie,
- pozytywny związek strategów *CR* ze średnią koncentracją azotu amonowego w epilimnionie i negatywny ze średnią koncentracją fosforanów w epilimnionie,
- pozytywny związek strategów *CS* z przezroczystością wody i średnią koncentracją fosforanów w epilimnionie,
- pozytywny związek strategów *S* z temperaturą wody w epilimnionie i przezroczystością, a negatywny ze średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie,
- pozytywny związek strategów *CSR* z temperaturą wody w epilimnionie oraz średnią koncentracją azotu amonowego w epilimnionie.

Analiza redundancji wyjaśniła ok. 56% zmienności w składzie strategów i prawie 90% zależności liczebności strategów od czynników środowiskowych.

5.5. Dyskusja

Ocena zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu oraz różnic obecności i liczebności glonów o różnych typach strategii życiowych, warunkowanych czynnikami abiotycznymi, pozwoliła określić, czy zmiany te rzeczywiście wykazały różnice w poszczególnych strefach zbiornika. Ocena ta jest jednym z elementów weryfikacji hipotezy postawionej na początku opracowania (hipoteza 1).

Średni czas retencji wody Zbiornika Dobczyckiego, wynoszący ok. 100 dni, pozwala zaklasyfikować go do zbiorników, w których trzy strefy (strefa rzeczna SR, przejściowa SP i jeziorna SJ) są równomiernie rozwinięte. Zakładając, że strefy różnią się w sposób istotny koncentracją związków pokarmowych (Straškraba 1998), celem przeprowadzonych badań było wykazanie, że istnieją istotne różnice pomiędzy strefami w czynnikach abiotycznych oraz dynamice fitoplanktonu i poszczególnych typów strategii. Jak do tej pory, zarówno dla płytkich (np. Rakowska i Rakowski 1992, Górniak i Grabowska 1996, Dembowska 2002), jak i głębokich zbiorników zaporowych (np. Houk 1989, Desortová 1989, Komárková 1993, Sthapit i in. 2008) opisano różnice w składzie fitoplanktonu w różnych strefach zbiornika. Jednak prace te dotyczyły jedynie różnic dotyczących składu gatunkowego zbiorowisk, a nie ich strategii życiowych.

Porównując fitoplankton w poszczególnych strefach Zbiornika Dobczyckiego stwierdzono pewne podobieństwa, ale także i różnice. Pomimo braku różnic statystycznie istotnych ogólnej liczebności fitoplanktonu w poszczególnych strefach, stwierdzono różnice obecności i dominacji różnych typów strategii. Wspólną cechą dla wszystkich wydzielonych stref była dominacja w okresie wiosennym gatunków należących do strategii głównej, a latem i jesienią dominacja gatunków zaliczanych do strategii pośrednich. Oznacza to, że niezależnie od strefy zbiornika wiosną warunki panujące w strefach były podobne, a w lecie i jesieni bardziej zróżnicowane. Wiosna to okres, kiedy krótki czas retencji wody powodował większe podobieństwo fizycznych i chemicznych czynników we wszystkich strefach zbiornika. Podobne obserwacje dotyczyły strefy wpływu i wypływu z przepływowego jeziora w Szwecji (Bergström i in. 2003). Podobieństwo czynników fizyczno-chemicznych wiosną (kwiecień) we wszystkich strefach badanego zbiornika zostało potwierdzone analizami porządkowania (PCA). Wszystkie strefy charakteryzowały się wówczas dużą średnią koncentracją w epilimnionie azotu azotanowego i fosforanów, niską średnią temperaturą w epilimnionie oraz małą przezroczystością. W pozostałych miesiącach stwierdzono wyraźne oddzielenie strefy rzecznej od grupy utworzonej przez strefy przejściową i jeziorną. Wskazuje to na zdecydowanie odmienne warunki w strefie rzecznej w pozostałych miesiącach, podczas gdy strefy przejściowa i jeziorna wykazały mniejsze zróżnicowanie warunków względem siebie. Strefa rzeczna latem i jesienią wykazała pozytywny związek ze średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie, a strefy przejściowa i jeziorna z przezroczystością. Obie te strefy jesienią wykazały pozytywny związek z temperaturą wody w epilimnionie.

Odmienność czynników fizyczno-chemicznych została odwzorowana w zachowaniach zbiorowisk fitoplanktonu. Strefa rzeczna charakteryzowała się największą zmiennością liczebności ogólnej fitoplanktonu, przy najniższej jej średniej. Wskazuje to na przewagę gatunków szybko namnażających się i utrzymujących wielkość populacji na średnim poziomie. W strefie rzecznej dominowali stratedzy *CSR*. Gatunki te nie podlegają wpływom zaburzeń, posiadają zdolność czynnego, szybkiego przemieszczania się (wici), mogą odżywiać się alternatywnie, ich obecność nie musi być uzależniona od dostępności światła (Reynolds 2006). Podobne wyniki uzyskano badając strefę wpływu strumienia (strefa odpowiadająca strefie rzecznej w zbiorniku) i strefę przed jego wypływem z jeziora (strefa odpowiadająca strefie jeziornej w zbiorniku) w przepływowych jeziorach szwedzkich (Bergström i in. 2008). Liczebność fitoplanktonu była niższa w strefie przy wpływie strumienia, a wyższa w innych częściach jezior. Strefa wpływu strumienia do jeziora była zdominowana przez miksotroficzne wiciowce, a liczebność dinofitów i autotroficznego fitoplanktonu była tutaj niższa niż w innych strefach jeziora. Podobne dane uzyskano w badanym Zbiorniku Dobczyckim, gdzie w strefie rzecznej i przejściowej dominowały wiciowce (typ strategii *CSR*), a w strefie jeziornej gatunki autotroficzne (stratedzy *CR*). Współdominowały w strefie rzecznej strategie *R* i *CR*, także tolerujące zaburzenia i nie wymagające dużej dostępności światła. W strefie tej stwierdzono także największą zmienność temperatury wody, przy równocześnie najmniejszej zmienności i najniższej przezroczystości. Był to efekt bezpośredniego kontaktu z wodami rzecznyymi, które podczas gwałtownych wpływów powodowały obniżenie temperatury wody oraz jej przezroczystości. Z kolei płytkość strefy powodowała, że ocieplanie się wody następowało szybciej niż w głębszych częściach zbiornika, stąd największe wahania temperatury wody w strefie rzecznej. Warunki w tej strefie, takie jak duża zmienność temperatury wody i niska przezroczystość nie hamowały wzrostu strategii dominujących (*CSR*, *R* i *CR*), ale nie pozwalały na rozwój pozostałych typów strategii, które albo nie wystąpiły w ogóle, albo pojawiły się sporadycznie. W strefie rzecznej stwierdzono najmniejszą zmienność koncentracji fosforanów. Brak deficytów tego czynnika wskazuje, że dostępność bazy pokarmowej była nieograniczona. Także w tej strefie stwierdzono największą średnią i największą zmienność koncentracji azotu amonowego, podczas gdy koncentracja azotu azotanowego była podobna jak w pozostałych strefach. Podobne cechy w strefie wpływu rzeki do jeziora zostały opisane przez Vanni i in. (2006).

Strefa przejściowa, to w porównaniu z poprzednią, strefa głębsza, z obecną stratyfikacją termiczną, ale nie tak wyraźną jak w strefie jeziornej. Najsilniejszy rozwój fitoplanktonu w tej strefie stwierdzono w okresie wiosny. W ciągu całego sezonu wegetacyjnego wystąpiła tu najmniejsza zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu, z równocześnie najwyższą średnią. W tej strefie fitoplankton rozwijał się najobficiej, ponieważ zaburzenia nie są tu tak silne, jak w strefie rzecznej i nie tak gwałtowne, jak w strefie jeziornej. Podobne zjawiska stwierdzono także w innych głębokich zbiornikach zaporowych (np. Vyhňálek i in. 1994, Nogueira 2000, Zeng i in. 2006). Słabsza stratyfikacja w tej strefie powodowała, że jeśli wystąpiło zaburzenie, to nie było ono zjawiskiem tak silnym, jak w strefie jeziornej. Z drugiej strony, możliwość wystąpienia warunków stresowych (deficyty pokarmowe) była mniejsza niż w strefie jeziornej. Stała dostępność pokarmu (brak okresów deficytów pokarmowych) oraz dostępność światła (większa przezroczystość niż w strefie rzecznej) zadecydowały, że stratedzy *C* okresowo rozwijali się najliczniej w strefie przejściowej, chociaż generalnie dominowali tu stratedzy *CSR*.

Strefa jeziorna to strefa najgłębsza, z wykształcającą się stratyfikacją termiczną, najmniej podatna na wpływy rzeki. Jeśli nastąpi wpływ wód w okresie wykształconej stratyfikacji, to „zaburzenie” najsilniej oddziałuje w tej właśnie strefie. Zjawisko to zostało stwierdzone także w innych głębokich zbiornikach zaporowych (np. Komárkova 1993). Najsilniejszy rozwój fitoplanktonu, podobnie jak w strefie przejściowej, stwierdzono tu wiosną. Ponieważ w strefie tej zdarzały się okresy bardzo niskiej dostępności związków pokarmowych, a nawet ich deficyty (podobnie jak w innych zbiornikach zaporowych, np. Nedoma i in. 1993), stwierdzono tu okresowo liczne pojawienia się strategów *S*.

We wszystkich trzech strefach wiosna była porą najuboższą pod względem różnorodności strategii. Hipoteza zaburzeń (IDH) (Haldna i in. 2008) mówi, że różnorodność gatunków po okresie zaburzeń jest mała, ponieważ tylko kilka gatunków ma możliwość szybkiej kolonizacji nowo powstałych lub zmienionych warunków środowiska. W tym znaczeniu gwałtowne zmiany wywołane mieszaniem wody oraz wpłynięciem wysokich wód rzeki w okresie wiosny są zaburzeniem (Weithoff i in. 2001), skutkiem którego różnorodność typów strategii w tym okresie była najmniejsza. Innym wytłumaczeniem niskiej różnorodności jest etap, kiedy system ukierunkowuje się na stadium „equilibrium”, i wówczas środowisko jest zdominowane przez kilka gatunków ze zdolnościami do dużego współzawodnictwa. Większą różnorodność typów strategii stwierdzono latem i jesienią, prawdopodobnie z powodu wystąpienia wielu niszy możliwych do wykorzystania. Liczba typów strategii wzrastała wraz ze zróżnicowaniem środowiska (liczbą niszy), co zostało stwierdzone także przez innych autorów (Haddad i in. 2008).

W układzie strefowym zbiornika w rozwoju fitoplanktonu i poszczególnych typów strategii widoczny był gradient „*lotyczno-lenityczny*”, czyli płynne przejście ze strefy poddanej wpływom rzeki do strefy wód stagnujących. Zachowania zbiorowisk fitoplanktonu i poszczególnych typów strategii były odpowiedzią na zmiany warunków abiotycznych w poszczególnych strefach, wyraźnie wskazując na odmienność strefy rzecznej w porównaniu do stref przejściowej i jeziornej, z wyjątkiem wiosny (kwiecień), kiedy wszystkie trzy strefy nie wykazały różnic.

6. PORÓWNANIE ZBIORNIKÓW ZAPOROWYCH (ZBIORNIK DOBCZYCKI, ZBIORNIK CZORSZTYŃSKI, ZBIORNIK ROŻNOWSKI)

6.1. Wyniki – fitoplankton

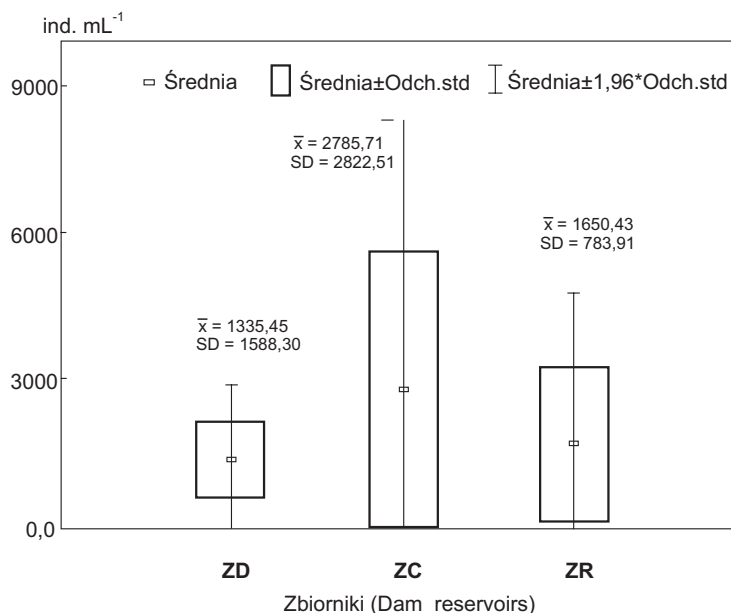
6.1.1. Zmiany populacyjne glonów w zbiorowiskach fitoplanktonu badanych zbiorników

Ze względu na indywidualność każdego zbiornika wodnego, dokonano analizy zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu oraz oceny występowania różnych typów strategii na tle wybranych czynników abiotycznych w trzech zbiornikach zaporowych. Wszystkie zbiorniki wytypowane do badań były zbiornikami głębokimi, typu podgórskiego. Każdy z badanych zbiorników wykazał inne wartości średniej ogólnej liczebności fitoplanktonu (Ryc. 63):

- największą średnią oraz największą zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu stwierdzono w Zbiorniku Czorsztyńskim (ZC);
- najmniejszą średnią, ale średnią zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu stwierdzono w Zbiorniku Dobczyckim (ZD);
- średnie wartości liczebności, ale najmniejszą zmienność ogólnej liczebności fitoplanktonu stwierdzono w Zbiorniku Rożnowskim (ZR).

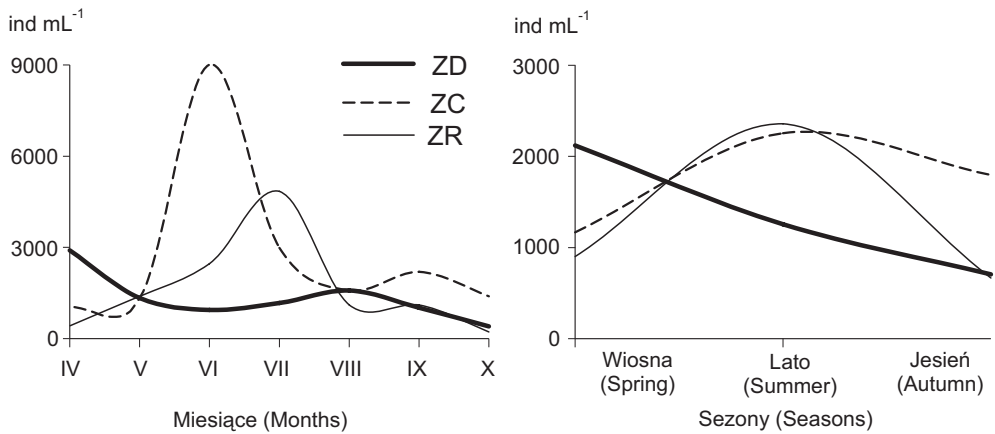
Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic liczebności ogólnej fitoplanktonu pomiędzy poszczególnymi zbiornikami (test Kruskala-Wallisa).

Największy rozwój fitoplanktonu w ZC i ZR stwierdzono w lecie, a w ZD wiosną i latem (Ryc. 64a). W ZC fitoplankton najliczniej rozwijał się w czerwcu, w ZR w lipcu, a w ZD kwietniu oraz sierpniu. We wszystkich zbiornikach stwierdzono spadek ogólnej liczebności fitoplanktonu w okresie jesiennym (Ryc. 64b).



Ryc. 63. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) ogólnej liczebności fitoplanktonu w badanych zbiornikach zaporowych w 1998 r.

Fig. 63. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of total phytoplankton density in the three dam reservoirs in 1998



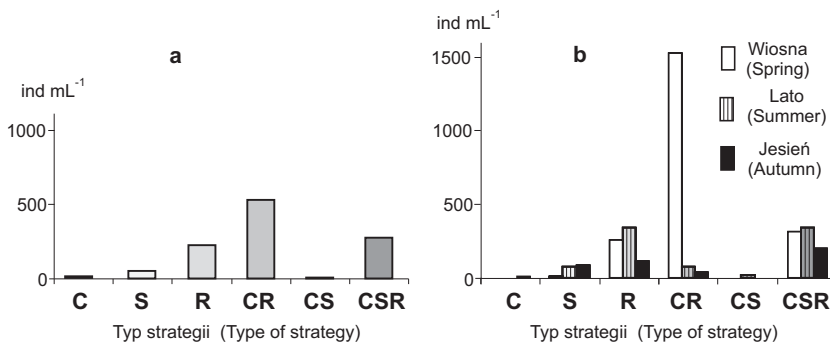
Ryc. 64. Średnia ogólna liczebność fitoplanktonu w badanych zbiornikach zaporowych w 1998 r. w miesiącach (a) i sezonach (b)

Fig. 64. The total density of phytoplankton in the three dam reservoirs: in months (a) and seasons (b), 1998

6.1.2. Strategie glonów i ich dynamika w badanych zbiornikach zaporowych

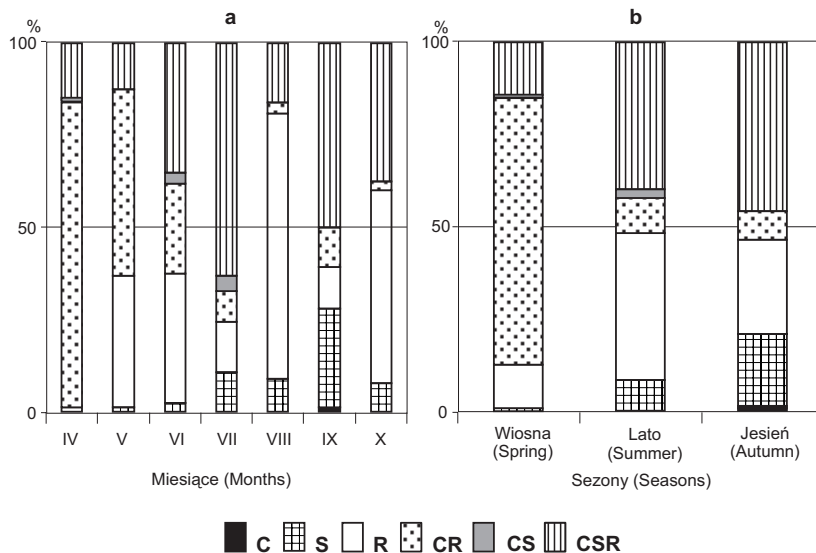
Zbiornik Dobczycki

Stwierdzono w nim najliczniejsze występowanie gatunków zaliczonych do strategii CR, mniej liczne gatunków ze strategii CSR i R, a najmniej liczne ze strategii S, CS i C (Ryc. 65a). Wiosną dominowali strategicy CR, a latem i jesienią R i CSR (Ryc. 65b). Najbogatszymi miesiącami pod względem różnorodności typów były: czerwiec, lipiec i wrzesień. W miesiącach wiosennych stwierdzono taką samą różnorodność typów strategii jak latem i jesienią (5 typów) (Ryc. 66a i b).



Ryc. 65. Średnia liczebność strategów w Zbiorniku Dobczyckim w miesiącach kwiecień-październik (a) i sezonach (b) 1998 r.

Fig. 65. Average density of strategist types in the Dobczycki dam reservoir: in months April-October (a) and seasons (b), 1998



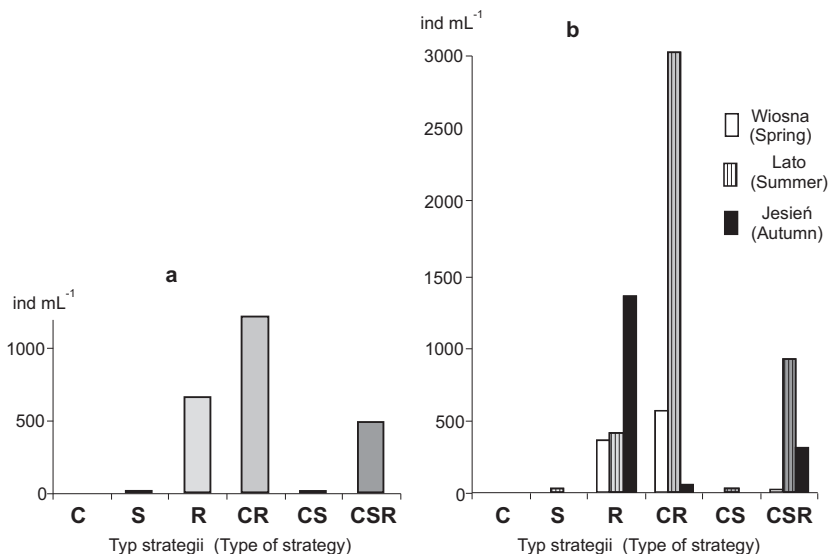
Ryc. 66. Procentowy udział poszczególnych strategów w Zbiorniku Dobczyckim w miesiącach kwiecień-październik (a) i sezonach (b) 1998 r.

Fig. 66. Percentage of the density of strategist types in the Dobczycki dam reservoir: in months April-October (a) and seasons (b), 1998

Zbiornik Czorszyński

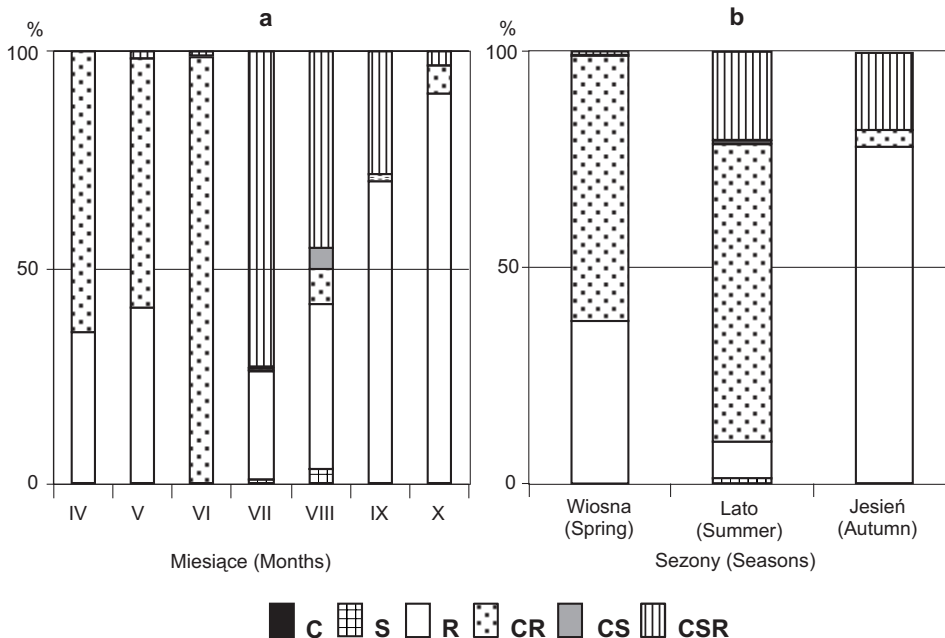
Największą średnią liczebność stwierdzono dla gatunków strategii CR, R i CSR (Ryc. 67a). Wiosną i latem najliczniej obecni byli stratedzy CR, a jesienią R i CSR (Ryc. 67b).

W Zbiorniku Czorszyńskim najmniej różnorodnymi miesiącami były kwiecień i czerwiec (2 typy strategii), a najbardziej zróżnicowany sierpień (5 typów). Okres wiosenny cechował się najmniejszą różnorodnością pod względem typów strategii, a lato największą. (Ryc. 68a i b).



Ryc. 67. Średnia liczebność strategów w Zbiorniku Czorszyńskim w miesiącach kwiecień-październik (a) i sezonach (b) 1998 r.

Fig. 67. Average density of strategist types in the Czorszyński dam reservoir: in months April-October (a) and seasons (b), 1998

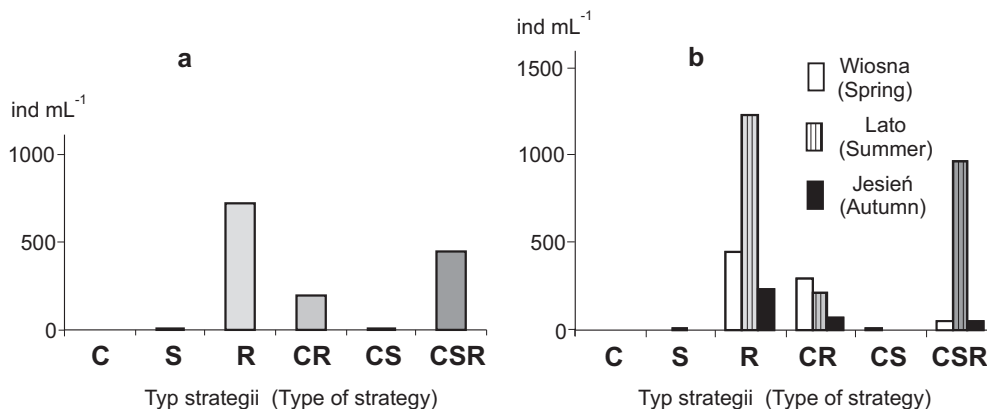


Ryc. 68. Procentowy udział poszczególnych strategów w Zbiorniku Czorsztyńskim w miesiącach (a) i sezonach (b) 1998 r.

Fig. 68. Percentage of the density of strategist types in the Czorsztyński dam reservoir: in months (a) and seasons (b), 1998

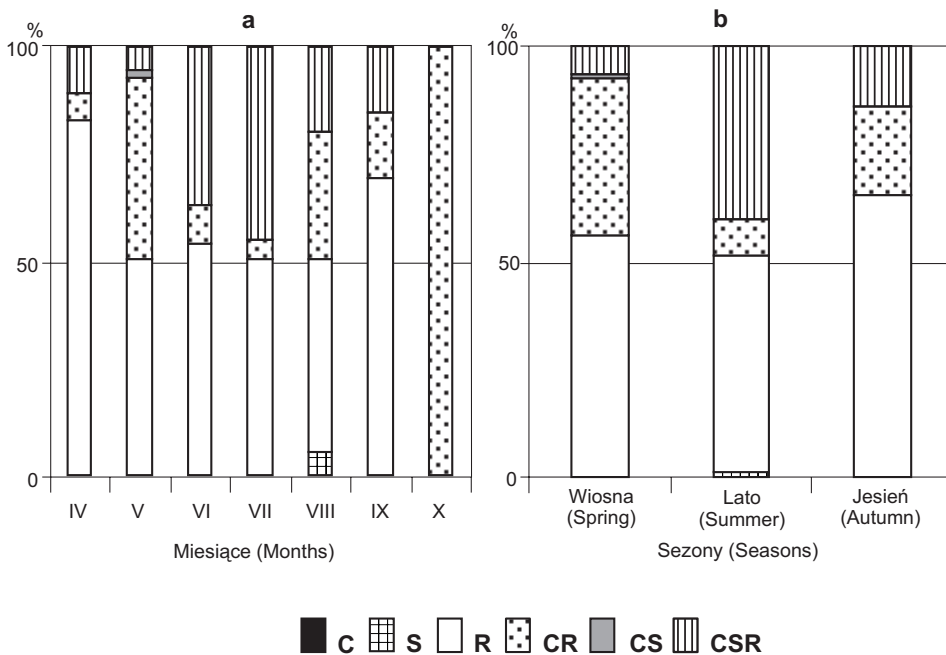
Zbiornik Rożnowski

W tym zbiorniku największą liczebność stwierdzono dla strategów typu *R*, *CSR* i *CR* (Ryc. 69a). Ogólny wzór dominacji typów strategii był inny niż w powyżej opisanych zbiornikach: w Zbiorniku Rożnowskim stratedzy *R* dominowali wiosną, latem i jesienią. Latem liczną grupę stanowili także stratedzy typu *CSR* (Ryc. 69b). Żaden z sezonów nie wyróżnił się szczególnie dużą lub szczególnie małą różnorodnością typów strategii. Najmniejsze zróżnicowanie stwierdzono w październiku (1 typ strategii), a największe w maju i sierpniu (4 typy) (Ryc. 70a). Zbiornik Rożnowski wykazał najmniejszą różnorodność typów strategii glonów planktonowych w porównaniu z pozostałymi dwoma zbiornikami i cechował się dość jednolitym układem dominacji (Ryc. 70b).



Ryc. 69. Średnia liczebność strategów w Zbiorniku Rożnowskim w miesiącach (a) i sezonach (b) 1998 r.

Fig. 69. Average density of strategist types in the Rożnowski dam reservoir: in months (a) and seasons (b), 1998



Ryc. 70. Procentowy udział poszczególnych strategów w Zbiorniku Rożnowskim w miesiącach (a) i sezonach (b) 1998 r.
Fig. 70. Percentage of the density of strategist types in the Rożnowski dam reservoir: in months (a) and seasons (b), 1998

Porównując uzyskane wyniki, na podstawie najwyższej średniej liczebności poszczególnych typów strategii wyróżniono następujące kierunki rozwoju strategów (Ryc. 71):

- *CR* i *R* – stratedzy zasiedlający środowiska zaburzone (niestabilne), ale przyjazne (duża dostępność pokarmu). Największy ich rozwój stwierdzono w okresie wiosenno-wczesnoletnim (*CR*) oraz letnio-jesiennym (*R*). Maksyma liczebności utworzone przez stratedżów *CR* to: kwiecień w ZD, maj w ZR i czerwiec w ZC, a maksima utworzone przez *R* stratedżów to: lipiec w ZR, sierpień w ZD i wrzesień w ZC.

- *S* – stratedzy środowisk nieprzyjaznych (niedobór lub niska dostępność pokarmu), ale stabilnych (bez zaburzeń). Ich największy rozwój stwierdzono w okresie letnio-jesiennym. Maksyma liczebności stwierdzono: w sierpniu w ZC i ZR, a w lipcu i wrześniu w ZD.

- *C* – stratedzy środowisk przyjaznych i stabilnych. Największy ich rozwój stwierdzono w okresie jesiennym. W badanym okresie (kwiecień–październik 1998 r.) wystąpili tylko w ZD, największa liczebność przypadała we wrześniu (generalnie jednak bardzo nieliczna grupa).

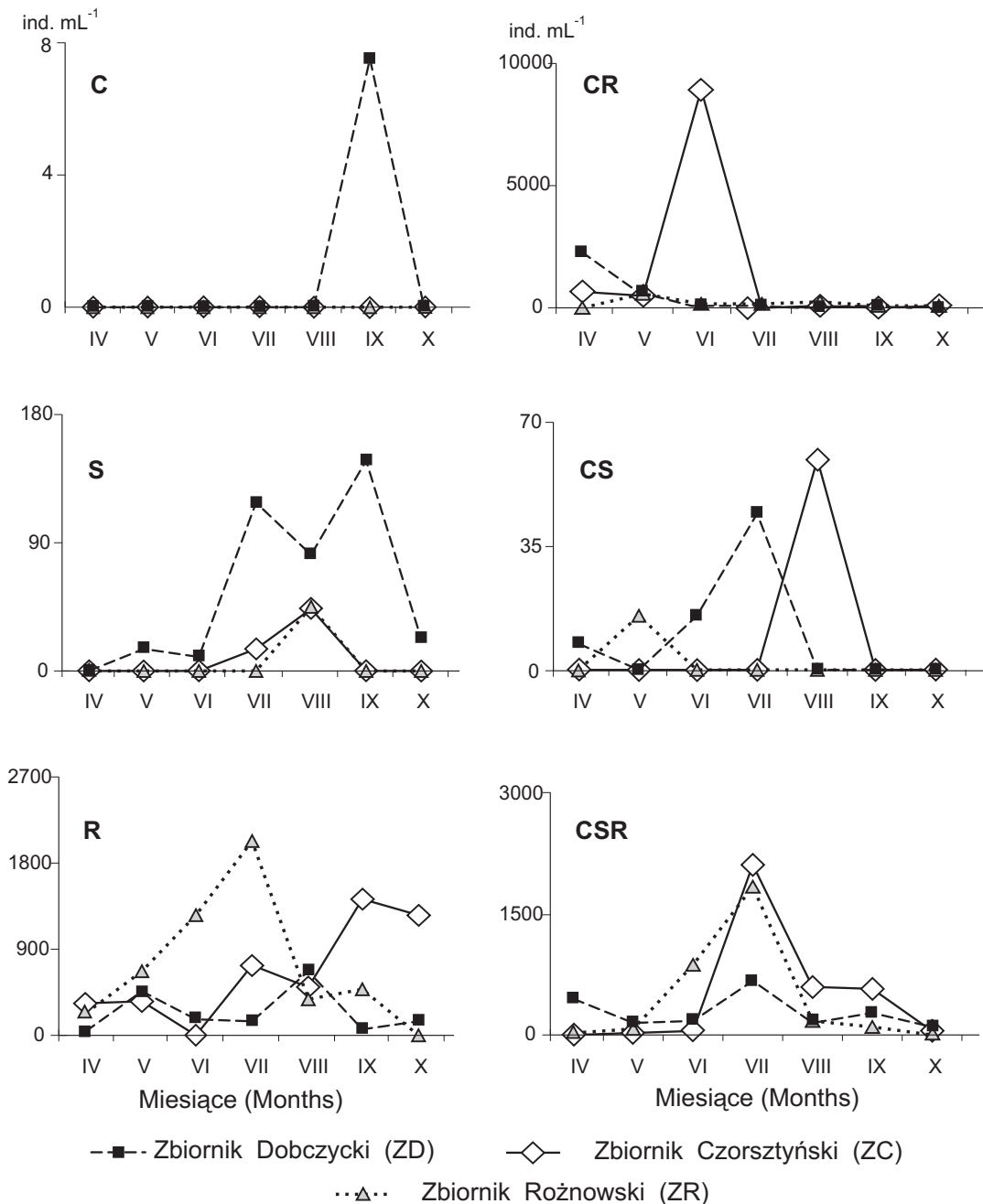
- *CS* i *CSR* – stratedzy o cechach mieszanych. Największy rozwój strategów *CS* stwierdzono w okresie wiosenno-letnim. Maksimum strategów *CS*: maj w ZR, lipiec w ZD i sierpień w ZC. Maksimum strategów *CSR* notowano w lipcu we wszystkich trzech zbiornikach.

Rozpatrując udział procentowy poszczególnych strategii stwierdzono, że we wszystkich badanych zbiornikach dominantami były taksony reprezentujące typy strategii tolerujące środowiska zaburzone (niestabilne), ale przyjazne (duża dostępność pokarmu): w ZD i ZC dominowali stratedzy *CR*, a w ZR stratedzy *R*. Wysoki udział we wszystkich trzech zbiornikach wykazali także stratedzy *CSR*. Ponadto w ZD stwierdzono największy udział *S* strategów, w porównaniu z pozostałymi zbiornikami (Ryc. 72).

Stratedzy, którzy dominowali w poszczególnych zbiornikach, wykazali także największą zmienność w liczebności (Tab. 22): stratedzy *CR* w Zbiornikach Dobczyckim i Czorsztyńskim oraz stratedzy *R* i *CSR* w Zbiorniku Rożnowskim. Najmniejszą zmienność liczebności stwierdzono dla strategów, którzy pojawili się sporadycznie i nie wykazali większego udziału w fitoplank-

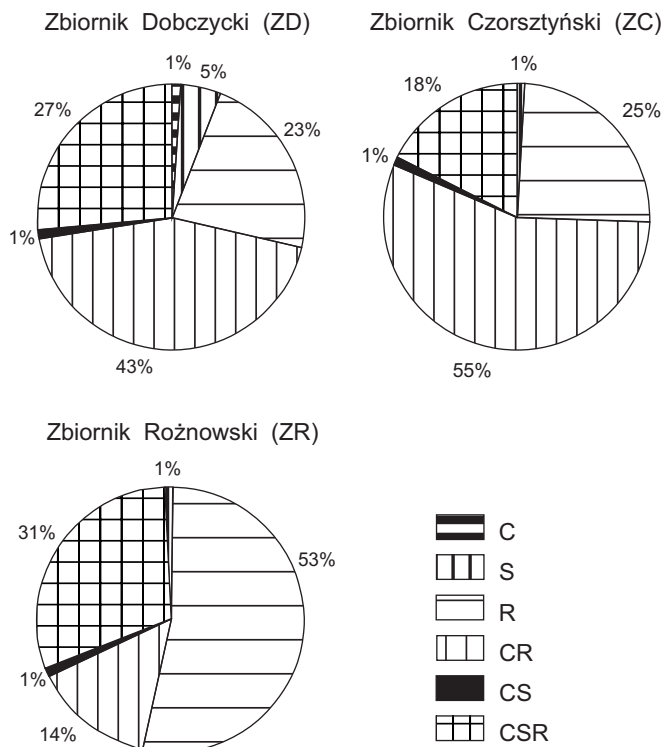
tonie. Byli to stratedzy typu *C* w Zbiorniku Dobczyckim, *S* w Zbiorniku Czorsztyńskim i *CS* w Zbiorniku Rożnowskim.

Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic (test Kruskala-Wallisa) pomiędzy liczebnością poszczególnych typów strategii w badanych zbiornikach. Wyższy udział procentowy *S* strategów w ogólnej liczebności fitoplanktonu w ZD w porównaniu z ZC i ZR wskazuje, że ten typ strategii może być elementem różniącym ten zbiornik od dwóch pozostałych.



Ryc. 71. Maksymalne wartości liczebności poszczególnych strategii w zbiornikach: Dobczyckim (ZD), Czorsztyńskim (ZC) i Rożnowskim (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.

Fig. 71. The highest value of density of strategit types in the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



Ryc. 72. Procentowy udział poszczególnych typów strategii w badanych zbiornikach zaporowych w sezonie wegetacyjnym 1998 r.

Fig. 72. Percentage of strategist types in the studied dam reservoirs in 1998

Tab. 22. Odchylenie standardowe (SD) średniej liczebności (ind. mL⁻¹) poszczególnych typów strategii w badanych zbiornikach zaporowych w 1998 r. (** największe wartości, * najmniejsze wartości)

Tab. 22. Standard deviation (SD) of the density (ind. mL⁻¹) of strategist types in dam reservoirs (Dobczycki dam reservoir ZD, Czorsztyński dam reservoir CR, Rożnowski dam reservoir ZR) in 1998 (**the highest values, * the lowest values)

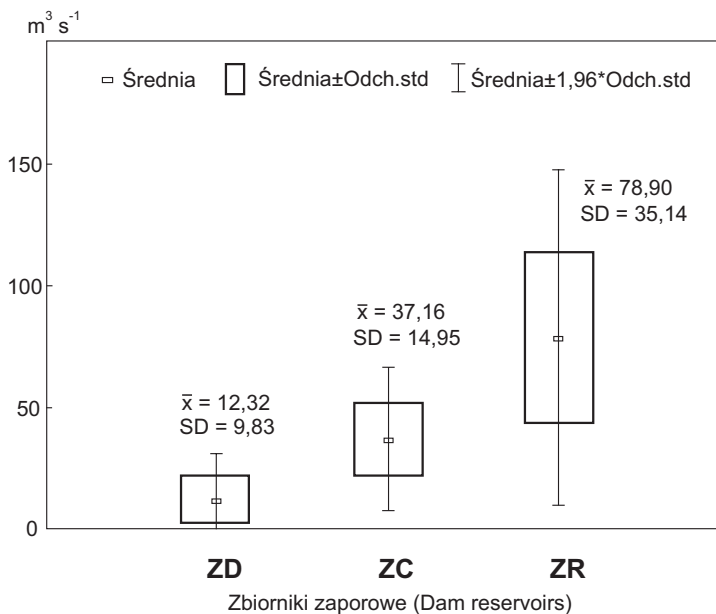
Typ strategii	Zbiornik Dobczycki	Zbiornik Czorsztyński	Zbiornik Rożnowski
C	2,84 *	brak	brak
S	59,18	16,65 *	17,01
R	232,47	515,04	704,74 **
CR	843,67 **	3288,41 **	182,81
CS	16,26	22,30	5,67 *
CSR	208,71	759,03	687,92 **

6.2. Wyniki – czynniki abiotyczne

6.2.1. Hydrologia rzek zasilających badane zbiorniki

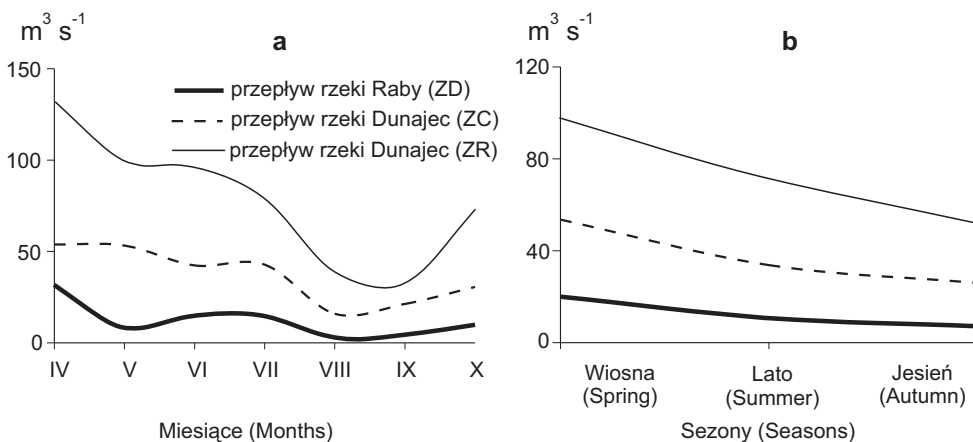
Najwyższe średnie wartości przepływu rzek dopływających do zbiorników stwierdzono w przypadku rzeki Dunajec wpływającej do Zbiornika Rożnowskiego, a najniższe w przypadku rzeki Raby zasilającej Zbiornik Dobczycki. Największą zmienność tego parametru zaobserwowano dla ZR, a najmniejszą dla ZD (Ryc. 73). Maksymalne wartości przepływów rzek w każdym ze zbiorników wystąpiły w kwietniu, a minimalne w sierpniu (Ryc. 74a). Najwyższe średnie przepływy stwierdzono w okresie wiosennym, a najniższe w jesiennym (Ryc. 74b).

Stwierdzono statystycznie istotne różnice wysokości przepływów rzek dopływających do zbiorników (jednoczynnikowa analiza wariancji; $F=15,325$; $p=0,0001$).



Ryc. 73. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniego przepływu rzek dopływających do Zbiornika Dobczyckiego (ZD) (Raba), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) (Dunajec) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) (Dunajec) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.

Fig. 73. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of rivers flows: Raba influx to the Dobczycki dam reservoir (ZD), Dunajec influx to the Czorszyński (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



Ryc. 74. Średnie przepływy rzek dopływających do Zbiornika Dobczyckiego (ZD) oraz Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień–październik (a) i sezonach (b) 1998 r.

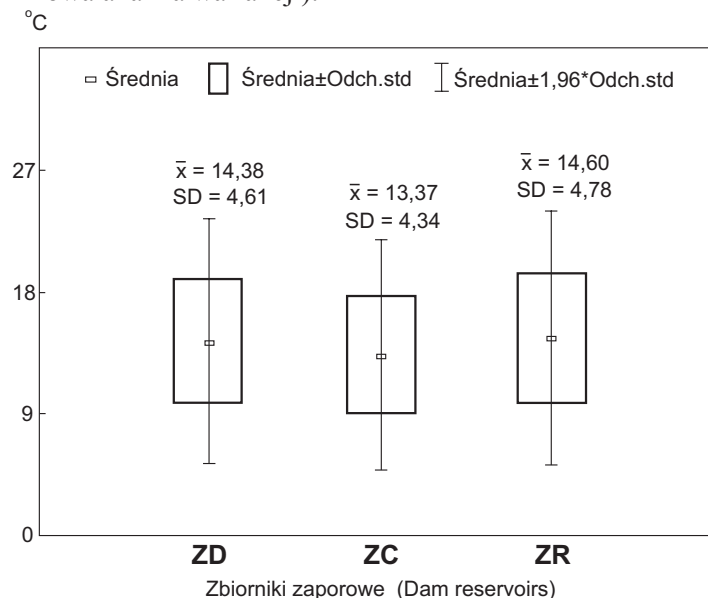
Fig. 74. Rivers flows into the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC), and the Rożnowski dam reservoir (ZR) during the months April-October (a) and seasons (b), 1998

6.2.2. Temperatura wody

W badanych zbiornikach nie stwierdzono większych różnic średniej temperatury epilimnionu, ani jej zmienności (Ryc. 75). Najchłodniejszym zbiornikiem był ZC, a najcieplejszym ZR, chociaż w stosunku do ZD różnica była nieznaczna.

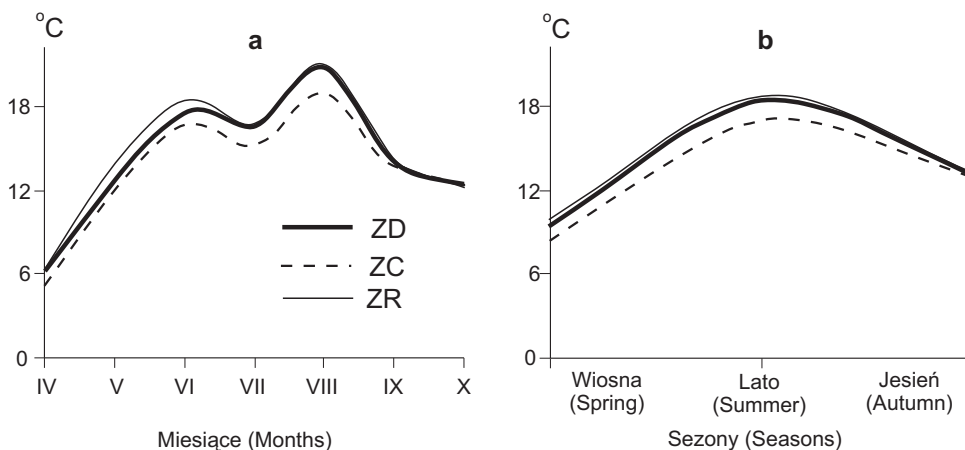
Temperatura wody w epilimnionie zbiorników miała rozkład typowy dla wód strefy klimatu umiarkowanego. Najchłodniejszym miesiącem był kwiecień, a najcieplejszym sierpień (Ryc. 76a) i, co jest oczywiste, najcieplejszym okresem było lato, a najchłodniejszym wiosna (Ryc. 76b).

Nie stwierdzono istotnie statystycznych różnic temperatury wody pomiędzy badanymi zbiornikami (jednoczynnikowa analiza wariancji).



Ryc. 75. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej temperatury wody w epilimnionie w Zbiorniku Dobczyckim (ZD), Zbiorniku Czorszyńskim (ZC) i Zbiorniku Rożnowskim (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.

Fig. 75. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of water temperature in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



Ryc. 76. Temperatura wody w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień-październik (a) i sezonach (b) 1998 r.

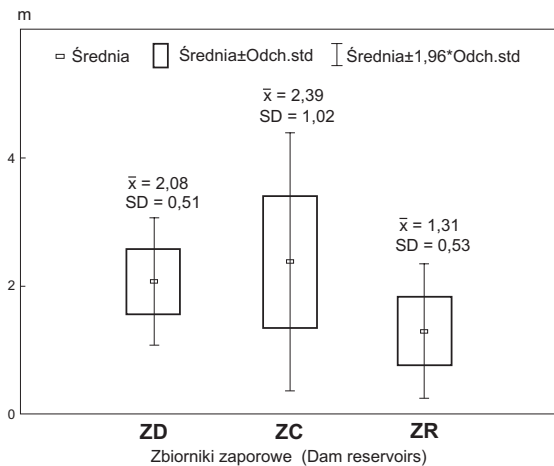
Fig. 76. Water temperature in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in April to October (a) and seasons (b), 1998

6.2.3. Przezroczystość wody

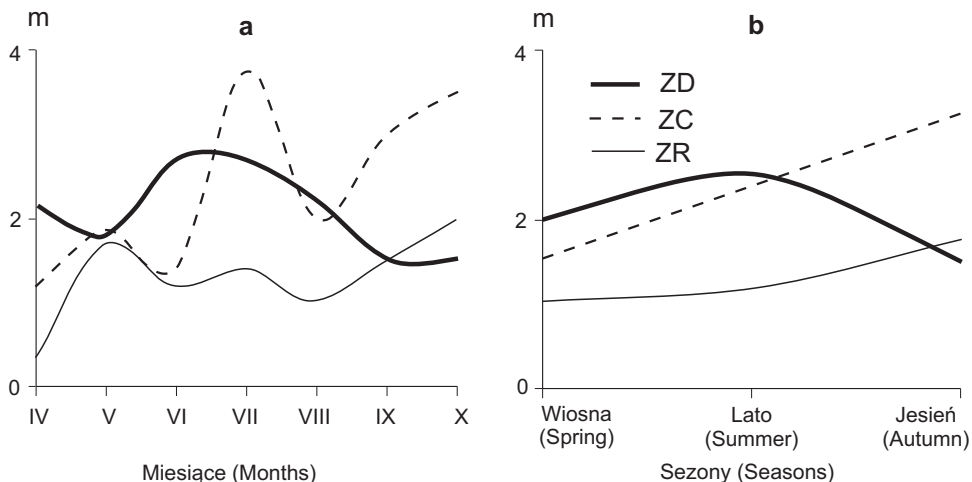
Najniższą średnią przezroczystość stwierdzono w ZR, a najwyższą w ZC. Największą zmienność przezroczystości stwierdzono w ZC, natomiast w ZD i ZR niższą i na podobnym poziomie (Ryc. 77).

Przezroczystość wody w ZD była najwyższa w miesiącach letnich (czerwiec-sierpień), a najniższa wiosną (maj) i jesienią (wrzesień). W ZC największą przezroczystość stwierdzono w lipcu i w październiku, a najniższą w kwietniu i czerwcu. W ZR najwyższą przezroczystość notowano w maju i w październiku, a najniższą w kwietniu (Ryc. 78a). ZC i ZR wykazały podobne kierunki w zmianach przezroczystości w sezonach, a ZD odmienny. Cechą wspólną wszystkich zbiorników była niska przezroczystość w okresie wiosennym. W ZD najwyższą przezroczystość stwierdzono w lecie, a w ZC i ZR w jesieni (Ryc. 78b).

Stwierdzono różnice statystycznie istotne przezroczystości wody pomiędzy badanymi zbiornikami (jednoczynnikowa analiza wariancji; $F=4,081$; $p=0,0346$).



Ryc. 77. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej przezroczystości wody w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorsztyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.
 Fig. 77. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of transparency of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



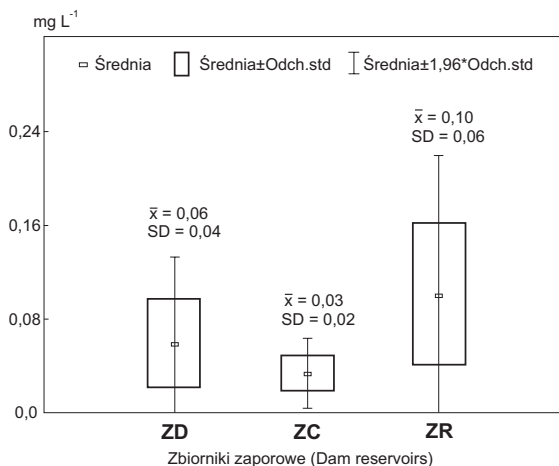
Ryc. 78. Przezroczystość wody w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorsztyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień-październik (a) oraz sezonach (b) 1998 r.
 Fig. 78. Transparency in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in April to October (a) and seasons (b), 1998

6.2.4. Koncentracja fosforanów

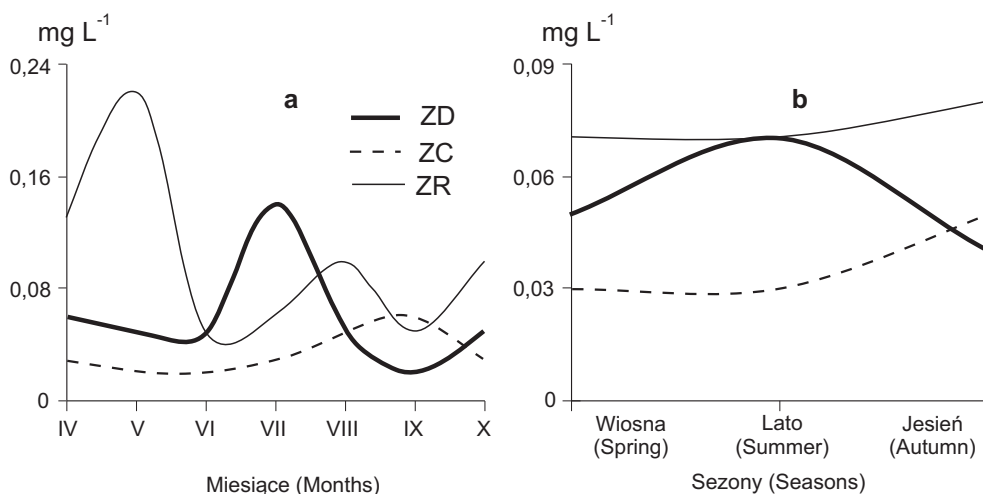
Najwyższa średnia koncentracja fosforanów i największa jej zmienność została stwierdzona w ZR, a najniższa średnia i najmniejsza jej zmienność w ZC (Ryc. 79).

Dla każdego z badanych zbiorników maksimum średniej koncentracji fosforanów stwierdzono w innym miesiącu i w innym sezonie: dla ZR w maju, dla ZD w lipcu, a dla ZC we wrześniu (Ryc. 80a). Zbiorniki Czorsztyński i Rożnowski wykazały podobny kierunek zmian w średniej koncentracji fosforanów w sezonie: wzrost w jesieni (nieznaczny dla ZR i wyraźny dla ZC). Zbiornik Dobczycki wykazał kierunek przeciwny: najwyższą średnią koncentrację fosforanów stwierdzono latem, a spadek w jesieni (Ryc. 80b)

Stwierdzono statystycznie istotne różnice średniej koncentracji fosforanów pomiędzy badanymi zbiornikami (jednoczynnikowa analiza wariancji; $F=4,568$; $p=0,0249$).



Ryc. 79. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorsztyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.
Fig. 79. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of phosphate concentrations in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



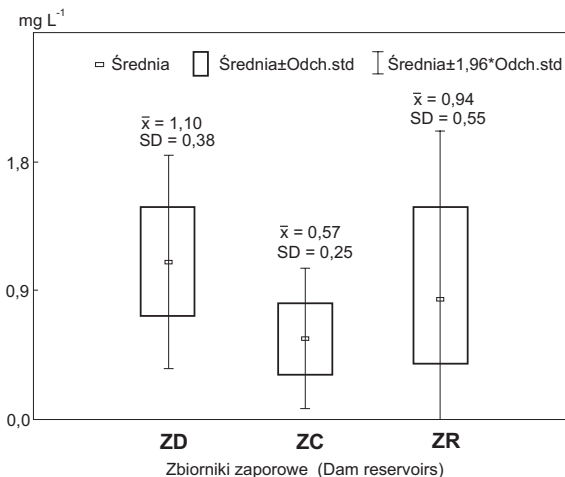
Ryc. 80. Koncentracja fosforanów w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorsztyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień–październik (a) oraz sezonach (b) 1998 r.
Fig. 80. Phosphate concentrations in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in April to October (a) and seasons (b), 1998

6.2.5. Koncentracja azotu azotanowego

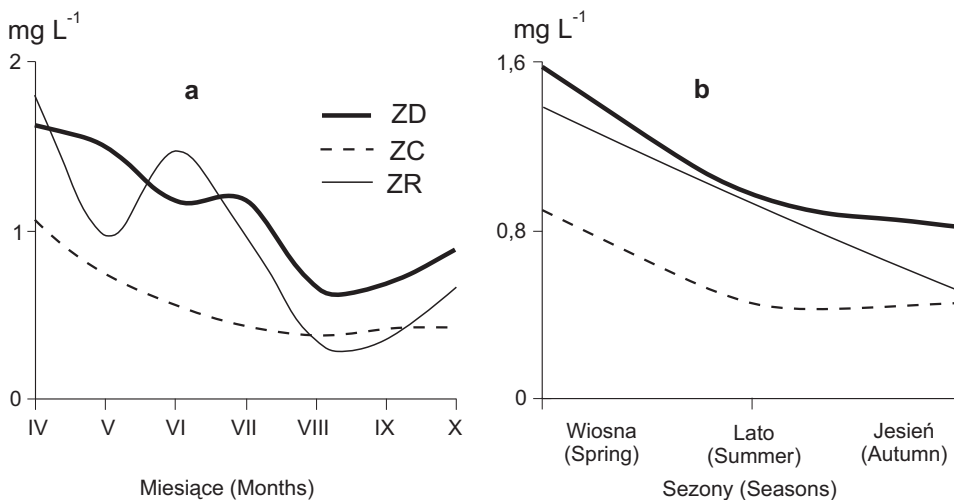
Największą średnią koncentrację azotu azotanowego stwierdzono w ZD, a najmniejszą w ZC. Zmienność tego parametru była największa w ZR, a najmniejsza w ZC (Ryc. 81).

Wszystkie trzy badane zbiorniki wykazały podobny kierunek zmian średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie w miesiącach i sezonach. Największą średnią koncentrację azotanów stwierdzono w kwietniu, a najmniejszą w sierpniu i wrześniu (Ryc. 82a). Średnia koncentracja azotu azotanowego w epilimnionie zmniejszała się od wiosny do jesieni (Ryc. 82b).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych koncentracji azotu azotanowego pomiędzy badanymi zbiornikami (jednoczynnikowa analiza wariancji).



Ryc. 81. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.
 Fig. 81. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of nitrates nitrogen in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



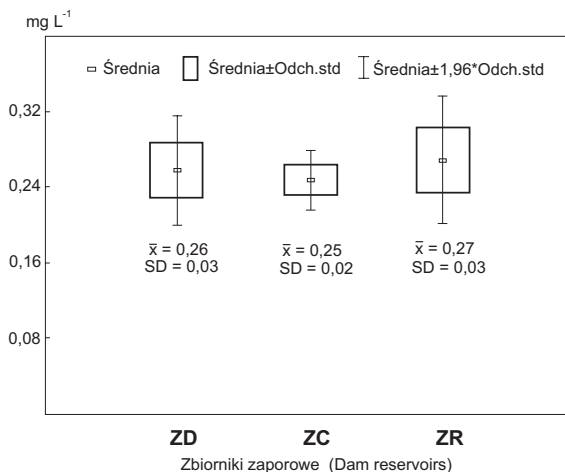
Ryc. 82. Koncentracja azotu azotanowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień-październik (a) oraz sezonach (b) 1998 r.
 Fig. 82. Nitrate nitrogen concentrations in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in April to October (a) and seasons (b), 1998

6.2.6. Koncentracja azotu amonowego

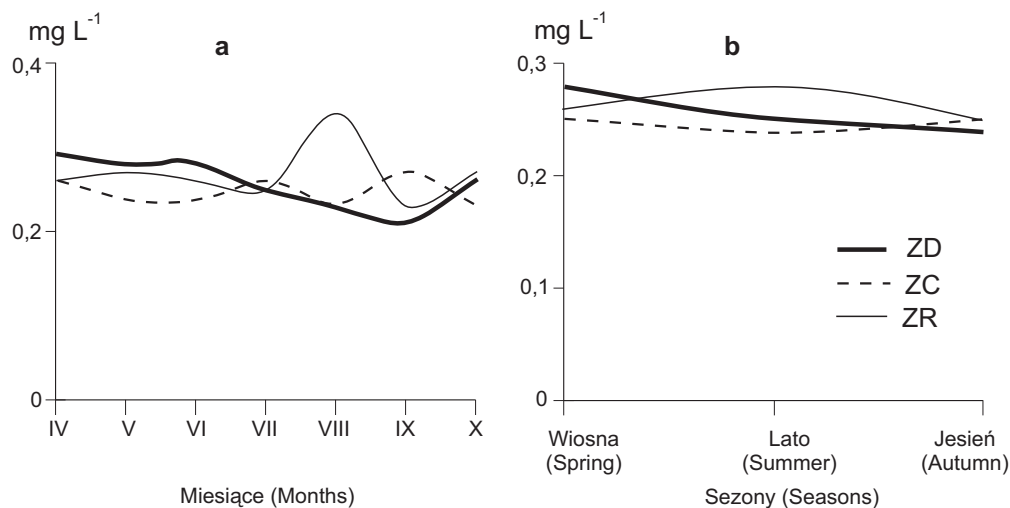
Najwyższą średnią koncentrację azotu amonowego stwierdzono dla ZR, a najniższą dla ZC. W ZD i ZR zmienność średniej koncentracji azotu amonowego była na takim samym poziomie, a w ZC nieco mniejsza (Ryc. 83).

Najwyższe wartości azotu amonowego w epilimnionie stwierdzono w ZR latem (sierpień), w ZC jesienią (wrzesień), a ZD wiosną (kwiecień) (Ryc. 84a). Każdy ze zbiorników wykazał inny kierunek zmian średniej koncentracji azotu amonowego w sezonach (Ryc. 84b).

Nie stwierdzono różnic statystycznie istotnych koncentracji azotu amonowego pomiędzy badanymi zbiornikami (jednoczynnikowa analiza wariancji).



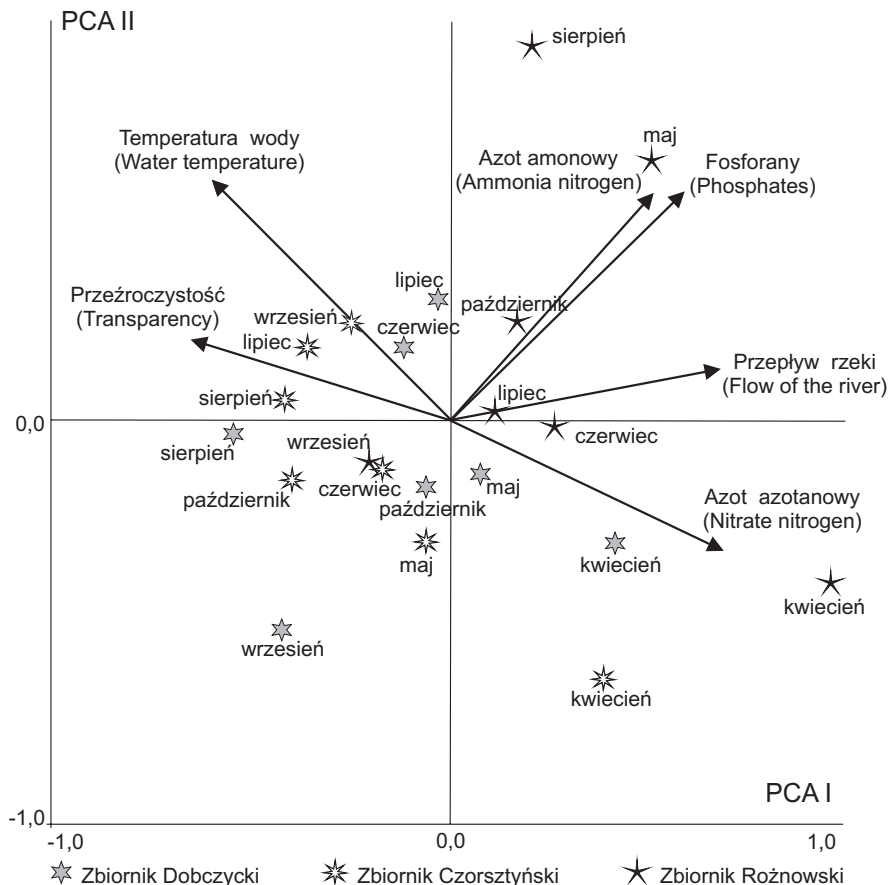
Ryc. 83. Średnia (\bar{x}) i odchylenie standardowe (SD) średniej koncentracji azotu amonowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w sezonie wegetacyjnym 1998 r.
Fig. 83. Average (\bar{x}) and standard deviation (SD) of mean ammonia nitrogen concentrations in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in 1998



Ryc. 84. Koncentracja azotu amonowego w epilimnionie Zbiornika Dobczyckiego (ZD), Zbiornika Czorszyńskiego (ZC) i Zbiornika Rożnowskiego (ZR) w miesiącach kwiecień-październik (a) oraz sezonach (b) 1998 r.
Fig. 84. Ammonia nitrogen concentrations in the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorszyński dam reservoir (ZC) and the Rożnowski dam reservoir (ZR) in April to October (a) and seasons (b), 1998

6.3. Analizy ordynacyjne

Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla czynników środowiskowych trzech porównywanych zbiorników (Ryc. 85) wykazała, że pierwsze dwie osie (PCA I i PCA II) wyjaśniły



Ryc. 85. Diagram PCA; czynniki środowiska w badanych zbiornikach (Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorszyński, Zbiornik Rożnowski) w okresie kwiecień–październik 1998 r.

Fig. 85. PCA diagram; environmental factors in the studied reservoirs (the Dobczycki dam reservoir ZD, the Czorszyński dam reservoir CR, the Rożnowski dam reservoir ZR) (April to October), 1998

łącznie 58,7% zmienności (pierwsza oś 38,8%, druga 19,9%). Wartości własne czterech pierwszych osi wynosiły odpowiednio: 2,328; 1,194; 0,810; 0,702. Najwyższe wartości na osi pierwszej (PCA I) stwierdzono dla wysokości przepływów rzek dopływających do zbiorników i dla koncentracji azotu azotanowego. Negatywny udział w tej osi miała przezroczystość wody.

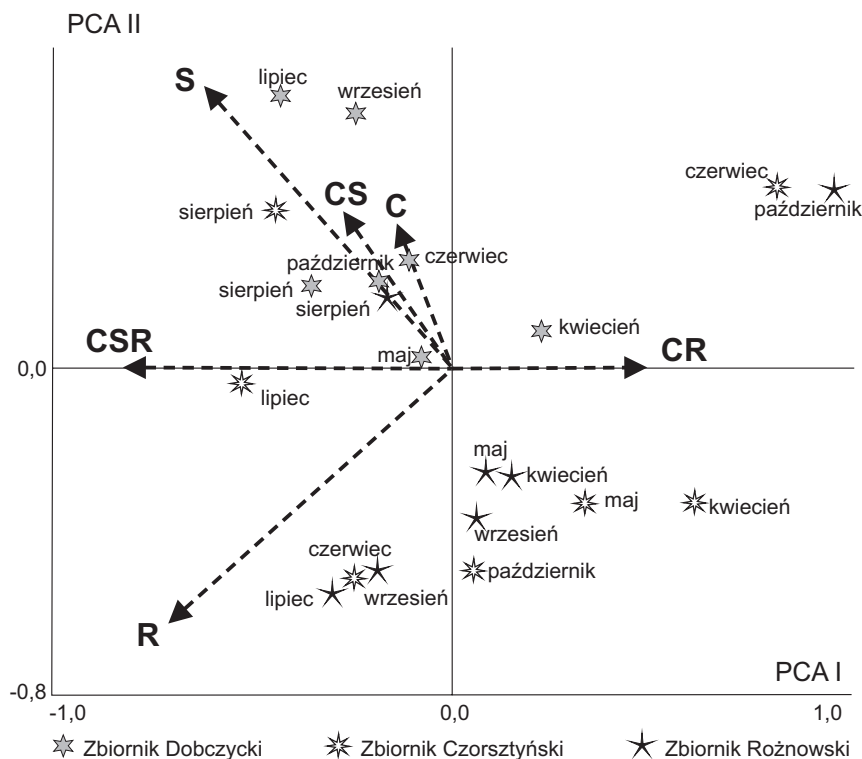
Na wykresie PCA wyróżniono następujące grupy: 1) grupa wszystkich zbiorników (ZC, ZR i ZD) w okresie wiosny (kwiecień) pozytywnie związana z wysokimi wartościami azotu azotanowego, a negatywnie z temperaturą wody i przezroczystością; 2) ZR późna wiosna (maj) pozytywnie związana z fosforanami i azotem amonowym; 3) ZR lato (czerwiec, lipiec) pozytywnie związane z przepływem rzeki; 4) ZD lato (czerwiec, lipiec) i ZC lato (lipiec i sierpień) i wczesna jesień (wrzesień) negatywnie korelowały z koncentracją azotu azotanowego. Dodatkowo lato ZD (czerwiec, lipiec) były pozytywnie związane z temperaturą wody w epilimnionie, a lato ZC (lipiec, sierpień) z przezroczystością. Dla grupy 5) ZD późne lato i jesień (sierpień, wrzesień i październik), ZR wczesna jesień (wrzesień) oraz ZC jesień (październik), a także przełom wiosny i lata

(maj i czerwiec), stwierdzono negatywny związek z wysokością przepływów rzek, koncentracją fosforanów i azotu amonowego.

ZR w okresie późnej wiosny (maj), lata (od czerwca do sierpnia) oraz późnej jesieni (październik) wykazał odmienność od pozostałych dwóch zbiorników. Wszystkie trzy zbiorniki wykazały podobieństwo wiosną (kwiecień) tworząc jedną, wspólną grupę. W tym okresie zbiorniki nie różniły się między sobą pod względem czynników fizyczno-chemicznych. Jesień była także porą, kiedy wszystkie zbiorniki wykazały podobne cechy (negatywny związek z wpływami rzek, koncentracją fosforanów i azotu amonowego), ale nie był to jeden i ten sam miesiąc dla wszystkich zbiorników, jak w przypadku wiosny. Stwierdzono podobieństwo czynników fizyczno-chemicznych w lecie dla ZD i ZC, a całkowitą odmienność dla ZR.

Analiza głównych składowych (PCA) wykonana dla poszczególnych typów strategii (Ryc. 86) wykazała, że pierwsze dwie osie (PCA I i PCA II) wyjaśniły łącznie 64,0% zmienności (pierwsza oś 42,0%, druga 22,0%). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły: 2,520; 1,350; 1,110; 0,552. Najwyższe wartości na osi pierwszej (PCA I) stwierdzono dla liczebności strategów CR. Negatywny udział w tym czynniku miała liczebność strategów CSR. Na wykresie widoczny jest związek grupy strategów C, S i CS z ZD, wskazujący na odmienność tego zbiornika pod względem składu strategów w porównaniu z ZC i ZR. Duża liczebność strategów typu CSR była charakterystyczna dla ZC w lipcu, strategów CR dla ZD w kwietniu, a R dla ZR w lecie (czerwiec-lipiec) i ZC we wrześniu..

Analiza redundancji (RDA) wykazała, że pierwsze dwie osie kanoniczne (RDA i RDA II) wyjaśniły łącznie 29,1% zmienności pośród strategów (pierwsza oś 23,0%, druga 6,1%) (Ryc. 87). Obie pierwsze osie kanoniczne wyjaśniły 85,5% (pierwsza oś 67,5%, druga 18,0%) obserwowanej zależ-

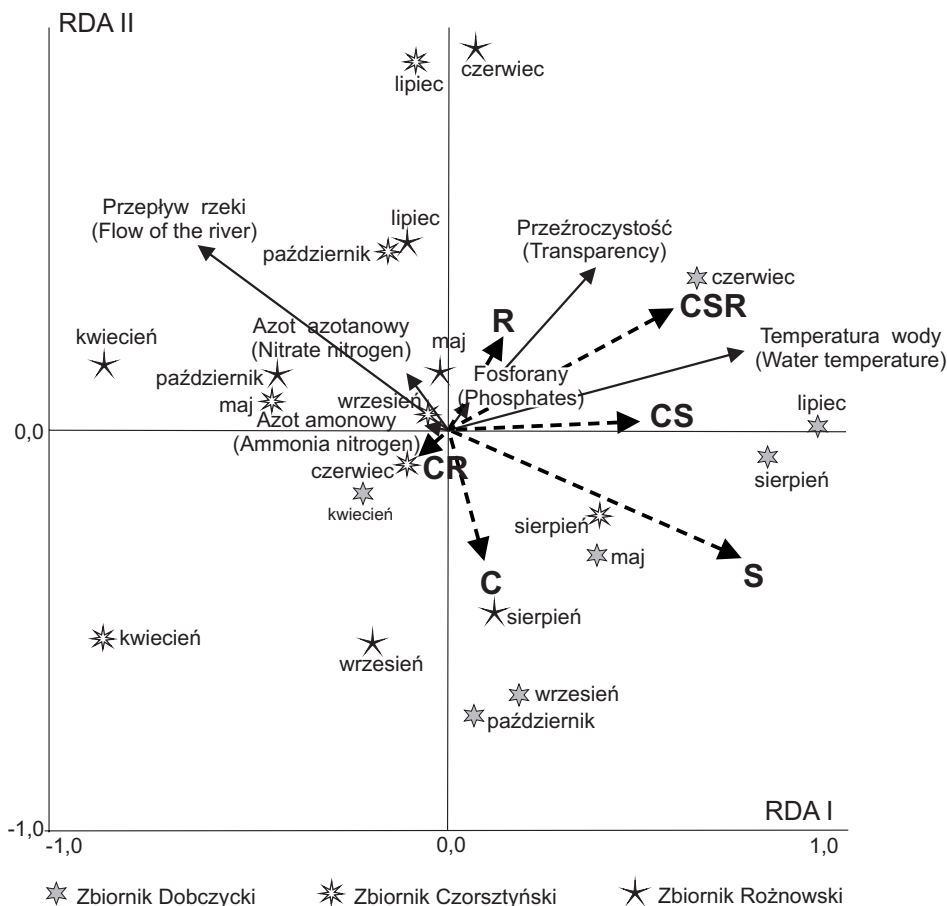


Ryc. 86. Diagram PCA; poszczególne typy strategii w badanych zbiornikach (Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorszyński, Zbiornik Rożnowski) w okresie kwiecień–październik 1998 r.

Fig. 86. PCA diagram; strategists in the studied reservoirs (the Dobczycki dam reservoir ZD, the Czorszyński dam reservoir CR, the Rożnowski dam reservoir ZR) (April to October), 1998

ności strategdy–środowisko. Obie osie nie były istotne statystycznie (pierwsza oś $p=0,088$ i druga oś $p=0,940$). Wartości własne czterech pierwszych osi wyniosły: 1,380; 0,366; 0,216; 0,072.

Stwierdzono, że strategdy CS i CSR związani z ZD w okresie letnim, pozytywnie korelowali z temperaturą i przezroczystością wody w epilimnionie. Nie stwierdzono aby, biorąc pod uwagę badane czynniki środowiskowe, pozostałe zbiorniki charakteryzowały się odrębnymi grupami strategów. Strategdy R wykazali pozytywny związek z przezroczystością wody oraz średnią koncentracją fosforanów, a negatywny ze strategami CR. Strategdy S wykazali negatywny związek z przepływem rzek oraz średnią koncentracją azotu azotanowego. Strategdy C wykazali negatywny związek z przepływem rzek oraz średnią koncentracją azotu azotanowego, a strategdy CR ujemny związek z przezroczystością wody i średnią koncentracją fosforanów.



Ryc. 87. Diagram RDA - związki poszczególnych typów strategii z czynnikami środowiska w badanych zbiornikach zaporowych (Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorszyński i Zbiornik Rożnowski) w okresie kwiecień–październik 1998 r. Fig. 87. RDA diagram of relationships between strategists and environmental factors in the reservoirs (the Dobczycki dam reservoir ZD, the Czorszyński dam reservoir CR, the Rożnowski dam reservoir ZR) (April to October), 1998

6.4. Podsumowanie

Stwierdzono różnice ogólnej liczebności fitoplanktonu pomiędzy badanymi zbiornikami, lecz nie były one statystycznie istotne. Model zachowań fitoplanktonu był pod wieloma względami podobny w każdym z badanych zbiorników. Maksymalny rozwój fitoplanktonu przypadł na okres

letni lub wiosenny. W żadnym z badanych zbiorników nie stwierdzono obecności strategów typu *RS*. Wiosna była okresem, w którym stwierdzono najmniejszą różnorodność strategii. W lecie i jesieni różnorodność była większa. Dominowały strategie *CR*, *R* i *CSR* charakterystyczne dla ekosystemów niestabilnych (zaburzonych). W Zbiorniku Czorsztyńskim i Zbiorniku Dobczyckim dominowali stratedzy *CR*, a w Zbiorniku Rożnowskim stratedzy *R*. Z kolei, Zbiornik Dobczycki wykazał swoją odmienność od pozostałych zbiorników ze względu na najliczniejszy udział pozostałych typów strategii (*C*, *S* i *CS*). Największa liczebność strategów związanych ze środowiskami stabilnymi (*S*, *CS*) w Zbiorniku Dobczyckim była odwzorowaniem wielkości wpływów rzeki (zaburzeń). Zbiornik Dobczycki był zbiornikiem o najłagodniejszych zaburzeniach, najbardziej stabilnym w porównaniu ze Zbiornikiem Czorsztyńskim i Zbiornikiem Rożnowskim. Całoroczna dominacja *R* strategów oraz najmniejsze zróżnicowanie typów strategii w Zbiorniku Rożnowskim było związane z największymi zaburzeniami stwierdzanymi w tym zbiorniku (największe średnie przepływy rzeki Dunajec zasilającej Zbiornik Rożnowski).

Najwyższe przepływy rzek zasilających zbiorniki stwierdzono w okresie wiosennym, a najniższe późną jesienią. Wiosna (kwiecień) była okresem, kiedy wszystkie zbiorniki wykazały podobieństwo czynników fizyczno-chemicznych, niezależnie od typu zbiornika. Można stwierdzić, że zjawiska i procesy zachodzące w tym okresie w głębokich zbiornikach zaporowych są takie same. Pewne cechy podobieństwa czynników fizyczno-chemicznych zbiorników stwierdzono także dla okresu jesiennego, chociaż w tym przypadku podobieństwa nie były związane z tym samym miesiącem jak w przypadku wiosny, co wskazuje, że okres jesienny w głębokich zbiornikach był bardziej zróżnicowany.

Najchłodniejszym zbiornikiem z największą przezroczystością był Zbiornik Czorsztyński, a najcieplejszym z najmniejszą przezroczystością Zbiornik Rożnowski. O ile różnice w temperaturze pomiędzy zbiornikami były niewielkie, to przezroczystość różniła je istotnie.

Spośród parametrów chemicznych średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie była czynnikiem, który wykazał największe różnice pomiędzy zbiornikami. Zbiornik Rożnowski był zbiornikiem o najwyższych średnich wartościach tego parametru i największej jego zmienności. W Zbiorniku Czorsztyńskim stwierdzono najniższe średnie wartości fosforanów i azotu azotanowego w epilimnionie. Z kolei najwyższe średnie wartości azotu azotanowego stwierdzono w Zbiorniku Dobczyckim. Średnia koncentracja azotu amonowego była na podobnym poziomie we wszystkich badanych zbiornikach. Czynniki, które wykazały różnice statystycznie istotne pomiędzy badanymi zbiornikami były: wielkość przepływów rzek, przezroczystość i średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie.

Analiza redundancji wyjaśniła 29% zmienności składu strategów i aż 85,5% zależności liczebności poszczególnych strategów od czynników abiotycznych.

6.5. Dyskusja

Ocena podobieństw i różnic pomiędzy głębokimi zbiornikami zaporowymi była kolejnym elementem weryfikacji hipotezy 1.

Zbiorniki zaporowe wykazują pewne podobieństwo do jezior, z drugiej jednak strony odmienne traktowanie zbiorników i jezior ma swoje uzasadnienie. Prawdą jest, że te same typy glonów obecne są w obu wymienionych rodzajach wód, oraz że mechanizm selekcji w tych ekosystemach jest podobny (Reynolds 1999). Należy jednak pamiętać, że czas retencji wody w zbiornikach zaporowych jest zależny od działalności człowieka. Działalność ta może powodować zmiany w hydrologicznych cyklach zbiorników zaporowych, co w efekcie prowadzi do zmian „naturalnej dynamiki fitoplanktonu” (Naselli-Flores i Barone 2000). Różnice uwidaczniają się, jeśli porównamy strategie glonów i zmiany w populacjach fitoplanktonu w głębokich jeziorach alpejskich (Kaiblinger i in.

2007) i głębokich zbiornikach zaporowych. Jeziora różnią się od zbiorników zaporowych dłuższym okresem stabilności w lecie, co nie pozostaje bez wpływu na dominację i typ strategii glonów.

Badania fitoplanktonu głębokich zbiorników zaporowych w Polsce do tej pory skupiały się na zbiornikach zlokalizowanych w Karpatach i dotyczyły np. Zbiornika Rożnowskiego (Olaszewski 1946, Siemińska 1952, Bucka 1986), Wisła-Czarne (Bucka 1998), kaskady Soły (Bombówna i Bucka 1974), Zbiornika Dobczyckiego (Wilk-Woźniak 2000, Pająk 2003), Zbiornika Czorsztyńskiego (Ostrowski 2006, Brągiel i in. 2006). Inne głębokie zbiorniki, jak np. Zbiornik Soliński, badane były głównie w aspekcie zmian czynników fizyczno-chemicznych (np. Bartoszek i in. 2004, Tomaszek i Koszelnik 2004) oraz relacji pomiędzy czynnikami środowiskowymi a rozmieszczeniem ryb i zooplanktonu (Świerzowski i in. 2000). Dotychczas prowadzone badania dotyczą obecności gatunków lub dynamiki poszczególnych grup fitoplanktonu. Dynamika fitoplanktonu została wyjaśniona w modelu sukcesji sezonowej PEG (Sommer i in. 1986). Model ten, opisany dla jezior, nie wyjaśnia jednakże, dlaczego w danym zbiorniku, o tej samej porze roku, wśród dominantów stwierdzano różne gatunki. Przykładem może być praca Houk'a (1989) opisująca zmiany sezonowe fitoplanktonu w głębokim zbiorniku zaporowym (Želivka, Czechy). Autor podaje, że w okresach wiosennych dominowała grupa okrzemek. Początkowo gatunkiem dominującym była *Asterionella formosa*, po której następował rozwój *Stephanodiscus hantzschii*. Dalej autor pisze: „...Czynnik kontrolujący wiosenny rozwój *Stephanodiscus cf hantzschii* nie jest jasny. Gatunek ten ma wymagania podobne jak *Asterionella formosa* (należy przecież do grupy okrzemek, przypis własny), więc ich wzajemne zależności opierają się na współzawodnictwie, ale porównując okresy wiosenne można stwierdzić, że gatunki te nie konkurują ani o fosfor, ani o krzemionkę”. Kolejny przykład cytowany przez tego samego autora, w tej samej pracy, dotyczy rozwoju *Cyclotella comta*. Autor stwierdza, że czynnik kontrolujący rozwój tego gatunku nie jest precyzyjnie określony. Wskazuje natomiast, że maksymalny rozwój *Cyclotella comta* zawsze był stwierdzany pod koniec wiosny, na początku „fazy czystej wody”. Autor pisze: „Fakt, iż maksymalny rozwój *Cyclotella* był w okresie, kiedy stwierdzano niską liczebność zooplanktonu, można tłumaczyć tym, że gatunek ten jest eliminowany przez plankton zwierzęcy”. Przypuszczenie to jest słuszne, ale nie wyczerpuje wszystkich możliwości wytłumaczenia masowego rozwoju tego gatunku. Biorąc pod uwagę hipotezę CRS, masowy pojaw tego gatunku mógł być także związany z obecnością kompleksu czynników fizyczno-chemicznych pierwotnie oddziałujących na glony, podczas gdy zooplankton jest kolejnym poziomem oddziaływania, szczególnie w czasie jego optimum rozwojowego. Zarówno *Stephanodiscus hantzschii*, jak i *Cyclotella comta* zaliczone zostały do strategii C. Gatunki tej strategii to gatunki konkurujące, wymagające dostępności pokarmu, ale też i światła, co potwierdza słuszność uwag Houk'a. Natomiast *Asterionella* jest typowym przykładem stratega R, świetnie znoszącym warunki słabego dostępu światła (Reynolds 2006). Liczna obecność *Cyclotella comta* na początku „fazy czystej wody” jest więc zgodna z preferencjami środowiskowymi stratega typu C. Huszar i Caraco (1998) wykazali, że stratedzy C rozwijali się na początku okresów stratyfikacji.

Porównywane w niniejszym opracowaniu głębokie zbiorniki zaporowe wykazały istotne różnice w wielkości dopływów, przezroczystości i średniej koncentracji fosforanów w epilimnionie. Nie stwierdzono natomiast różnic statystycznie istotnych średniej koncentracji azotu azotanowego i amonowego w epilimnionie, chociaż należy zwrócić uwagę, że w Zbiorniku Dobczyckim obserwowano najwyższą średnią koncentracją azotanów ze względu na rolniczy charakter jego zlewni (Mazurkiewicz-Boroń 2002). Nie wykazano statystycznie istotnej różnicy ogólnej liczebności fitoplanktonu ani liczebności poszczególnych typów strategii pomiędzy badanymi zbiornikami. Jednak pomimo braku różnic statystycznie istotnych, stwierdzono pewne różnice liczebności i dynamiki fitoplanktonu. Największą średnią liczebność fitoplanktonu, jej zmienność oraz maksimum stwierdzono w Zbiorniku Czorsztyńskim. Najniższą średnią liczebność fitoplanktonu i jej zmienność stwierdzono w Zbiorniku Dobczyckim. We wszystkich badanych zbiorni-

kach fitoplankton najliczniej rozwijał się latem lub wiosną, a największy spadek jego liczebności stwierdzono w okresie jesiennym. Jest to typowe dla głębokich zbiorników typu podgórskiego (Kyselowa i Krzeczowska-Wołoszyn 1974, Komárková i Hejzlar 1996). We wszystkich trzech zbiornikach najliczniejszymi grupami były kryptofity (typy strategii *CSR* lub *C*) i okrzemki (typy strategii *R*, *C*, *CR*). Zarówno gatunki należące do kryptofitów, jak i do okrzemek mogą wykazywać ten sam typ strategii, bowiem gatunki/rodzaje zaliczone do danego typu strategii mają podobny sposób na życie i przetrwanie (Wilson i Lee 2000).

Najbardziej różnorodny pod względem liczby typów strategii był Zbiornik Dobczycki, następnie Zbiornik Czorsztyński, a najmniej Zbiornik Rożnowski. Najniższa różnorodność typów strategii w Zbiorniku Rożnowskim była efektem najmniejszej stabilności tego zbiornika, co zgadza się ze stwierdzeniem, że spadek stabilności skutkuje spadkiem różnorodności (Lyche 1990). Zbiornik Dobczycki cechowały najniższe wartości przepływów rzeki zasilającej, które powodowały, że wahania poziomu wody w tym zbiorniku były najmniejsze spośród badanych zbiorników. Skutkowało to największym udziałem w fitoplanktonie strategów typu *S*, *C* i *CS*, podczas gdy w pozostałych dwóch zbiornikach udział strategów tych typów był znikomy, bądź w ogóle nie zostały stwierdzone. Hipoteza zaburzeń (IDH) (Haddad i in. 2008) określa, że średnie zaburzenia powodują największą różnorodność. Jednak największą różnorodność typów strategii stwierdzono w zbiorniku (Zbiornik Dobczycki), w którym siła zaburzeń i wielkość wahań poziomu wód była najmniejsza. Jednak należy zwrócić uwagę, że porównania „wielkości zaburzeń” dotyczą tylko 3 zbiorników i nie można wykluczyć, że tworząc „skalę wielkości zaburzeń”, Zbiornik Dobczycki znalazłby się w przedziale środowisk charakteryzowanych jako „zbiorniki z zaburzeniami średnimi”. Zbiornik Rożnowski i Zbiornik Czorsztyński wykazały mniejszą różnorodność typów strategii, co było związane z większymi zaburzeniami i w przypadku utworzenia skali zaburzeń, środowiska te znalazłby się w przedziale „zbiorniki z zaburzeniami wysokimi”. Wielkość zaburzenia jest pochodną wielkości przepływów wód rzecznych wpływających do zbiornika. Wielu autorów wskazuje, że najważniejszym czynnikiem decydującym o funkcjonowaniu ekosystemu zbiornika zaporowego są zmiany w dopływach wód rzecznych (Calijuri i in. 2002, Leitao i in. 2003, Mac Donagh i in. 2009). Decydują one o stabilności i niestabilności środowiska, wywołując wahania poziomu lustra wody, a także zmiany innych czynników fizyczno-chemicznych, jak np. temperatura wody, przeźroczystość czy koncentracja związków pokarmowych.

W naszych warunkach klimatycznych, poszczególne pory roku możemy określić jako okresy wysokich lub niskich wpływów wód. Pewne zjawiska hydrologiczne są powtarzalne i w takich przypadkach zachowanie środowiska wodnego i organizmów zasiedlających je daje się przewidzieć. W badanych zbiornikach wiosna, pomimo najwyższych średnich przepływów rzek zasilających zbiorniki, a więc potencjalnie najwyższych zaburzeń, nie była okresem różnicującym zbiorniki. Wprost przeciwnie, czynnik ten zdecydował o podobieństwie czynników fizyczno-chemicznych oraz biologicznych (fitoplankton) we wszystkich badanych zbiornikach w tym okresie. Stwierdzono wówczas wysokie wartości azotu azotanowego, niskie średnie temperatury wody w epilimnionie i niską przeźroczystość. Podobne wnioski wynikają z badań wieloletnich (rozdział 4) oraz badań porównawczych stref (rozdział 5), wskazując, że okres wiosny jest najbardziej jednorodny pod względem czynników abiotycznych, a w konsekwencji w zachowaniach fitoplanktonu. Badania innych autorów (np. Vyhnálek i in. 1994, Vrba i in. 1995, Salencon i Thebault 1996) także wskazują, że w okresie wiosennym głębokie zbiorniki zaporowe wykazują wysokie podobieństwo względem siebie, niezależnie od wieku zbiornika i stopnia jego trofii. Można stwierdzić, że wiosna jest okresem najbardziej przewidywalnym. Wyniki prezentowanych badań pozwalają przypuszczać, że okres długotrwałych zaburzeń nie wpływa negatywnie na ilość fitoplanktonu, lecz obniża różnorodność typów strategii.

Lato i jesień wykazały większe zróżnicowanie zbiorników pomiędzy sobą; sugeruje to, że właśnie wtedy uwidaczniają się indywidualne cechy każdego zbiornika. W tych okresach należy

zwrócić szczególnie uwagę na procesy zachodzące w zbiornikach, zwłaszcza że zarówno latem (np. Komárkova i Hejzlar 1996, Bucka i Wilk-Woźniak 1999), jak i jesienią (Wilk-Woźniak 1998, Wilk-Woźniak i Mazurkiewicz-Boroń 2003) często zdarzają się zakwity wody utworzone przez sinice. Zakwity wody nie są zjawiskiem korzystnym i mogą negatywnie wpływać na procesy zachodzące w samym zbiorniku, a także na rzekę poniżej zbiornika.

W przypadku Zbiornika Dobczyckiego stwierdzono, że lato było związane ze strategiami *CS* i *CSR*. Stratedzy ci wykazali pozytywny związek ze średnią temperaturą i przezroczystością wody w epilimnionie. Gatunki strategii *CS* są związane ze środowiskami z wysoką przezroczystością, ale często określane jako gatunki zasiedlające wody chłodne (Reynolds 2006). Stwierdzony pozytywny związek strategów *CS* z temperaturą wody może wynikać z faktu, że do grupy tej zaliczono nie tylko przedstawicieli złotowiciowców, którzy często, choć nie wyłącznie, występują w chłodnych wodach, ale także niektóre gatunki zielenic czy sinic, związane z wyższymi temperaturami. Podobną zależność stwierdzono w wyniku badań wieloletnich tego zbiornika (rozdział 4).

Pozytywny związek strategów *CSR* z temperaturą wody można tłumaczyć tym, że te glony, które posiadają zdolność czynnego przemieszczania się dzięki obecności wici, sprawniej poruszają się w cieplejszych wodach. Jednakże inni autorzy w swoich badaniach nie wykazali wzrostu lub spadku szybkości poruszania się wiciowców w zależności od temperatury wody (Clegg i in. 2003). Także związek tych strategów z przezroczystością wody wydaje się być przypadkowy, bowiem stwierdzono, że stratedzy *CSR* tolerują zarówno wysokie, jak i niskie wartości promieniania i ich obecność nie zależy od przezroczystości wody (Giroldo i Vieira 1999). Spotyka się je także w środowiskach ze słabą dostępnością światła (rozdział 5.4).

Stratedzy *S* także związani byli ze Zbiornikiem Dobczyckim. Wykazali negatywny związek ze średnią wysokością przepływów rzek oraz średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie.

Stratedzy *R* (licznie obecni we wszystkich trzech zbiornikach) wykazali pozytywny związek z przezroczystością wody oraz średnią koncentracją fosforanów w epilimnionie. Ten typ strategii wymaga dostępności związków pokarmowych, co tłumaczy ich związek z fosforanami (Reynolds 2006). Nie wiadomo jednak, jak wytłumaczyć ich pozytywny związek z przezroczystością wody. Z przeprowadzonych badań można wnioskować, że zarówno duża, jak i mała przezroczystość nie stanowi czynnika warunkującego wzrost lub spadek liczebności *R* strategów.

Stratedzy *C* wykazali negatywny związek z przepływami rzek oraz średnią koncentracją azotu azotanowego w epilimnionie. Negatywny związek strategów *C* z wpływami wody może być związany z niską przezroczystością w tym okresie. Huszar i Caraco (1998) wykazali, że stratedzy *C* rozwijają się w warunkach dostępności światła i pokarmu.

Stratedzy *CR* wykazali negatywny związek z przezroczystością wody i średnią koncentracją fosforanów w epilimnionie. Negatywny związek z przezroczystością jest tłumaczony tolerancją tej grupy na słabą dostępność światła. Negatywny ich związek z fosforanami można tłumaczyć tym, że organizmy reprezentujące ten typ strategii nie przetwarzają całego dostępnego pokarmu w biomasę. Negatywne korelacje pomiędzy liczebnością fitoplanktonu a związkami fosforu i azotanami zostały stwierdzone już wcześniej (Romo i Villena 2005).

Porównanie obecności różnych strategów oraz ich dynamiki w głębokich zbiornikach zaporowych wykazało, że we wszystkich zbiornikach dominowali stratedzy *R* i *CR*, co wskazuje, że ekosystemy zbiornikowe są systemami zaburzonymi. Pojawiające się okresy stabilności, nigdy jednak nie trwają bardzo długo i związane są z okresem lata lub jesieni.

Analizy ordynacyjne zarówno czynników abiotycznych, jak i fitoplanktonu wykazały duże podobieństwo zbiorników w okresie wiosny (kwiecień), mniejsze w jesieni oraz ich dużą indywidualność w okresie lata.

7. PRAKTYCZNE MOŻLIWOŚCI WYKORZYSTANIA WYNIKÓW (HIPOTEZA 2)

Praktyczne możliwości wykorzystania wyników zakładają, że ocena obecności i zmian liczebności poszczególnych typów strategii glonów tworzących zbiorowiska fitoplanktonu może stanowić podstawę opracowania wskaźników biologicznych dla ekosystemów wód sztucznie zmienionych (głębokie zbiorniki zaporowe).

Dotychczasowe badania zbiorników zaporowych uwzględniały różne aspekty problematyki związanej z fitoplanktonem (Bucka i Wilk-Woźniak 2007b). Badania dotyczyły składu gatunkowego glonów, bioróżnorodności (Wilk-Woźniak i Bucka 2000, Wołowski i Grabowska 2007), dynamiki poszczególnych grup fitoplanktonu, zwłaszcza w świetle procesu eutrofizacji zbiorników zaporowych (Naselli-Flores i Barone 1994, Negro i in. 2000) i ich rekultywacji (Grabowska 2006a). Szczególne zainteresowanie badaczy skierowane zostało na zakwity wody (Bucka 1987, Burchardt i Pawlik-Skowrońska 2005), zwłaszcza tworzone przez sinice (Skulberg i in. 1984, Grabowska 2006b) oraz problemy ich toksyczności (Pawlik-Skowrońska i in. 2004, Skulberg 2005, Schmidt i in. 2008). Osobnym tematem były i są badania wzajemnych relacji i związków pomiędzy fitoplanktonem a czynnikami abiotycznymi (Naselli-Flores 2000) oraz biotycznymi (Bucka i Żurek 1992, Gołdyn i in. 1997, Pannard i in. 2007, Yasumoto i in. 2008, Żurek i Bucka 1994), jak również badania dotyczące pikoplanktonu (Szelań-Wasielewska 1998, 2008).

Jednym z aspektów aplikacyjnych, podejmowanym w aktualnych badaniach, jest użycie fitoplanktonu jako wskaźnika biologicznego. Pomimo zgody panującej wśród badaczy, że glony są bardzo dobrym wskaźnikiem jakości wody, wciąż brak opracowania precyzyjnych i nieskomplikowanych wskaźników biologicznych opartych o strukturę i zmiany w zbiorowiskach fitoplanktonu. Przez szereg lat badania koncentrowały się na opisie zmian w składzie gatunkowym w aspekcie oceny stanu trofii (Salmaso i in. 2003), jednak aktualne wymagania Ramowej Dyrektywy Wodnej (The Water Framework Directive 2000/60/EC) wskazują na konieczność określenia „stanu ekologicznego” lub „potencjału ekologicznego” wód. Zdarza się, że definicje⁴ obu pojęć są mylone z pojęciami saprobii i trofii, choć w rzeczywistości nie są z nimi tożsame. Określenie stanu czy też potencjału ekologicznego opiera się na związkach czynników abiotycznych z biotycznymi. Teoretyczne podstawy tego problemu zostały nakreślone przez Burchardt i Łastowskiego (1999). Aby opracować bioindykatory stanu biocenozy należy określić, w jakim stopniu zbiorowiska fitoplanktonu oraz poszczególne typy strategii są zależne od czynników abiotycznych. Opracowywanie biologicznych elementów wskaźnikowych (w tym: zmiany w składzie i dynamice fitoplanktonu) dla wód jeziornych w różnych krajach Europy jest prowadzone aktualnie i intensywnie testowane (Vuorio i in. 2007). Brak natomiast podobnych działań dążących do opracowania biologicznych wskaźników w oparciu o fitoplankton, zarówno dla oceny jakości wód jeziornych, jak i oceny ekologicznego potencjału zbiorników zaporowych w Polsce. Jedyny artykuł, w którym prezentowano wskaźniki stanu ekologicznego wód jeziornych oparte na obfitości fitoplanktonu (ocenionej na podstawie stężenia w wodzie chlorofilu *a*) dotyczące polskich wód, to opracowanie opisujące wstępne ustalenia warunków referencyjnych dla polskich jezior (Soszka i in. 2008). Zbiorniki

⁴ **Stan ekologiczny** – jest określeniem jakości struktury i funkcjonowania ekosystemu wód powierzchniowych, sklasyfikowanej zgodnie z elementami biologicznymi (zbiorowiska zasiedlające wody) oraz wspomagającymi je elementami fizyczno-chemicznymi i hydromorfologicznymi zgodnie z załącznikiem V Ramowej Dyrektywy Wodnej.

Potencjał ekologiczny – odnosi się do silnie zmienionej lub sztucznej części wód, która została tak przekształcona przez człowieka, że niemożliwe jest przywrócenie jej do stanu naturalnego (np. kanał, ale też zbiornik zaporowy). Kryteria określające poszczególne stopnie potencjału ekologicznego są mniej rygorystyczne w porównaniu do stanu ekologicznego. W zależności od parametrów rozróżnia się maksymalny, dobry, umiarkowany, niski i zły potencjał ekologiczny. Dobry potencjał ekologiczny oznacza stan silnie zmienionej lub sztucznej części wód, jeśli jej biologiczne elementy jakości, elementy fizyczno-chemiczne oraz morfometryczne spełniają wymagania określone w załączniku V Ramowej Dyrektywy Wodnej, a stężenia specyficznych syntetycznych zanieczyszczeń nie przekraczają norm ustanowionych Dyrektywą (www.rdw.org.pl).

zaporowe, które stanowią grupę wymagającą odrębnego traktowania, do tej pory nie były w ogóle uwzględniane. Oba typy zbiorników wodnych (jeziora naturalne i zbiorniki zaporowe) posiadają wiele cech wspólnych, jednak nie mogą być traktowane jako ekosystemy funkcjonujące identycznie, co podkreśla definicja Dyrektywy Wodnej. Istnieje więc konieczność opracowania odrębnych wskaźników biologicznych osobnych dla jezior i dla zbiorników zaporowych.

Opracowanie tych wskaźników dla zbiorników powinno dodatkowo zawierać zróżnicowanie na zbiorniki płytkie (typu nizinne) i zbiorniki głębokie (typu podgórskiego/górskiego). Zbiorniki typu podgórskiego/górskiego usytuowane są w głębokich dolinach rzecznych o stromych zboczach. Takie cechy doliny rzecznej powodują, że w zbiorniku udział stref, w których peryfiton, bentos i roślinność naczyniowa mogłyby się rozwijać, jest mniejszy niż w płytkich zbiornikach typu nizinne. W zbiornikach podgórskich/górskich formacje te zajmują niewielką powierzchnię lub też w ogóle nie występują. Z tego powodu zbiorowiska fitoplanktonu odgrywają szczególną rolę w ekosystemach głębokich zbiorników zaporowych.

Niezależnie od sposobu klasyfikowania wód w zbiornikach (trofia, saprobia, jakość, potencjał ekologiczny) zbiorowiska fitoplanktonu, dzięki krótkim cyklom życiowym i szybkiej reakcji na zmiany czynników środowiska, są bardzo dobrym narzędziem, zalecanym jako jeden z najważniejszych wskaźników biologicznych. Wyróżnia się trzy ważne elementy wskaźnika definiowane jako: 1. skład fitoplanktonu i kierunki jego zmian, 2. obfitość fitoplanktonu, 3. obecność i intensywność zakwitów. Skład gatunkowy i kierunki zmian do tej pory były omawiane i opracowywane z różnych punktów widzenia, np.

- obecność lub brak „pozytywnych” lub „negatywnych” gatunków/taksonów. Jako pozytywne określano złotowiciowce (*Dinobryon*), okrzemki (*Cyclotella comensis*) (gatunki/rodzaje związane z wodami oligotroficznymi). Jako negatywne wymieniano: okrzemki (*Stephanodiscus hantzschii*), złotowiciowce (*Synura*), zielenice (*Scenedesmus/Desmodesmus*), wiele gatunków sinic (gatunki związane z wodami o wysokiej saprobie, czy też wodami wysoce eutroficznymi, a nawet hypertroficznymi);

- obecność lub brak całych grup, np. silny rozwój złotowiciowców utożsamiany bywa z wodami czystymi, a silny rozwój zielenic czy sinic z wodami zanieczyszczonymi (Sondergaard i in. 2005);

- tworzenie grup funkcjonalnych, przyporządkowujących różne gatunki do stanu troficznego wód, w oparciu o ich wymagania siedliskowe (Reynolds 2006, Mieleitner i in. 2008).

Wszystkie propozycje pozwalające na ocenę czy to trofii (Margalef i in. 1982) czy też potencjału ekologicznego powinny dążyć do opracowania zrozumiałego i prostego narzędzia. Dlatego też rozpatrywanie zmian populacyjnych fitoplanktonu pod kątem strategii przystosowawczych, jako grup gatunków charakteryzujących się podobnymi cechami i wymaganiami, przybliża rozwiązanie tego problemu. Co prawda, przeprowadzone analizy wyników badań wieloletnich wskazują, że zależność występowania różnych typów strategii od czynników abiotycznych została wyjaśniona tylko w 15%, ale za to zależność zmian w liczebności poszczególnych strategów od czynników abiotycznych już w blisko 80%. Niski procent wyjaśnienia zależności typu strategii od czynników abiotycznych może być związany z tym, że w środowisku naturalnym wpływ na organizmy mają także czynniki biotyczne, jak np. zooplankton, co nie zostało uwzględnione w założeniach teorii CRS.

Na podstawie przeprowadzonych badań i analiz, zarówno wieloletnich, jak i krótkoterminowych, ale obejmujących różne strefy zbiornika oraz porównujących różne głębokie zbiorniki zaporowe, opisano model zmian sezonowych (wiosna, lato, jesień) zbiorowisk fitoplanktonu (obejmujący różne typy strategii) w zależności od zmian wybranych czynników fizyczno-chemicznych (Ryc. 88). Opracowano także propozycję klucza „ekologicznego” służącego do wstępnej oceny stanu środowiska wodnego na podstawie obecności i dominacji glonów o różnych typach strategii (Tab. 23).

Tab. 23. Klucz do wstępnej oceny stanu środowiska na podstawie obecności i dominacji poszczególnych typów strategii

Tab. 23. Key for preliminary environmental assessment of an aquatic ecosystem on the basis of presence and dominance of different types of strategists

STRATEGIA DOMINUJĄCA	STAN ŚRODOWISKA	CZYNNIKI ZABURZAJĄCE	
1a. Dominacja <i>R</i> i/lub <i>CR</i> strategów	Środowisko silnie zaburzone, stan zaburzenia długotrwały (duży i długotrwały wpływ wód rzecznych), mieszanie wody, niska temperatura wody, możliwa słaba przezroczystość, duża dostępność związków pokarmowych, możliwość występowania umiarkowanych deficytów związków pokarmowych	Brak występowania zaburzeń, brak mieszania wody, stratyfikacja termiczna, całkowite wyczerpanie dostępnych związków pokarmowych	
1b. Dominacja lub liczny udział innych typów strategii			2.
2a. Dominacja lub liczny udział <i>S</i> strategów	Środowisko stabilne, stabilność utrzymana przez dłuższy okres czasu, możliwe mieszanie wody np. na skutek zmian gradientu gęstości i temperatury (np. cyrkulacja jesienna), ale nie spowodowane wpływem wód rzecznych, dobra przezroczystość wody, możliwa wysoka temperatura wody, okresowe deficyty dostępności związków pokarmowych	Silne zaburzenie spowodowane nagłym dopływem wód rzecznych, zaburzenie stagnacji, zniszczenie stratyfikacji, gwałtowne obniżenie temperatury, stały i duży dostęp związków pokarmowych	
2b. Dominacja lub liczny udział innych typów strategii			3.
3a. Dominacja lub liczny udział <i>C</i> ⁵ strategów	Dostępność światła, możliwe mieszanie wody, jednak nie ograniczające dostępności światła, wysoka dostępność związków pokarmowych	Słaby dostęp światła oraz brak dostępności związków pokarmowych	
3b. Dominacja innych typów strategii			4.
4a. Dominacja <i>CS</i> strategów	Chwilowe i niewielkie zaburzenie spowodowane krótkotrwałym dopływem wód rzecznych, po którym ekosystem może wrócić do stanu stabilnego, dobra przezroczystość, słaba dostępność związków pokarmowych	Silne zaburzenie spowodowane gwałtownym i długotrwałym dopływem wód rzecznych powodujące całkowitą destabilizację środowiska	
4b. Dominacja <i>CSR</i> strategów	Kończący się zakwit wody lub okresy po bujnym rozwoju innych grup fitoplanktonu	Brak wrażliwości na większość czynników abiotycznych.	

⁵ Typ strategii szczególnie wymagający dopracowania zachowań i rozszerzenia o wpływ zooplanktonu

Ryc. 88. Występowanie i dominacja poszczególnych typów strategii glonów w Zbiorniku Dobczyckim w zależności od zmian czynników fizyczno-chemicznych w sezonach: a – wiosna; b, c, d – lato, e, f – jesień

Fig. 88. Presence and domination of strategist types during the seasons: spring (a), summer (b, c, d) and autumn (e, f) in the Dobczycki dam reservoir, depend on changes of abiotic variables.

Objaśnienia ryciny 88

WIOSNA (Ryc. 88a)

Okres zaburzeń długotrwałych o średniej zmienności. Dominacja gatunków *CR*, czyli strategii określanej jako najlepiej rozwijającej się w warunkach słabego stresu oraz konkurencji ograniczonej przez zaburzenia. W okresie tym obecne są zaburzenia hydrologiczne wywołane zwiększonym dopływem wód rzecznych. Słaby stres można tłumaczyć jako umiarkowany brak związków pokarmowych, który może się pojawić po zakwicie glonów. Podczas bardzo intensywnego zakwitu może dojść do wyczerpania związków pokarmowych. Wiosna jest okresem, kiedy środowisko funkcjonuje „pulsacyjnie” – np. duża dostępność/mała dostępność pokarmu. *Puls dodatni* – silny wpływ rzeki powoduje wniesienie dużej ilości dostępnego pokarmu, ale pociąga za sobą zmniejszony dostęp światła. *Puls ujemny* – wyczerpanie się pokarmu na skutek szybkiego rozwoju glonów (pojawienie się umiarkowanego stresu), poprzedzony umiarkowaną konkurencją (szybkie pobieranie pokarmu). Puls dodatni powoduje szybki rozwój gatunków typu *R*, puls ujemny ich zanikanie i utrwalanie się gatunków *CR* (umiarkowany stres, niska dostępność światła).

LATO (Ryc. 88b, c, d)

Okres najbardziej zróżnicowany, możliwe wystąpienie najsilniejszych zaburzeń (np. wpływ fali powodziowej niszczącej wykształconą stratyfikację termiczną) oraz możliwość wystąpienia warunków stresowych – deficyty związków pokarmowych (fosforu, azotu).

Strategie dominujące lub często obserwowane w okresie lata:

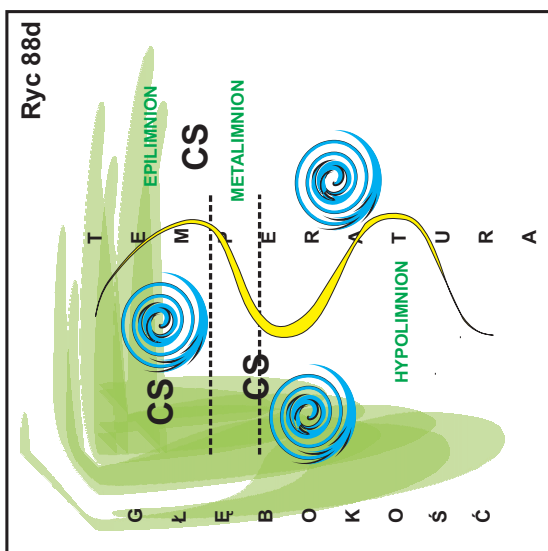
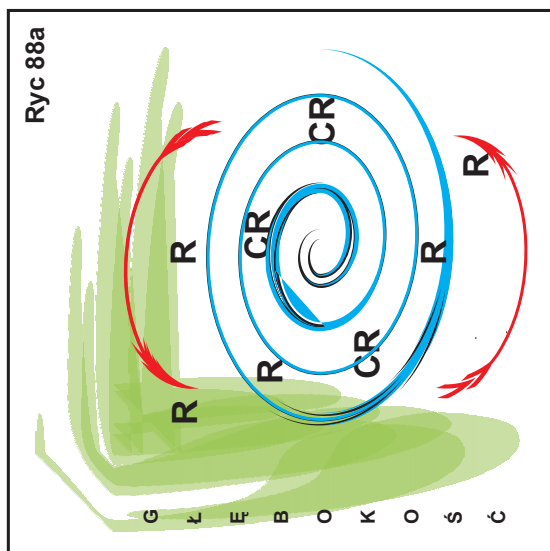
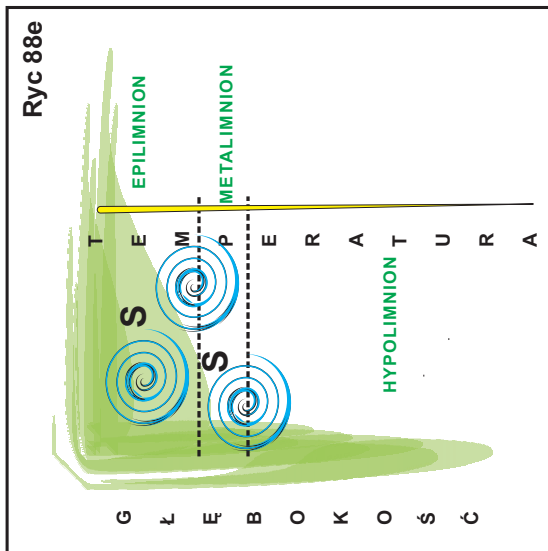
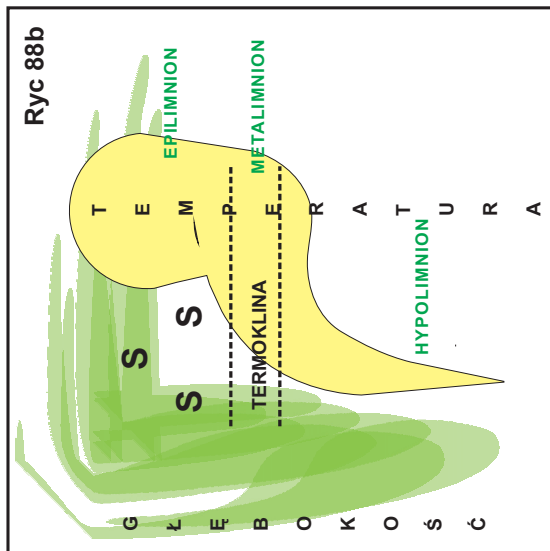
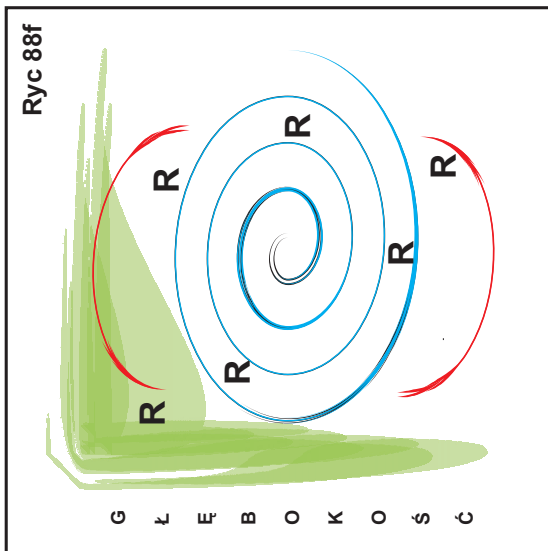
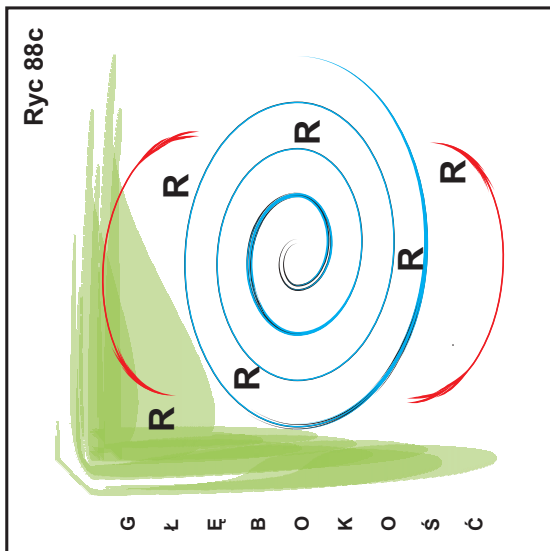
S (Ryc. 88b) – gatunki występują w środowisku o silnym niedoborze składników pokarmowych, ale o ilości światła wystarczającej dla fotosyntezy. Komórki lub kolonie mają duże rozmiary. Wiele gatunków posiada zdolność ruchu, dzięki czemu są zdolne do unikania opadania i wyżerania. Występują w okresach stabilności środowiska (stratyfikacja termiczna), kiedy dostępność światła jest duża, ale mała dostępność lub nawet deficyt związków pokarmowych. Liczba ich obecność była stwierdzana w latach z niskimi przepływami w rzece.

R (Ryc. 88c) – gatunki ruchliwe, obecne w środowisku, gdzie jest obfitość składników pokarmowych. Tolerują ograniczony dostęp światła. Gatunki te są bardzo tolerancyjne wobec mieszania się wody w zbiorniku wodnym jako skutek zaburzenia, dzięki posiadaniu zdolności wylapywania światła. Okres ich występowania to lato chłodne, deszczowe, z większymi niż przeciętne przepływami w rzekach, np. w okresie lat z wysokimi falami lub w latach z powodzią. Wśród dominujących grup i taksonów obserwuje się wówczas przedłużenie zjawisk charakterystycznych dla wiosny lub dominację typów charakterystycznych dla jesieni.

CS (Ryc. 88d) - gatunki przystosowane do względnie niezaburzonych warunków i stresu o umiarkowanej intensywności. Oznacza to, że mogą tolerować okresy małych, krótkotrwałych zaburzeń, po których ekosystem szybko wraca do stabilności. Występują w latach, w których zdarzają się większe przepływy wód rzecznych, ale trwają one krótko. Możliwe częściowe zaburzenie stratyfikacji.

JESIEŃ (Ryc. 88e, f)

Okres charakteryzujący się najniższymi przepływami w rzekach. Mogą także wystąpić deficyty związków pokarmowych i wówczas dominują lub licznie są obecni stratedzy *S* (Ryc. 88e). Zdarzają się jednak jesienie z dużymi opadami deszczu i wtedy, jako skutek wysokich przepływów w rzekach, występują zaburzenia podobne do zaburzeń wiosennych. Dominują wówczas gatunki *R* strategii (Ryc. 88f).



8. WNIOSKI PODSUMOWUJĄCE WYNIKI BADAŃ

Powodem przeprowadzenia badań dotyczących zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu był brak opracowanych wskaźników biologicznych opartych na składzie fitoplanktonu i kierunkach jego zmian. Za podstawę badań przyjęto hipotezę CRS w odniesieniu do glonów planktonowych: obecności/nieobecności poszczególnych typów strategii oraz zmian w ich liczebności w zależności od czynników abiotycznych w warunkach ekosystemów wodnych sztucznie zmienionych (zbiorniki zaporowe).

1. Ocenę wieloletnich zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu głębokiego podgórskiego zbiornika zaporowego, wywoływanych przez zmiany czynników fizyczno-chemicznych, przeprowadzono na podstawie wieloletnich (17 lat) badań prowadzonych w Zbiorniku Dobczyckim zlokalizowanym na rzece Raby ok. 30 km od Krakowa (południowa Polska).

Badania prowadzono w okresie marzec-listopad w latach 1990–2006. Uwzględniono następujące czynniki fizyczno-chemiczne: średni przepływ rzeki Raby, średnia temperatura wody w epilimnionie, średnia przezroczystość, średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie, średnia koncentracja azotu azotanowego i amonowego w epilimnionie.

Badania wieloletnie dotyczyły najgłębszej i najbardziej stabilnej części zbiornika, określanej jako strefa jeziorna. W wyniku analiz nie stwierdzono występowania szczególnie dużej lub szczególnie małej średniej liczebności ogólnej fitoplanktonu w latach charakteryzowanych przez bardzo wysokie lub bardzo niskie przepływy rzeki Raby. Stwierdzono natomiast, że duża średnia ogólna liczebność fitoplanktonu była związana z okresami wysokich przepływów w rzece (wiosna), ale jej zmienność była najniższa w porównaniu ze zmiennością lata i jesieni. Z kolei w okresach najniższych przepływów (jesień) średnia ogólna liczebność fitoplanktonu była najmniejsza. Największą zmienność średniej ogólnej liczebności stwierdzono w okresach największej zmienności przepływów rzeki Raby (lato). Zebrane wyniki wskazują na to, że długotrwałe wysokie przepływy w rzece (wiosna) są czynnikiem stymulującym rozwój glonów szybko namnażających się (wysoka średnia liczebność), a niskie przepływy stymulują rozwój glonów o większych rozmiarach, ale wolno namnażających się i w efekcie dających mniejszą ogólną liczebność.

W okresie lata mogą się pojawić największe zaburzenia, pomimo tego, że najwyższe średnie przepływy były stwierdzane wiosną. Dzieje się tak dlatego, że latem, gdy zbiornik osiąga stan stabilności i wykształcona jest stratyfikacja termiczna, zdarzają się gwałtowne wpływy rzeki Raby. Wówczas następuje całkowite zniszczenie stratyfikacji, zaburzenie stabilności środowiska i cały zbiornik wykazuje cechy ekosystemu rzecznoego.

Statystycznie istotne różnice ogólnej średniej liczebności fitoplanktonu stwierdzono dla lat różniących się średnią koncentracją fosforanów i azotu amonowego w epilimnionie. Te dwa czynniki decydowały o średniej liczebności ogólnej w poszczególnych latach. Nie stwierdzono, aby różnice w średniej koncentracji azotu azotanowego w epilimnionie były przyczyną różnic w liczebności fitoplanktonu w kolejnych latach, prawdopodobnie ze względu na stały spływ azotanów (rolniczy charakter zlewni Zbiornika Dobczyckiego).

Stwierdzono, że wielkość przepływu w rzece Raby (czynnik fizyczny) odpowiadała za zmiany ogólnej średniej liczebności fitoplanktonu w aspekcie pór roku, a średnia koncentracja związków pokarmowych (czynnik chemiczny) za zmiany w aspekcie lat.

2. W wyniku badań wieloletnich w Zbiorniku Dobczyckim stwierdzono obecność następujących strategów: *C*, *S*, *R*, *CR*, *CS* i *CSR*. Nie stwierdzono natomiast strategów typu *RS*. Brak strategów *RS* tłumaczy się brakiem warunków wymaganych przez ten typ strategii, czyli brakiem długotrwałych okresów stabilności środowiska z równocześnie dużym dostępem do związków pokarmowych. W badanym zbiorniku okres stagnacji występuje tylko w okresie lata. Z kolei, im okres stagnacji jest dłuższy, tym mniejsza dostępność związków pokarmowych i bardziej prawdopodobne ich deficyty.

Strategiami dominującymi byli stratedzy typu: *R*, *CR* i *CSR* wskazując, że Zbiornik Dobczycki, reprezentujący głębokie zbiorniki typu podgórskiego, jest środowiskiem zaburzonym nawet w swojej najbardziej stabilnej części. Zmiany liczebności strategów dominujących mogą więc być wskaźnikiem stopnia zaburzeń w ekosystemach. Dlatego opracowanie skali zaburzeń dla zbiorników zaporowych powinno być podstawą klasyfikacji potencjału ekologicznego zbiorników.

Krótkotrwałe okresy stabilności (wykształcona stratyfikacja termiczna) umożliwiały rozwój strategów typu *C*, *S* i *CS*. Jednakże ich udział w ogólnej liczebności fitoplanktonu nigdy nie był wysoki, chociaż okresowo mogli osiągać stan dominacji (np. stratedzy *S* latem lub jesienią). Większa wrażliwość tych typów strategii na zmiany stabilności środowiska wskazuje, że mogą być dobrymi wskaźnikami jakościowymi stabilności środowiska.

3. Ocenę i analizę zmian populacyjnych w zbiorowiskach fitoplanktonu głębokiego podgórskiego zbiornika zaporowego w powiązaniu ze zmianami czynników fizyczno-chemicznych w różnych strefach zbiornika przeprowadzono na podstawie badań w sezonie wegetacyjnym (kwiecień-październik) 1994 r. (był to rok przeciętny pod względem hydrologicznym). Średni czas retencji wody w zbiorniku umożliwia wydzielenie trzech stref: strefy rzecznej, strefy przejściowej i strefy jeziornej. Każda ze stref cechuje się odmiennymi warunkami fizyczno-chemicznymi i w związku z tym przyjęto, że zmiany populacyjne fitoplanktonu powinny przebiegać w poszczególnych strefach inaczej oraz, że strefy powinny się różnić składem strategów.

W wyniku analiz stwierdzono brak istotnych statystycznie różnic średniej ogólnej liczebności fitoplanktonu i istotnych różnic średniej liczebności poszczególnych strategów w poszczególnych strefach. We wszystkich strefach badanego zbiornika dominowali stratedzy *R*, *CR* i *CSR* wskazując, że cały zbiornik funkcjonuje jako system zaburzony. Jednak okresowy rozwój strategii *C*, *S* i *CS* w pewnych strefach zbiornika wskazał na możliwe krótkotrwałe okresy stabilności, nie obejmujące jednak całego zbiornika.

Różnice pomiędzy strefami były wyrażone na poziomie dominacji strategii oraz występowania lub nieobecności poszczególnych grup strategów w danej strefie, przy czym największe różnice, zarówno parametrów fizyczno-chemicznych, jak i fitoplanktonu, stwierdzono dla strefy rzecznej. Strefy przejściowa i jeziorna wykazały większe podobieństwa względem siebie. W obu tych strefach stwierdzono okresy stabilności (wykształcenie stratyfikacji termicznej), zjawisko nie występujące w strefie rzecznej. Statystycznie istotne różnice pomiędzy strefami zbiornika stwierdzono dla przezroczystości i średniej koncentracji azotu amonowego.

Strefa rzeczna zdecydowanie różniła się od strefy przejściowej i jeziornej w okresie późnej wiosny (maj), lata i jesieni. Jedynie wiosną (kwiecień) nie stwierdzono różnic pomiędzy poszczególnymi strefami. We wszystkich strefach panowały wówczas takie same warunki fizyczne (mieszanie wody, mała przezroczystość) i chemiczne (duża średnia koncentracja fosforanów, azotu azotanowego i amonowego), skutkujące brakiem różnic pomiędzy zbiorowiskami fitoplanktonu.

4. Badania porównawcze głębokich podgórskich zbiorników zaporowych przeprowadzono na zbiornikach zlokalizowanych na południu Polski: Zbiornik Dobczycki, Zbiornik Czorsztyński i Zbiornik Rożnowski w sezonie wegetacyjnym 1998 r. (pod względem hydrologicznym był to rok przeciętny). Nie stwierdzono istotnych statystycznie różnic w ogólnej liczebności fitoplanktonu pomiędzy badanymi zbiornikami. Stwierdzono natomiast różnice dominujących typów strategii. W Zbiorniku Dobczyckim i Zbiorniku Czorsztyńskim dominowali stratedzy *CR*, a w Zbiorniku Rożnowskim stratedzy *R*. Ponadto stwierdzono, że stratedzy *CR*, *R* i *CSR* byli licznie obecni we wszystkich trzech zbiornikach. Dominacja wymienionych strategów wskazuje na to, że wszystkie zbiorniki są systemami zaburzonymi, bez względu na wiek, rodzaj i wielkość zlewni oraz morfometrię zbiornika.

Stratedzy *C*, *S* i *CS* najliczniej byli stwierdzani w fitoplanktonie Zbiornika Dobczyckiego, co świadczy o tym, że występują tam najdłuższe okresy stabilności, umożliwiające ich rozwój. W żadnym z badanych zbiorników nie stwierdzono strategów typu *RS*. Największą różnorodność

typów strategii stwierdzono w fitoplanktonie Zbiornika Dobczyckiego, a najmniejszą w fitoplanktonie Zbiornika Rożnowskiego.

Wiosna była okresem najbardziej podobnym we wszystkich badanych zbiornikach. Tylko wówczas (kwiecień) w zbiornikach tych stwierdzono podobieństwo czynników fizyczno-chemicznych. Latem i jesienią bardziej zdecydowanie zaznaczała się indywidualność zbiorników.

Czynnikami, które wykazały istotne statystyczne różnice pomiędzy badanymi zbiornikami były: wielkość przepływów rzek zasilających zbiorniki, przezroczystość i średnia koncentracja fosforanów w epilimnionie.

Zbiornik Rożnowski wykazał największą indywidualność (poza okresem wiosny) wśród badanych zbiorników. Indywidualność tę należy wiązać ze stopniem zaburzeń. Średni przepływ Dunajca dopływającego do Zbiornika Rożnowskiego był największy w porównaniu do średnich przepływów Dunajca, dopływającego do Zbiornika Czorsztyńskiego i Raby, dopływającej do Zbiornika Dobczyckiego.

Skutkiem najwyższego stopnia zaburzeń w Zbiorniku Rożnowskim była całoroczna dominacja strategów typu *R*. Zbiorniki Dobczycki i Czorsztyński wykazały więcej cech wspólnych. Przepływy rzek dopływających do tych zbiorników były mniejsze w porównaniu ze Zbiornikiem Rożnowskim. Dominowali w nich stratedzy typu *CR*. Poszczególne grupy strategów dobrze charakteryzowały cechy środowiska badanych zbiorników, wskazując na ich duże podobieństwo w okresie wiosny i indywidualizm w okresie letnim i jesiennym.

5. Porównując badania wieloletnie (17 lat) Zbiornika Dobczyckiego oraz krótkoterminowe badania porównawcze poszczególnych stref tego zbiornika i badania porównawcze głębokich zbiorników zaporowych typu podgórskiego stwierdzono, że większość strategii potwierdziło swoją charakterystykę zamieszczoną na wstępie. Wszystkie stwierdzone typy strategii, za wyjątkiem strategii typu *C*, wykazały podobne związki z czynnikami środowiska, niezależnie od tego, czy były to badania długo- czy krótkoterminowe. Stratedzy *CR* związani byli głównie z wiosną, a stratedzy *S*, *R*, *CS* i *CSR* z latem i jesienią. Jedynie stratedzy *C* wykazali różne związki z czynnikami abiotycznymi, nieraz wzajemnie się wykluczające. Ponieważ ten typ strategii cechuje organizmy szybko namnażające się, możliwe są krótkotrwałe zmiany liczebności, co może utrudniać interpretację ich zachowań.

6. Analizy redundancji wyjaśniły zmienność w składzie strategów od 15% w badaniach wieloletnich, przez 29% w badaniach porównawczych zbiorników, aż do 56% w badaniach porównawczych stref. Stosunkowo niski procent wyjaśnienia stwierdzony w badaniach wieloletnich wskazuje, że inne czynniki, jak np. zooplankton, mogą odgrywać dużą rolę w kształtowaniu składu strategów. Innym wytłumaczeniem, dlaczego skład strategów warunkowany czynnikami środowiska został wyjaśniony w dość niskim procencie, może być zdolność wykorzystywania przez wiele gatunków fitoplanktonu (miksotrofy) organicznych źródeł azotu i fosforu. Być może należałoby rozważyć wydzielenie gatunków miksotroficznych z fitoplanktonu i, analogicznie jak w przypadku bakterioplanktonu czy zooplanktonu, rozróżnić „miksoplankton” (plankton miksotroficzny). W składzie fitoplanktonu pozostałyby tylko gatunki typowo autotroficzne.

Analiza redundancji pozwoliła stwierdzić wysoki procent wyjaśnienia zależności liczebności strategów od czynników środowiska: od 74% w badaniach wieloletnich do prawie 90% w badaniach porównawczych stref i 85,5% w badaniach porównawczych zbiorników. Wynik ten z kolei potwierdza, że abiotyczne czynniki środowiskowe odgrywają dużą rolę w kształtowaniu liczebności poszczególnych strategów w ekosystemach głębokich zbiorników zaporowych.

7. Wciąż szeroko dyskutowana problematyka teorii CRS (Craine 2007, Grime 2007, Tilman 2007) jest aktualna także w odniesieniu do fitoplanktonu. Prezentowane w niniejszym opracowaniu badania wskazują, że wyjaśnienie obecności lub braku poszczególnych typów strategii powinno uwzględniać także czynniki biotyczne, jak np. presja zooplanktonu, bowiem wyjaśnienie zmian jakościowych tylko na podstawie czynników abiotycznych pozwala ocenić niewiel-

ki procent zmian w składzie strategów glonów. Z kolei, wykazana w wysokim procencie zależność zmian ilościowych poszczególnych typów strategii od czynników abiotycznych wskazuje, że zmiany ilościowe mogą stanowić podstawę do tworzenia wskaźników oceniających potencjał ekologiczny głębokich zbiorników zaporowych.

Atutem teorii CRS, przemawiającym za słusznością jej wykorzystania do oceny zachowań fitoplanktonu, jest fakt, że dotyczy ona osobników w końcowej fazie rozwoju i nie uwzględnia tych etapów rozwoju, kiedy to gatunki mogą cechować się inną strategią rozwojową (Wilson i Lee 2000). Ma to duże praktyczne znaczenie, bowiem pozwala uprościć podejście do skomplikowanej taksonomii organizmów żywych. Obecnie bardzo często poprawna klasyfikacja do gatunku bez użycia mikroskopii elektronowej i badań molekularnych jest trudna lub nawet niemożliwa, biorąc pod uwagę problemy związane ze zjawiskiem zmienności fenotypowej (Trainor 1998, Bucka i Wilk-Woźniak 2003, Shubert i Wilk-Woźniak 2003) czy występowaniem zjawiska tzw. „kryptogatunków”.

Wyniki badań wskazują, że uwzględnienie strategii CRS może być wykorzystane do konstruowania wskaźników biologicznych na podstawie fitoplanktonu w oparciu o zmiany ilościowe poszczególnych strategów. Zmiany jakościowe mogą natomiast być wykorzystane jako jeden z elementów określenia stopnia stabilności i zaburzeń środowiska wodnego.

EFEKTY NAUKOWE

1. Przetestowano hipotezę CRS dla fitoplanktonu wód sztucznie zmienionych (głębokie zbiorniki zaporowe).
2. Wykazano konieczność rozszerzenia opisu strategii życiowych o wpływ czynników biotycznych, zwłaszcza w przypadku strategów C.
3. Zaproponowano rozdzielenie formacji „fitoplankton” na „miksoplankton” (plankton mikrotroficzny) i fitoplankton właściwy.

EFKTY APLIKACYJNE

1. Opracowano model zachowań fitoplanktonu, obejmujący różne typy strategii modelu zmian sezonowych (wiosna, lato, jesień) w zależności od zmian wybranych czynników fizyczno-chemicznych (Ryc. 88).
2. Opracowano propozycję klucza „ekologicznego”, służącego do wstępnej oceny stanu środowiska wodnego na podstawie obecności i dominacji różnych typów strategii glonów (Tab. 23).
3. Wykazano konieczność opracowania „skali zaburzeń” zbiorników zaporowych, jako podstawy dla opracowania wskaźników biologicznych opartych na fitoplanktonie, służących do oceny potencjału ekologicznego zbiorników zaporowych.

PODZIĘKOWANIA

Serdecznie dziękuję prof. dr hab. Halinie Buckiej z Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie za przekazywanie mi swojej wiedzy zawsze z wielką cierpliwością, życzliwością i spokojem. Dziękuję za wnikliwe uwagi dotyczące manuskryptu i czas poświęcony na wspólną dyskusję.

Równie serdecznie dziękuję recenzentce prof. dr hab. Lubomirze Burchardt z Zakładu Hydrobiologii UAM w Poznaniu za konstruktywne uwagi, niezwykle celne i cenne wskazówki oraz głębokie filozoficzne spojrzenie na przyrodę.

Podziękowania składam doc. dr hab. Grażynie Mazurkiewicz-Boroń z Instytutu Ochrony Przyrody PAN w Krakowie za wnikliwe uwagi dotyczące tego opracowania.

Serdecznie dziękuję prof. Elliotowi Shubertowi (The Natural History Museum, Londyn) za dyskusję, uwagi, zachętę do opracowania tak obszernego tematu oraz pomoc w tłumaczeniu na język angielski.

Dziękuję gorąco moim przyjaciółom i kolegom za wsparcie, dyskusje, uwagi i rady. W kolejności alfabetycznej są to: dr Antoni Amirowicz (IOP PAN, Kraków), dr Jan Krokowski (Scottish Environment Protection Agency, Scotland), dr Sławomir Ligęza (Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie), dr Beata Messyasz (Zakład Hydrobiologii UAM w Poznaniu), dr Agnieszka Pocięcha (IOP PAN, Kraków), dr Łukasz Sobczyk (Instytut Nauk o Środowisku, UJ).

Szczególnie dziękuję za:

– mrówczą i jakże bezcenną pracę redakcyjną: mgr Małgorzacie Szul, mgr Agacie Skoczylas, mgr inż. Andrzejowi Kalembie (IOP PAN, Kraków);

– Janowi Czubakowi, Teresie Frydrych i Zbigniewowi Pisarkowi za pomoc w poborze prób.

Dziękuję mgr Jolancie Różowskiej, która jako pierwsza wprowadziła mnie w świat glonów i swoim optymizmem zachęciła do pracy z tymi organizmami.

SUMMARY**CHANGES IN PHYTOPLANKTON COMMUNITIES AND THE LIFE STRATEGIES OF PLANKTONIC ALGAE IN ARTIFICIALLY CHANGED AQUATIC ECOSYSTEMS****INTRODUCTION**

Dam reservoirs are built by artificial partition of a river's valley. The transformation of the rivers is so complete that it is impossible to return them to their original condition. This is the reason why they are called: „artificially changed aquatic ecosystems”.

Phytoplankton are the most important autotrophic forms in submontane/montane deep dam reservoirs, because there is lack of a littoral zone (or it develops in a very small area). Different types of factors (abiotic and biotic) affecting the living organisms have resulted in alternative ways of reaction and adaptation to environmental changes. Thus, distinctly different types of life strategies have developed. Based on the studies of Reynolds (1988, 2006) the algae were ordered into three main and four transitive types of strategies (Fig. 1). I applied his concept of plankton algal strategists to test if his theory might be used in practice. Species present in the phytoplankton were grouped as follows:

A. Main strategists

- type *C* species: *Chlorella* spp., *Rhodomonas* spp., small centric diatoms (e.g. *Stephanodiscus hantzschii*)
- type *S* species: *Microcystis aeruginosa*, *Oocystis* spp., *Woronichinia naegeliana*, *Ceratium hirundinella*;
- type *R* species: *Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata*, *Fragilaria crotonensis*, *Melosira varians*.

B. Transitive strategists

- type *CR*: large diatoms (*Stephanodiscus neoaestrea*), chlorococcal green algae (*Scenedesmus* spp., also *Desmodesmus* spp. and *Pediastrum* spp.);
- type *CS*: *Dinobryon divergens*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Aphanocapsa incerta* and *Aphanothece* spp.;
- type *RS*: *Planktothrix rubescens* and *Lyngbya limnetica*;

As a *CSR* type of strategist, I used the total sum of density of *Cryptomonas* species found in water samples: *Cryptomonas erosa*, *C. rostratiformis*, *C. reflexa/C. marssonii* and *C. ovata*.

The aim of the study was to test the hypotheses:

1. Changes in the phytoplankton assemblages and changes in the density of different types of strategists in the artificially changed aquatic ecosystems depend on the changes of abiotic parameters.

To verify the hypothesis I used the following information:

a) Assessment of long-term changes in the phytoplankton assemblages in relationship to the abiotic parameters with special attention to the periods of very high or very low river flows (river which supplies the dam reservoir), (Chapter 4).

b) Description of phytoplankton strategists (CRS theory) in the phytoplankton of the deep dam reservoir and assessment of the changes in their density in relationship to the abiotic parameters (Chapter 4).

c) Assessment of the changes of phytoplankton assemblages and dynamics of different strategists in relationship to the abiotic parameters in the different parts (zones) of the dam reservoir (riverine zone – SR, transitory zone – SP, lacustrine zone – SJ), (Chapter 5).

d) Analysis of similarities and differences in phytoplankton dynamics and strategists dynamics in relationship to the abiotic parameters between the selected deep submontane reservoirs (the Dobczycki dam reservoir, the Czorsztyński dam reservoir, the Rożnowski dam reservoir), (Chapter 6).

2. Assessment of dynamics of different phytoplankton's strategists might be used as a basis for preparing biological indicators for the artificially changed aquatic ecosystems (dam reservoirs)

If the abiotic parameters are responsible for changes in the phytoplankton assemblages and for changes in the presence and density of different types of strategists (hypothesis 1), the model for phytoplankton dynamics describing the deep dam reservoirs might be used for establishing bioindicators of the ecological potential of artificially changed aquatic ecosystems. This is one of the types of biological indicators: "composition of phytoplankton and directions of its changes" that is required by the Water Framework Directive for monitoring.

The second part comprises the model of phytoplankton dynamics described for deep submontane dam reservoir (Chapter 7) on the basis of results from the Part 1 (aims of hypothesis 1).

STUDY AREA

Long-term investigations (1990–2006) and short-term studies in the different zones (riverine zone – SR, transitory zone – SP, lacustrine zone – SJ) were conducted in the Dobczycki dam reservoir. The comparative studies of dam reservoirs were conducted in the three deep submontane dam reservoirs located in Southern Poland (Fig. 2). They were: the Dobczycki dam reservoir (ZD), the Czorsztyński dam reservoir (CR) and the Rożnowski dam reservoir (ZR). These are the biggest dam reservoirs in Poland. They differ in age, trophic status and catchment.

MATERIAL AND METHODS

Samples for phytoplankton analysis were collected from the epilimnion of the Dobczycki dam reservoir 5L bathometer, every other week during 1990–1999 (161 samples in general), and once a month (53 samples in general) in 2000–2006. All together there were 214 samples. Average counts were made for every month from the time when samples were taken every other week. The samples were collected from March to November and the seasons were treated as: spring (March, April, and May); summer (June, July, August); autumn (September, October, November). Winter was not taken into consideration, because it is very difficult and very often not possible to take samples during the winter in the correct order.

Samples from the different parts (zones) of the reservoir were taken from the epilimnion of Dobczyce dam reservoir from April to October 1994 for every other week (42 samples in general), (Fig. 3a).

Samples for comparison of dam reservoirs were taken once a month from the epilimnion in every dam reservoir (three) from April to October 1998 (21 samples in general).

Samples for the long-term investigations and comparison of dam reservoirs were taken from the epilimnion of the deepest part of lacustrine zone (Fig. 3a-c).

Data from 1990, 1991 and from March 1992 were analysed by J. Różowska. I am thankful to her for these data.

The selected abiotic parameters were studied: river flow, temperature of water in the epilimnion, transparency, concentration of phosphates, nitrate nitrogen and ammonia nitrogen in the epilimnion.

Samples for abiotic parameters were taken from the same points and at the same time as samples for phytoplankton were taken. There were taken 214 samples for every chosen parameter for the long-term investigation (only for nitrate nitrogen less – 140 samples), and 42 samples for the different zones analysis and 21 samples for dam reservoirs comparison. Data were made available to me, with thanks, from dr hab. G. Mazurkiewicz-Boroń.

Data of river flows were made available to me, with thanks, from the following authorities:

- Regional Water Management Board in Kraków
- Power Station Niedzica S.A.
- Power Station Rożnów sp. z o.o.

Statistical analyses were calculated using Statistica 8.0. The statistical significance was $p < 0.05$.

For ordination analysis (PCA and RDA), Canoco v. 4.5 was used. Data were transformed logarithmically.

SUMMARY OF CHAPTER 4: LONG-TERM INVESTIGATIONS OF PHYTOPLANKTON AND ABIOTIC PARAMETERS, THE DOBCZYCE DAM RESERVOIR (1990–2006)

Long-term investigations showed that there were years of very high, very low and average flows of the Raba River during the 17 years of investigation (Fig. 25). During 1996 and 1997, the years with the highest river flows recorded the lowest average temperature of the epilimnion (Fig. 27), the lowest average transparency (Fig. 29), but the highest average concentrations of nitrate nitrogen in the epilimnion (Fig. 33). There were no observed similar or opposite relationships for the years with low flows.

I noted that there were statistically significant differences in some of measured parameters when comparing the years with very high with very low flows of River Raba. They were: river flows, average concentration of phosphates and ammonia nitrogen in the epilimnion (Tab. 19). There were no significant differences in the concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion. These results were probably due to the catchment of the Dobczyce dam reservoir, which is a typical agriculture catchment and there is permanent flow of nitrate nitrogen from cultivated fields.

There were no statistically significant differences in total phytoplankton density between the years of high and low river flows, but there were statistically significant differences between the years of high and low phosphate concentrations (for phytoplankton Kruskal-Wallis test; $H=14.544$; $p=0.0007$) and ammonia nitrogen concentrations (for phytoplankton K-W test $H=17.339$; $p=0.0002$).

In the Dobczyce dam reservoir I observed almost all types of strategists: *C*, *S*, *R*, *CR*, *CS* and *CSR*. There was no *RS* type. Only *R* strategists showed significant differences in their density between the years of high and low river flows (Kruskal-Wallis test; $H=6.818$; $p=0.0331$) and *CR* strategists between the years of different average concentrations of nitrate nitrogen (K-W test; $H=10.295$; $p=0.0058$), average concentrations of phosphates (K-W test; $H=12.332$; $p=0.0021$) and average concentrations of ammonia nitrogen (K-W test; $H=12.294$; $p=0.0021$).

Moreover, statistically significant differences were found between the seasons (spring, summer, autumn) for river water flow (ANOVA; $F=9.775$; $p=0.0001$), average water temperature (ANOVA; $F=91.735$; $p < 0.0000$), average transparency (ANOVA; $F=18.726$; $p < 0.0000$), average density of *S* (K-W; $H=49.241$; $p < 0.0000$), *CR* (K-W; $H=15.252$; $p=0.0005$), *CS* (K-W; $H=13.980$; $p=0.0009$) and *CSR* (K-W; $H=11.091$; $p=0.0039$) strategists.

There were also significant differences between the months for: river water flows, average water temperature in the epilimnion, average transparency, average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion, average density of total phytoplankton in the epilimnion and average density of *S*, *R*, *CR* and *CS* strategists in the epilimnion. However, ordination analysis (PCA), (Fig. 37, 38, 39, 40) did not show groups of abiotic parameters or types of strategists, which might have characterised months or years but it did for particular seasons (spring, summer, autumn). On the basis of above mentioned statistical analysis, PCA, and RDA (Fig. 41 and 42), I described the characteristics of particular seasons:

- **SPRING:** average total density of phytoplankton was similar to average density in the summer, but higher than in the autumn (Fig. 6). However, variability of the total density was the

lowest during the spring. In this season, the highest variability among the average densities of *CR*, *R* and *C* strategists was observed (Fig. 9 and Tab. 4). General dominants were *CR* strategists (Fig. 10), but the highest maximum of density was shown by *R* strategists (Fig. 9).

The spring was characterised by the highest average of river flows, but the smallest variability (Fig. 26), the lowest water temperatures and the highest variability (Fig. 28) and the lowest transparency and its variability (Fig. 30). It was also observed that the highest concentration of phosphates (but the lowest variability; Fig. 32) and nitrate nitrogen (Fig. 34) occurred in the epilimnion.

Those environmental features favoured the development of species that require availability of nutrients, but are not sensitive to low light, low temperature and long-term water level changes. Domination of *CR* strategists and high density of *R* strategists showed that the description of these types are suited to the environmental features.

Ordination analysis separated spring from the summer and autumn. The two last seasons showed more similarities to each other (Fig. 38).

CR strategists characterised spring (Fig. 41). Their density correlated positively with water flows and nitrate nitrogen concentrations in the epilimnion, but were negatively correlated with water temperature in the epilimnion and transparency (Fig. 41).

- **SUMMER:** average total density of phytoplankton was similar to that in spring but higher than in autumn. However, variability of the total density was the highest in the summer. Density of *CS* strategists showed the highest variability during that season (Fig. 9, Tab. 4). Also *CS* and *R* strategists types dominated in the summer. Additionally, it was observed that the highest share of *S* strategists was in the summer, as well (Fig. 10).

Analysis of abiotic parameters showed an average value of River Raba flows but the highest variability (Fig. 26). The water temperature in the epilimnion showed the lowest variability but the highest average (Fig. 28). Moreover, the summer had the highest average of transparency (Fig. 30), the lowest average concentration of phosphates and ammonia nitrogen in the epilimnion, but the lowest variabilities (Fig. 32 and 36). The summer periods are not so easy to describe, because there are many different types of summer possible:

1. if thermal stratification is present, the environment is stable, but stress conditions are possible (e.g. lack of phosphates),
2. if there are very strong disturbances which destroy the thermal stratification, the nutrients are available in high concentrations,
3. if there are very weak and short-term disturbances, there are small changes in the thermal stratification, but it is possible to restore it back to the stable conditions of the environment, the stress is not present or present for a very short time.

Ordination analysis did not split the summer and autumn as clearly as the spring time (Fig. 38). The summer was not characterised only by one group of features, what is in accordance with the above statements about different types of summer. On the basis of ordination analysis, I described two types of summer:

- a summer characterised by high water temperatures in the epilimnion, high transparency, low river flows („stable” summer – variant 1) or summer with short and weak disturbances (variant 3 describing above). In such types of summers the dominants are *S* or *CS* strategists (Fig. 40),

- a summer characterised by dominance of *R* strategists (summer with disturbances – variant 2 describing above)

- **AUTUMN:** average total density was the lowest among all the seasons but showed quite high variability (Fig. 6). The highest variation and maximum were for *R* strategists (Fig. 9, Tab. 4). Strategists *R* and *CSR* dominated. Also in the autumn strategists, *S* showed a quite high share in the density of all strategists (Fig. 10).

The autumn was characterised by the lowest average of river flows, but quite high variation

(lower than in the summer but higher than in spring), (Fig. 26). Water temperatures in the epilimnion and transparency were average (Fig. 28 and 30), but the variation of transparency was the highest.

The concentrations of phosphates and ammonia nitrogen in the epilimnion were average, but the nitrate nitrogen was the lowest. Autumn, similar like summer, is not easy to describe. On the one hand there were periods of the lowest flows of river, no disturbances and low concentrations of nitrate nitrogen, which favoured development of *S* strategists (variant 1). This type of autumn was characterised by high transparency, quite high water temperature of the epilimnion, low river flows and high density of *S* strategists. On the other hand, during the autumn are possible disturbances that are shorter and weaker than in spring (variant 2). This type of autumn was joined with a high density of *R* and *CSR* strategists (Fig. 42).

RDA analysis explained ca. 15% variation of strategists composition and almost 74% density of strategists – abiotic factors relationships.

SUMMARY OF CHAPTER 5: CHANGES IN THE DIFFERENT PARTS (ZONES) OF DOBCZYCKI DAM RESERVOIR

It is possible to distinguish three zones in the dam reservoirs (Thornton *et al.* 1990), (Fig. 43):

- riverine (SR)
- transitory (SP)
- lacustrine (SJ)

Depending on the retention time, the percentage of the particular zones on the surface of the reservoir differs. Reservoirs that have a retention time longer than 10 days, but shorter than 100 days are divided into three equal zones. If the retention time is longer than 100 days, the lacustrine zone develops stronger, but the riverine is weaker. And if the retention time is shorter than 10 days the riverine zone is best developed. All of the zones are characterised by specific conditions (Straškraba 1998).

In the riverine zone (SR), I observed the lowest average of total density of phytoplankton, but the highest variation (Fig. 45). This indicates that phytoplankton communities in the riverine zone are very unstable. *CSR* strategists dominated in this zone (Fig. 46). Species characterised for that type of strategy are mixotrophs and they can move very fast in the water column. This means that they are not necessary dependent on an inorganic form of P or N in the epilimnion and they are not sensitive to low light. This is reason why the disturbances do not limit *CSR* strategists. Co-dominant types were *R* and *CR* strategists, both of them tolerate disturbances and low light availability. The riverine zone was characterised by the highest variability of water temperature (Fig. 50), which is the result of direct contact with the river flowing into the reservoir. I documented permanent disturbances, quick changes of water temperatures, the lowest transparency and the highest concentration of phosphates (Fig. 52 and 54). Nutrients were sufficient in this zone. Moreover, the ammonia nitrogen concentration was the highest among all of the zones and its variability (Fig. 58). The nitrate nitrogen concentration was similar to the other zones (Fig. 56). Because nutrients were constantly available in the riverine zone, there was no stress periods. It means that environmental conditions favour strategists types, *R*, *CR* or *CSR*, but never *S*.

In the transitory (SP) zone, variability of the total density of phytoplankton was the lowest but the average was the highest. This suggests that the phytoplankton communities in this zone are stable (Fig. 45). Similar to the riverine zone strategists, *CSR*, *R* and *CR* dominated in the transitory zone (Fig. 46). There was not a high variability of water temperature like in the riverine zone (Fig. 50). The transitory zone is not in direct contact with the river inflow, so there are not permanent disturbances. Also, this is the reason why the light conditions were better, because the transparency was higher (Fig. 52). There were periods of low concentration of phosphates in the

epilimnion (Fig. 55) but not so low as in the lacustrine zone. The transitory zone was characterised by the best conditions for algae in all of the reservoirs zones. *C* strategists created maximum density in that zone (Fig. 49).

In the lacustrine zone (SJ), variability of the total density of phytoplankton was average (Fig. 45). *CR* strategists dominated (Fig. 46). Moreover, in this zone the highest density of *S* and *CS* strategists was observed (Fig. 49). This zone potentially showed the weakest exposure to the river inflows. However, if the river flows were violent the disturbances were the highest in that zone. But, on the other hand if there were no disturbances the highest stability was observed in that zone. Also light availability was very good in the lacustrine zone (Fig. 53), but there was periods of a lack of phosphates in the epilimnion (stress conditions), (Fig. 55). The nitrate and ammonia concentrations in the epilimnion were similar as in the transitory zone (Fig. 56 and 58). Nitrogen was not the factor which differentiates between the transitory and lacustrine zones. This zone favoured development of *S* strategists, because it was potentially the most stable, with stress conditions and very good light availability.

I documented that there were statistical significant differences (ANOVA) between the zones only for transparency ($F=10,443$; $p=0,0010$) and ammonia nitrogen concentration ($F=13,884$; $p=0,0002$).

Ordination analysis (Fig. 60 and 61) separated the riverine zone (SR) from the transitory (SP) and lacustrine (SJ) zones. Only in spring (April) did all three zones group together, which means that during this time the conditions were similar in the whole reservoir independent of the zone type. Late spring (May), summer and autumn, the transitory (SP) and lacustrine zones (SJ) were grouped together.

Different strategists were characteristic for different zones: high density of *C* strategists were joined with the lacustrine zone during the spring (April), *R* and *CS* strategists with the transitory (SP) and the lacustrine (SJ) zones during the late spring (May) and late summer (August). High density of *S* strategists were joined with the transitory and the lacustrine zones during the autumn and density of *CSR* strategists with the riverine zone (SR) in autumn (September) and the transitory zone (SP) in summer (June).

RDA showed the following relationships between density of strategy types and abiotic parameters (Fig. 62):

- positive relationship of *C* strategists with average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion and negative relationship with water temperature in the epilimnion, and transparency,
- positive relationship of *R* strategists with average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion,
- positive relationship of *CR* strategists with average ammonia nitrogen in the epilimnion and negative relationship with average concentration of phosphates in the epilimnion,
- positive relationship of *CS* strategists with transparency and average concentration of phosphates in the epilimnion,
- positive relationships of *S* strategists with water temperature in the epilimnion and transparency, and negative relationship with average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion,
- positive relationship of density of *CSR* strategists with water temperature in the epilimnion and positive relationship with average concentration of ammonia nitrogen in the epilimnion.

RDA explained ca. 56% of variation of strategists composition and 90% relationship of density of particular strategists-abiotic parameters.

SUMMARY OF CHAPTER 6: COMPARISON OF DEEP SUBMOUNTAIN DAM RESERVOIRS (THE DOBCZYCKI DAM RESERVOIR, THE CZORSZTYŃSKI DAM RESERVIOR, THE ROŻNOWSKI DAM RESERVOIR)

Because every water body has individual features, I decided to compare phytoplankton dynamics

and types of strategists in relation to abiotic parameters in the three deep submontane dam reservoirs.

Although the reservoirs showed differences between the total phytoplankton density and its variability (Fig. 63), there were no statistical differences for total phytoplankton density between the reservoirs. The pattern of phytoplankton dynamics was very similar in all reservoirs, since a maximum phytoplankton density was observed in the spring or summer (Fig. 64). There were no *RS* strategists in any of the reservoirs. During the spring, the lowest diversity of strategists was observed, whereas the greatest diversity was in the summer and autumn in every reservoir (Fig. 66, 68 and 70). Strategists *CR*, *R* and *CSR* dominated in phytoplankton in general (Fig. 65, 67 and 69). This indicated that all of investigated water bodies were disturbed.

The highest share of densities of *C*, *S* and *CS* strategists were noted in the Dobczycki dam reservoir, which made it different when compared to the other two reservoirs (Fig. 72). This difference was probably correlated with the height of river flows. The higher the flows, the bigger the disturbances and those types of strategists were not present in reservoirs (or present in very small numbers). The average flow of the Raba River (river which inflows into the Dobczycki dam reservoir) was the lowest compared to the Czorsztyński and the Rożnowski dam reservoirs. In such a situation, the Dobczycki dam reservoir was the most stable among all three reservoirs investigated, which was shown by the high percentage of density of the strategists favouring a stable environments. On the other hand, dominance of *R* strategists during the whole growth period (April to October) and the lowest diversity of strategist types in the Rożnowski dam reservoir was connected with the highest average flows of the Dunajec River (river inflows to this reservoir) among the reservoirs studied. In this situation, the Rożnowski dam reservoir was a very high disturbed water body (Fig. 73).

In general in all three reservoirs, the highest river flows were observed during the spring but the lowest was in autumn (Fig. 74). Among reservoirs, the Czorsztyński reservoir was the coolest (water temperature in the epilimnion), whereas the Rożnowski dam reservoir was the warmest, but with the lowest transparency (Fig. 75, 77). Taking into consideration the chemical parameters, the average concentration of phosphates showed the highest differences between the reservoirs. The highest average concentration of phosphates in the epilimnion and its variability was observed for the Rożnowski dam reservoir (Fig. 79). The Czorsztyński dam reservoir was characterised by the lowest concentration of phosphates and nitrate nitrogen in the epilimnion (Fig. 79 and 81). The highest concentration of nitrate nitrogen was observed for the Dobczycki dam reservoir (Fig. 81). The average concentration of ammonia nitrogen in the epilimnion was similar in all three reservoirs (Fig. 83).

Factors which showed statistically significant differences (ANOVA) between the reservoirs were: rivers flows ($F=15,325$; $p=0,0001$), transparency ($F=4,081$; $p=0,0346$) and concentration of phosphates in the epilimnion ($F=4,568$; $p=0,0249$).

All reservoirs were characterised by similar physico-chemical parameters, but only during the spring (April). Ordination analysis showed similarities of dam reservoirs during the spring (April) and their relationships with nitrate nitrogen (Fig. 85). Some similarities between the reservoirs were observed also in the autumn, but there were not similar during the one month like in the spring time. Late spring (May), summer and autumn periods showed rather individuality of the reservoirs. The ordination analysis showed that Dobczycki dam reservoir was characterised by high density of *C*, *S* and *CS* strategists, whereas *R* strategists were characteristic for Czorsztyński and Rożnowski dam reservoirs (Fig. 86).

RDA analysis (Fig. 87) showed that the high density of *CS* and *CSR* strategists characterized the Dobczycki dam reservoir, especially in the summer. They correlated positively with water temperature in the epilimnion and transparency. The density of *R* strategists showed positive correlations with transparency and the average concentration of phosphates in the epilimnion, but negative correlations with *CR* strategists; the density of *S* strategists showed a negative correlation with river flows and average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion; the density of

C strategists showed a negative correlation with river flows and an average concentration of nitrate nitrogen in the epilimnion and the density of *CR* strategists showed negative correlations with transparency and the average concentration of phosphates in the epilimnion. RDA analysis explained 29% of variation in strategists composition and 85,5% relationships: density of strategists–abiotic parameters.

SUMMARY OF CHAPTER 7: POSSIBILITIES OF PRACTICAL USING

On the basis of these studies and extensive analysis, both short- and long-term, comparisons of different zones of dam reservoir and comparisons of different deep submontane reservoirs can be made. I described patterns of seasonal changes (spring, summer, autumn) of phytoplankton communities (enclosing different types of strategists) and their relationships with abiotic parameters (Fig. 88). I also described the concept of „ecological” key for the preliminary environmental assessment of aquatic ecosystems (especially for deep, submontane artificially changed water bodies = submontane dam reservoirs) on the basis of dominance or the presence of numerous different types of strategists (Tab. 23).

Tab. 23. Key for preliminary environmental assessment of an aquatic ecosystem on the basis of presence and dominance of different types of strategists

DOMINANT	QUALITY OF ENVIRONMENT	DISTURBING FACTORS	
1a. Dominance: <i>R</i> and/or <i>CR</i> strategists	environment very strong disturbed, long lasting disturbances (high and long lasting river inflows), water column mixing, low water temperature, possible weak transparency, high concentration and availability of nutrients, but also possible periods of short lasting nutrient depletion	lack of disturbances, lack of water mixing, thermal stratification, total and long lasting depletion of nutrients	
1b. Dominance or numerous share of other types of strategists			2.
2a. Dominance or numerous share of <i>S</i> strategists	stable environment, long lasting stability, possible mixing of the water because the changes of the water temperatures and density gradient (e.g. autumn circulation), but not as a result of river inflows, good transparency, possible high water temperature in epilimnion, temporary depletion of nutrients in the epilimnion	strong disturbances as a result of violent river inflows, destruction of thermal stratification, disturbance of stability, strong decrease in water temperature, constant and high availability of nutrients	
2b. Dominance or numerous share of other types of strategists			3.
3a. Dominance or numerous share of <i>C⁶</i> strategists	high radiation, possible mixing of water column, high nutrient concentration in epilimnion	lack of light and nutrients availability	
3b. Dominance or numerous share of other types of strategists			4.
4a. Dominance of <i>CS</i> strategists	very short lasting and weak disturbances as a result of river inflows, possible restoration of stability, good transparency, weak availability of nutrients	very strong disturbances total destruction of stability of environment	
4b. Dominance of <i>CSR</i> strategists	ending bloom of water or time very short after bloom created by others algal groups	lack of sensity on the majority of abiotic factors	

⁶ Type of strategy which needs to be paid special attention to the zooplankton influence on

Description of Fig. 88

SPRING (Fig. 88a)

Period of long lasting, but not high variability of disturbances. Dominants-**CR** or **R** strategists. This type of strategist develops during the weak stress and competition limited by disturbances. During the spring the hydrological disturbances are present as a result of high flows of the river inflowing to reservoir.

„A weak stress” might be explained as a moderate lack of nutrients, which is possible in a short time after an algal bloom is created. During the very intensive bloom, nutrients in the epilimnion might be depleted. Spring is the period when the environment functions in pulses (e.g. increase of availability/decrease of available nutrients). „*Positive pulses*” means strong influx of river resulted, which leads to huge amounts of nutrients, but very weak light (low transparency). „*Negative pulses*” means depletion of nutrients as a result of quick and mass development of algae (moderate stress), preceded moderate competition (rapid uptake of nutrients). „*Positive pulses*” resulted as a rapid development of **R** strategists, whereas „*negative pulses*” decreased and fixed development of **CR** strategists (moderate stress, low transparency).

SUMMER (Fig. 88b, c, d)

The most variable period, from the strongest disturbances (e.g. influx of flood wave destroys thermal stratification) to the stress conditions (lack of nutrients, especially phosphates and nitrogen).

There are different possibilities of dominants:

– **S** strategists (Fig. 88b) – present in the environment where the strong stress is possible (lack of nutrients), but high light availability. Cells or colonies are large. Some of the *S*-species are able to move and they can protect biomass by avoiding sinking and predation. Their dominance is usually during the stable period (thermal stratification), with a high light penetration, but low availability or even lack of nutrients (in the epilimnion). They were numerous during the summers with low river flows.

– **R** strategists (Fig. 88c) – mobile species, present in the environment with high availability of nutrients. They tolerate limited light availability and water column mixing. They dominated very often during the wet, cold, rainy summer with flows higher than average, after the floods events. In such situations in the reservoir one might observe „spring or autumn species”.

– **CS** strategists (Fig. 88d) – species adapted to relatively undisturbed conditions and moderate stress. This means that they tolerate short periods with small disturbances; afterwards the ecosystem is able to return to stability. They are present during the summers with higher river flows, but lasted a short time (possibly partially disturbing thermal stratification).

AUTUMN (Fig. 88e, f)

Period characterised by the weakest rivers flows. Stable conditions are present and lack of nutrients in the epilimnion. Then **S** strategists might be dominant or numerous (Fig. 88e).

There are some autumns with high precipitation resulting in high river flows and disturbance of ecosystems similar as during the spring. Then autumn definitely favours development of **R** strategists (Fig. 88f).

CONCLUSIONS

Lack of indicators, which are based on „the phytoplankton composition and direction of its dynamics” was a reason why these investigations were conducted. As a foundation, I used the CRS hypothesis, which I tested on the algal species, presence/absence of different types of strategists and their dynamics in relation to abiotic changes in the artificially changed aquatic ecosystem (dam reservoirs).

Analysis demonstrated that abiotic factors explained very well the changes in the density of particular types of strategists. However, the analysis did not explain very well the diversity of strategists. This indicates that there were other factors such as zooplankton should be treated as one of the influencing factors. It should also be pointed out that some of phytoplankton species are not obligatory autotrophs. Many of phytoplankton species are mixotrophs and they can use different ways of obtaining nutrients (food); they are not necessarily dependent on light penetration and nutrients availability. This might also be the answer why so low of a percentage of strategists' diversity was explained by RDA analysis.

The results suggested that the theory of CRS used for analysing the phytoplankton might be the basis for constructing biological indicators, if we consider quantitative changes of phytoplankton and particular strategists. Quality changes among strategists might be used as one of the elements to describe a rank of stability or disturbances in aquatic ecosystems. On the other hand in the future, there should be more studies conducted on the mixotroph plankton and its role in the aquatic ecosystem.

The positive site of the CRS theory is that it is applied only to adult individuals and does not consider different stages of growth, when the species might be characterised by different type of strategy (Wilson and Lee 2000). This is very important from the practical point of view and is very useful, because it simplifies monitoring studies. It is often impossible to correctly identify algae to the species level without the scanning electron microscope and/or molecular studies.

SCIENTIFIC EFFECTS

1. Test of CRS hypothesis for phytoplankton in the artificial water bodies (dam reservoirs).
2. To demonstrate the necessity of broadening the description of life strategies and the influence of biotic factors, especially for *C* strategists.
3. Proposal to divide phytoplankton into mixoplankton (mixotrophic plankton) and appropriate phytoplankton (typical autotrophic).

PRACTICAL EFFECTS

1. Described patterns of seasonal changes (spring, summer, autumn) of phytoplankton communities on the basis of different types strategy in relation to abiotic factors (Fig. 88)
2. Prepared an „ecological” key for preliminary environmental assessment of aquatic ecosystem on the basis of dominance or presences of different types of strategists (Tab. 23).
3. Proposed that a description of „rank of disturbances” for artificial water bodies (reservoirs) as a basis for the assessment of biological indicators (phytoplankton).

LITERATURA

1. Amirowicz A. 2000. Morfologia zbiornika. W: Starmach J. i Mazurkiewicz-Boroń G. (red.). Zbiornik Dobczycki: Ekologia – Eutrofizacja – Ochrona. ZBW PAN, Kraków: 57–62.
2. Bartoszek L., Gruca-Rokosz R., Koszelnik P., Tomaszek J. 2004. Phosphorus in the Solina reservoir ecosystem. *Environment Protection Engineering* 4: 12–21.
3. Bergström A-K., Jansson M., Blomqvist P., Drakare S. 2000. The influence of water colour and effective light climate on mixotrophic flagellates in three small dystrophic Swedish lakes. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27: 1861–1865.
4. Bergström A-K., Jansson M., Drakare S., Blomqvist P. 2003. Occurrence of mixotrophic flagellates in relation to bacterioplankton production, light regime and availability of inorganic nutrients in unproductive lakes with differing humic contents. *Freshwater Biology* 48: 886–887.
5. Bergström A-K., Bigler C., Stensdotter U., Lindström E.S. 2008. Composition and dispersal of riverine and lake phytoplankton communities in connected systems with different water retention times. *Freshwater Biology* 53: 2520–2529.
6. Blomqvist P.A., Pettersson A., Hyenstrand P. 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic system. *Archiv für Hydrobiologie* 132: 141–164.
7. Bombówna M., Bucka H. 1974. Niektóre zbiorniki karpackie i ich stosunki produkcyjne. Some Carpathian reservoirs and their production relations. *Acta Hydrobiologica* 16: 379–400.
8. Brągiel W., Ostrowski P., Pocięcha A., Wilk-Woźniak E. 2006. Strategia rozwoju wybranych gatunków fitoplanktonu i zooplanktonu w podgórskich zbiornikach zaporowych o różnym stopniu eutrofizacji. *Streszczenia, XX Zjazd Hydrobiologów Polskich 5–8 września 2006*: 77.
9. Bucka H. 1986. Phytoplankton of the Rożnów dam reservoir in the years 1982-1983 (southern Poland). *Acta Hydrobiologica* 28: 345–360.
10. Bucka H. 1987. Ecological aspects of the mass appearance of planctonic algae in dam reservoirs of southern Poland. *Acta Hydrobiologica* 29: 149–191.
11. Bucka H. 1998. Phytoplankton communities in the Wisła-Czarne dam reservoir in 1993-1994. In: Wróbel S. (ed.). *Environmental degradation in the Czarna Wiselka and Biała Wiselka catchments, Western Carpathians. Studia Naturae* 44: 195–213.
12. Bucka H., Wilk-Woźniak E. 1999. Cyanobacteria responsible for planktic water blooms in reservoirs in southern Poland. *Archiv für Hydrobiologie – Algological Studies* 94: 105-113.
13. Bucka H., Wilk-Woźniak E. 2003. Morphology and ecology of selected coccal green algae occurring in different types of water bodies. *Biologia* 58: 483–487.
14. Bucka H., Wilk-Woźniak E. 2007a. Glony pro- i eukariotyczne zbiorowisk fitoplanktonu w zbiornikach wodnych Polski Południowej. *IOP PAN, Kraków*.
15. Bucka H., Wilk-Woźniak E. 2007b. Future in the past: a review of phytoplankton studies conducted in southern Poland over the past fifty years. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 36 Suppl. 1: 67–76.
16. Bucka H., Żurek R. 1992. Trophic relations between phyto- and zooplankton in a field experiment in the aspect of the formation and decline of water blooms. *Acta Hydrobiologica* 34: 139–155.
17. Burchardt L. 1994. Bioindykacja w ocenie ekosystemu jeziornego. *Idee Ekologiczne* T. 4, Ser. Szkice 3: 71–76.
18. Burchardt L., Łastowski K. 1999. The problem of using common species in bioindication. Basic terms. *Acta Hydrobiologica* 41: 231–234.
19. Burchardt L., Pawlik-Skowrońska B. 2005. Zakwity sinic – konkurencja międzygatunkowa i środowiskowe zagrożenie. *Wiadomości Botaniczne* 49: 39–49.
20. Calijuri M.C., Dos Santos A.C.A., Jati S. 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoirs (Barra Bonita, S.P. – Brazil). *Journal of Phytoplankton Research* 24: 617–634.
21. Chapleau F., Johansen P.H., Williams M.M. 1988. The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term “strategy”. *Oikos* 53: 136–138.
22. Clegg M.R., Maberly S.C., Jones R.I. 2003. Behavioural responses of freshwater phytoplanktonic flagellates to a temperature gradient. *European Journal of Phycology* 38: 195–203.
23. Cox J.E. 1999. Identification of freshwater diatoms from live material. Chapman and Hall, London-Wienheim-New York-Tokyo-Melbourne-Madras.
24. Craine J.M. 2007. Plant strategy theories: replies to Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 95: 235–240.
25. Cronberg G., Annadotter H. 2006. Manual on aquatic cyanobacteria. A photo guide and a synopsis of their toxicology. Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO, International Society for the study of harmful algae. Copenhagen.

26. Dembowska E. 2002. Spatial diversity of phytoplankton in the Włocławek reservoir. Acta Universitatis Nicolai Copernici, Limnological Papers 22: 4–30.
27. Desortová B. 1989. Seasonal development of phytoplankton in Slapy Reservoir with special attention to the spring algal phase. Archiv für Hydrobiologie Beiheft: Ergebnisse der Limnologie 33: 409–417.
28. Dragoş N., Peterfi L.S., Momeu L., Popescu C. 1997. An introduction to the algae and the culture collection of algae at the Institute of Biological research Cluj–Napoca. University Press, Cluj.
29. Elliott J.A., Irish A.E., Reynolds C.S., Tett P. 1999. Sensitivity analysis of PROTECH, a new approach in phytoplankton modelling. Hydrobiologia 414: 45–51.
30. Elliott J.A., Jones I.D., Thackeray S.J. 2006. Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. Hydrobiologia 559: 401–411.
31. Elliott J.A., May L. 2008. The sensitivity of phytoplankton in Loch Leven (UK) to changes in nutrient load and water temperature. Freshwater Biology 53: 32–41.
32. Ettl H. 1983. Chlorophyta I. B.9. Phytomonadina. In: Ettl H. et al. (eds) Süßwasserflora von Mitteleuropa. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
33. Falińska K. 2004. Ekologia roślin. PWN, Warszawa.
34. Giroldo D.A., Vieira A.A.H. 1999. Assimilation of ¹⁴C in a tropical strain of *Cryptomonas obovata* (Cryptophyceae) exposed to several irradiances. Journal Plankton Research 21: 1911–1921.
35. Godlewska M., Mazurkiewicz-Boroń G., Pocięcha A., Wilk-Woźniak E., Jelonek M. 2003. Effects of flood on the functioning of the Dobczyce reservoir ecosystem. Hydrobiologia 504: 305–313.
36. Gołdyn R. 2000. Zmiany biologicznych i fizyczno-chemicznych cech jakości wody rzecznej pod wpływem jej piętrzenia we wstępnych nizinnych zbiornikach zaporowych. Seria Biologia 56, UAM Poznań, 185 str.
37. Gołdyn R., Kozak A., Romanowicz W., Grześkowiak K., Starczewska-Porada B. 1997. Phytoplankton-zooplankton interaction in the newly-restored Maltański Reservoir. Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie 26: 483–486.
38. Górniak A., Grabowska M. 1996. Limnology of the Siemianówka dam reservoir (eastern Poland). 3. Formation of phytoplankton communities in the first years after filling. Acta Hydrobiologica 38: 99–108.
39. Grabowska M. 2006a. Plankton roślinny zbiornika Siemianówka. W: Górniak A. (red.). Ekosystem zbiornika Siemianówka w latach 1990–2004 i jego rekultywacja. Uniwersytet w Białymstoku, Białystok: 83–92.
40. Grabowska M. 2006b. Cyanoprokaryota blooms in the polihumic Siemianówka dam reservoir in 1992–2003. Oceanological and Hydrobiological Studies 34: 73–85.
41. Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist 111: 1169–1194.
42. Grime J.P. 1979. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley, Chichester.
43. Grime J.P. 2001. Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties. John Wiley, Chichester.
44. Grime J.P. 2007. Plant strategy theories: a comment on Craine (2005). Journal of Ecology 95: 227–230.
45. Haddad N.M., Holyoak M., Mata T.M., Davies K.F., Melbourne B.A., Preston K. 2008. Species' traits predict the effects of disturbance and productivity on diversity. Ecology Letters 11: 348–356.
46. Håkansson H. 2002. A compilation and evaluation of species in the general *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae*. Diatom Research 17: 1–139.
47. Haldna M., Milius A., Laugaste R., Kangur K. 2008. Nutrients and phytoplankton in Lake Peipsi during two periods that differed in water level and temperature. Hydrobiologia 599: 3–11.
48. Harris G.P., Baxter G. 1996. Interannual variability in phytoplankton biomass and species composition in a subtropical reservoir. Freshwater Biology 35: 545–560.
49. Hermanowicz W., Dożańska W., Dojlido J., Koziorowski B. 1976. Fizyczno-chemiczne badania wody i ścieków. Arkady, Warszawa.
50. Hindák F. 2001. Fotografický atlas mikroskopických siníc. VEDA, vydavateľ'stvo Slovenskej akadémie vied, Bratislava.
51. Houk V. 1989. Seasonal changes of phytoplankton development near the dam of the Želivka-Reservoir (Czechoslovakia). Archiv für Hydrobiologie Beiheft: Ergebnisse der Limnologie 33: 397–407.
52. Huszar V.L.M., Reynolds C.S. 1997. Phytoplankton periodicity as sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Para, Brazil): responses to gradual environmental change. Hydrobiologia 346: 169–181.
53. Huszar V.L.M., Caraco N.F. 1998. The relationship between phytoplankton composition and physico-chemical variables: a comparison of taxonomic and morphological-functional descriptors in six temperate lakes. Freshwater Biology 40: 679–696.
54. Jensen P., Jeppesen E., Olrik K., Kristensen P. 1994. Impact of nutrients and physical factors on the shift from cyanobacterial to chlorophyte dominance in shallow Danish Lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 1692–1699.

55. Jones I.D., Elliott J.A. 2007. Modelling the effects of changing retention time on abundance and composition of phytoplankton species in a small lake. *Freshwater Biology* 52: 988–997.
56. Joosten A.M.T. 2006. Flora of the blue-green algae of the Netherlands. I. The non-filamentous species of inland waters. KNNV Publishing, Utrecht.
57. Kadłubowska J.Z. 1975. *Zarys algologii*. PWN, Warszawa.
58. Kaiblinger C., Greisberger S., Teubner K., Dokuli M.T. 2007. Photosynthetic efficiency as a function of thermal stratification and phytoplankton size structure in an oligotrophic alpine lake. *Hydrobiologia* 578: 29–36.
59. Kajak Z. 1998. *Hydrobiologia-Limnologia. Ekosystemy wód śródlądowych*. PWN, Warszawa.
60. Kawecka B., Eloranta P.V. 1994. *Zarys ekologii glonów wód słodkich i środowisk łądowych*. PWN, Warszawa.
61. Kilham P., Kilham S.S. 1980. The evolutionary ecology of phytoplankton. In: Morris I. (ed.). *The physiological ecology of phytoplanktons*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 571–597.
62. Komárek J., Fott B. 1983. Chlorophyceae (Grünalgen), Ordnung Chlorococcales. – *Das Phytoplankton des Süßwassers* 7, 1. Hälfte. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
63. Komárek J., Anagnostidis K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. Chroococcales. *Archiv für Hydrobiologie – Algological Studies* 43: 157–226.
64. Komárek J., Anagnostidis K. 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. Nostocales. *Archiv für Hydrobiologie - Algological Studies* 96: 247–345.
65. Komárek J., Marvan P. 1992. Morphological differences in natural populations of the genus *Botryococcus* (Chlorophyceae). *Archiv für Protistenkunde* 141: 65–100.
66. Komárek J., Anagnostidis K. 1998. Cyanoprokaryota. 1. Teil: Chroococcales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, G. Fischer Verlag, Stuttgart, 19/1: 1–548.
67. Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, Elsevier GmbH, Spektrum Akademischer Verlag, Heilderberg, 19/2: 1–759.
68. Komárek J. 2005. The modern classification of Cyanoprokaryotes (Cyanobacteria). *Oceanological and Hydrobiological Studies* 34, Suppl. 3: 5–17.
69. Komárkova J. 1993. Cycles of phytoplankton during long-term monitoring of Řimov and Slapy Reservoirs (Czech Republic). *Verhandlungen International Verein. Limnology* 25: 1187–1191.
70. Komárkova J., Hejzlar J. 1996. Summer maxima of phytoplankton in the Řimov Reservoir in relation to hydrologic parameters and phosphorus loading. *Archiv für Hydrobiologie* 136: 217–236.
71. Komárkova J., Komárek O., Hejzlar J. 2003. Evaluation of the long term monitoring of phytoplankton assemblages in a canyon-shape reservoir using multivariate statistical methods. *Hydrobiologia* 504: 143–157.
72. Koreivienė J., Kasperovičienė J. 2003a. Diversity, morphology and distribution of *Coelastrum* (Chlorophyceae) in plankton of lakes in the environs of Vilnius. *Botanica Lithuanica* 9: 26–39.
73. Koreivienė J., Kasperovičienė J. 2003b. Review of the family Botryococcaceae Wille in some lakes in Lithuania. *Biologia* 58: 489–502.
74. Kosinskaya Ye.K. 1960. Konyugaty, ili scephlahki (2) fasc. 1. Desmidievye vodorosli. *Flora sporovykh rastenij SSSR*. Izd. Akad. Nauk SSSR, Moskwa–Leningrad.
75. Krammer K. 1992. *Pinnularia*, eine Monographie der europäischen Taxa. *Bibl. Diatomologica*. T. 26. J. Cramer, Berlin–Stuttgart.
76. Krammer K., Lange-Bertalot H. 1986. Bacillariophyceae. Naviculaceae. In: Ettl H. et al. (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 2/1, G. Fischer Verlag, Jena.
77. Krammer K., Lange-Bertalot, H. 1988. Bacillariophyceae. Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In: Ettl H. et al. (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 2/2, VEB G. Fischer Verlag, Jena.
78. Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991a. Bacillariophyceae. Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. In: Ettl H. et al. (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa* 2/3, G. Fischer Verlag, Stuttgart–Jena.
79. Krammer K., Lange-Bertalot H. 1991b. Bacillariophyceae. Acanthaceae. Kritische Ergänzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema*, *Gesamtliteraturverzeichnis*. In: Ettl H. et al. (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa* B. 2/4, G. Fischer Verlag, Stuttgart, Jena.
80. Kyselowa K., Krzeczowska-Wołowszyn Ł. 1974. Algae of dam reservoirs in the Soła cascade and neighbouring sectors of the river. *Acta Hydrobiologica* 16: 401–416.
81. Lampert W., Sommer U. 1996. *Ekologia wód śródlądowych*. PWN, Warszawa.
82. Leitaó M., Morata S.M., Rodriguez S., Vergon J.P. 2003. The effect of perturbations in phytoplankton assemblages in a deep reservoir (Vouglans, France). *Hydrobiologia* 502: 73–83.
83. Lund J.W.G., Kipling G., Le Cren E.D. 1958. The inverted microscop method of estimating algae numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia* 11: 143–170.
84. Lyche A. 1990. Cluster analysis of plankton community structure in 21 lakes along a gradient of trophy. *Verhandlungen International Verein. Limnology* 24: 586–591.

85. Łajczak A. 1995. Studium nad zamulaniem wybranych zbiorników zaporowych w dorzeczu Wisły. Oficyna Wydawnictwa Politechniki Warszawskiej, Warszawa.
86. Łomnicki A. 2007. Wprowadzenie do statystyki dla przyrodników. Warszawa, Wydawnictwo Naukowe PWN.
87. Mac Donagh M. E., Casco M. A., Claps M.C. 2009. Plankton relationships under small water level fluctuations in a subtropical reservoir. *Aquatic Ecology* DOI: 10.1007/s10452-008-9197-4.
88. Margalef R., Mir M., Estrada M. 1982. Phytoplankton composition and distribution as an expression of properties of reservoirs. *Canadian Water Resources Journal* 1: 26–50.
89. Materiek E. 2000. Hydrologia dopływów i zbiornika. W: Starmach J. i Mazurkiewicz-Boroń G. (red.). Zbiornik Dobczycki – Ekologia – Eutrofizacja – Ochrona. ZBW PAN, Kraków: 15–31.
90. Mazurkiewicz-Boroń G. 2002. Czynniki kształtujące procesy eutrofizacyjne w podgórszych zbiornikach zaporowych. *Supplementa ad Acta Hydrobiologica* 2, 68 str.
91. Melo S., Huszar V.L.M. 2000. Phytoplankton in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Brasil): diel variation and species strategies. *Journal of Plankton Research* 22: 63–76.
92. Messyasz B., Lücke A., Schleser G.H. 2003. Dominance of cyanobacteria *Planktothrix rubescens* (D.C. ex Gom.) Anagn. et Kom. in Lake Holzmaar, Germany – an indication of the trophic state? *Acta Botanica Warmiae et Masuriae* 3: 9–17.
93. Messyasz B., Lücke A., Schleser G.H. 2005. Comparison of spring and summer phytoplankton in stratified lakes: Kociołek (Poland) and Holzmaar (Germany). *Phycologia, Journal of the International Phycological Society* 36: 68–69.
94. Mieleitner J., Borsuk M., Bürgi H-R., Reichert P. 2008. Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state. *Aquatic Sciences* 70: 30–46.
95. Morabito G., Oggioni A., Caravati E., Panzani P. 2007. Seasonal morphological plasticity of phytoplankton in Lago Maggiore (N. Italy). *Hydrobiologia* 578: 47–57.
96. Mortensen E., Jeppesen E., Sondergaard M., Kamp-Nielsen L. 1992. Nutrient dynamics and biological structure in shallow freshwater and brackish lakes. *Developments in Hydrobiology* 94. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, Dordrecht.
97. Naselli-Flores L., Barone R. 1994. Relationships between trophic state and plankton community structure in 21 Sicilian dam reservoirs. *Hydrobiologia* 275/276: 197–205.
98. Naselli-Flores L. 2000. Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia* 424: 1–11.
99. Naselli-Flores L., Barone R. 2000. Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia* 438: 65–74.
100. Naselli-Flores L., Barone R. 2003. Steady-state assemblages in a Mediterranean hypereutrophic reservoir. The role of *Microcystis* ecomorphological variability in maintaining an apparent equilibrium. *Hydrobiologia* 502: 133–143.
101. Nedoma J., Porcalová P., Komárková J., Vyhňálek V. 1993. A seasonal study of phosphorus deficiency in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biology* 30: 369–376.
102. Negro A., De Hoyos C., Vega J.C. 2000. Phytoplankton structure and dynamics in Lake Sanabria and Valparaiso reservoir (NW Spain). *Hydrobiologia* 424: 25–37.
103. Noges T., Noges P. 1999. The effect of extreme water level decrease on hydrochemistry and phytoplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* 408: 277–283.
104. Nogueira M.G. 2000. Phytoplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Parapanema River), Sao Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 431: 115–128.
105. Novarino G. 2003. A companion to the identification of cryptomonad flagellates (Cryptophyceae=Cryptomonadaea). *Hydrobiologia* 502: 225–270.
106. Nygaard G. 1996. Temporal and spatial development of individual species of plankton algae from European lakes. *Hydrobiologia* 332: 71–91.
107. Oleksowicz A.S. 1988. Dynamika zbiorowisk glonów w troficznie zróżnicowanych jeziorach Pojezierza Kaszubskiego [The dynamics of algal communities in Kashubian Lakes of a different trophy]. Uniwersytet M. Kopernika, Toruń.
108. Olszewski P. 1946. Pierwsze limnologiczne badanie Jeziora Rożnowskiego. *Prace Komisji do Badań Naukowych w Rożnowie*, 2: 1–55.
109. Ostrowski P. 2006. Strategia rozwoju wybranych gatunków fitoplanktonu w podgórszych zbiornikach zaporowych o różnym stopniu eutrofizacji. *Maszynopis pracy magisterskiej*, UJ, Kraków, 72 str.
110. Paczuska B., Paczuski R., Krasicka-Korczyńska E. 2002. Zbiorniki śródpolne i śródlądne południowego skraju Wysoczyzny Świeckiej (Pojezierze Krajeńskie). *Mikroflora, Makrofity i Środowisko*. Wyd. Uczelniane ATR, Bydgoszcz.

111. Pająk G. 2003. Formation of phytoplankton in the first years of existence of the water supplying reservoir (southern Poland) against the background of increased eutrophication process. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 32: 5–77.
112. Pannard A., Bormans M., Lefebvre S., Clauquin P., Lagadeuc Y. 2007. Phytoplankton size distribution and community structure: influence of nutrient input and sedimentary loss. *Journal of Plankton Research* 29: 583–598.
113. Pawlik-Skowrońska B., Skowroński T., Pirszel J., Adamczyk A. 2004. Relationship between cyanobacterial bloom composition and anatoxin – A and microcystin occurrence in the eutrophic dam reservoir (SE Poland). *Polish Journal of Ecology* 52: 479–490.
114. Pocięcha A., Wilk-Woźniak E. 2000. Effect of the summer flood on the ecosystem of the Dobczyce Reservoir, Poland. *Acta Hydrobiologica* 42: 59–67.
115. Pocięcha A., Wilk-Woźniak E. 2003. Cyanobacteria–Cladocera relationships in submountane dam reservoir modified by hydrological conditions. *Archiv für Hydrobiologie–Algological Studies* 109: 609–615.
116. Prus P., Prus M., Klekowski R.Z. 2006. Retencja pierwiastków biogenicznych oraz produkcja pierwotna i wtórna jako wskaźnik stabilności ekosystemu zbiorników zaporowych Solina i Myczkowce. III Konferencja Naukowo-Techniczna „Błękitny San”, Dubiecko: 164–183.
117. Rakowska B., Rakowski M. 1992. Phytoplankton of the Sulejów reservoir (central Poland). *Acta Hydrobiologica* 34: 329–340.
118. Raven P.H., Evert R.F., Eichhorn S.E. 2005. *Biology of plants*. W.H. Freeman and Company Publishers, New York.
119. Reynolds C.S., Rodgers M.W. 1983. Cell- and colony division in *Eudorina* (Chlorophyta: Volvocales) and some ecological implications. *British Phycological Journal* 20: 227–242.
120. Reynolds C.S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgren C.D. (ed.). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press: 338–433.
121. Reynolds C.S. 1995. Successional change in the planktonic vegetation: species, structures, scales. In: Joint I. (ed.). *Molecular ecology of aquatic microbes*. Springer Verlag, Berlin: 115–132.
122. Reynolds C.S. 1996. Plant life of the pelagic. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 97–113.
123. Reynolds C.S. 1997. *Vegetation Processes in the Pelagic: A Model for Ecosystem Theory*. ECI, Oldendorf.
124. Reynolds C.S. 1999. Phytoplankton assemblages in reservoirs. In: Tundisi J.G. and Straškraba M. (eds). *Theoretical Reservoir Ecology and its Application*. Backhuys Publisher, Leiden: 439–456.
125. Reynolds C.S. 2006. *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge.
126. Robarts R.D., Zohary T. 1992. Influence of temperature and light on the upper limit of *Microcystis aeruginosa* production in a hypertrophic reservoir. *Journal of Phytoplankton Research* 14: 235–247.
127. Romo S., Villena M.-J. 2005. Phytoplankton strategies and diversity under different nutrient levels and planktivorous fish densities in a shallow Mediterranean lake. *Journal of Plankton Research* 27: 1273–1286.
128. Růžička J. 1977. *Die Desmidiaceen Mitteleuropas 1*. E. Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart.
129. Sagrario M.A.G., Jeppesen E., Goma J., Sondergaard M., Jensen J.P., Lauridsen T., Landkildehus F. 2005. Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? *Freshwater Biology* 50: 27–41.
130. Salencon M.-J., Thebault J.-M. 1996. Simulation model of a mesotrophic reservoir (Lac de Pareloup, France): an ecosystem reservoir management model. *Ecological Modeling* 84: 163–187.
131. Salmaso N., Morabito G., Moselo R., Garibaldi L., Simona M., Buzzi F., Ruggiu D. 2003. A synoptic study of phytoplankton in the deep lakes south of the Alps (lakes Garda, Iseo, Como, Lugano and Maggiore). *Journal of Limnology* 62: 207–227.
132. Salmaso N., Padisak J. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 578: 97–112.
133. Schmidt W., Bornmann K., Imhof L., Mankiewicz J., Izydorczyk K. 2008. Assessing drinking water treatment systems for safety against cyanotoxin breakthrough using maximum tolerable values. *Environmental Toxicology* 23: 337–345.
134. Seip K.L., Reynolds C.S. 1995. Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season. *Limnology and Oceanography* 40: 589–597.
135. Shubert L.E., Wilk-Woźniak E. 2003. SEM investigation of several non-motile coccoid green algae isolated from aquatic habitats in Poland. *Biologia* 58: 459–466.
136. Siemińska J. 1952. The plankton of the artificial lake at the Rożnów dam. *Mém. de l' Acad. Pol. Sc. Lettres. Sér. B. Sc. Naturelles*, 18 (1951). 109 str.
137. Siemińska J. 1964. Bacillariophyceae – Okrzemki. *Flora słodkowodna Polski – Freshwater flora of Poland*. T. 6. Starmach K. (ed.). Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa.

138. Skulberg O.M. 2005. Cyanobacteria/Cyanotoxin research – looking back for the future. *Environmental Toxicology* 20: 219–228.
139. Skulberg O. M., Codd G. A., Carmichael W.W. 1984. Toxic blue-green algal blooms in Europe: a growing problem. *Ambio* 13: 244–247.
140. Soares M.C., Marinho M.M., Huszar V.L.M., Branco C.W.C., Azevedo S.M.F.O. 2008. The effects of water retention time and watershed features on the limnology of two tropical reservoirs in Brazil. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 13: 257–269.
141. Sommer U. 1981. The role of r- and K- selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. *Acta Ecologica (Ecol. Gener.)* 2: 327–342.
142. Sommer U., Gliwicz M.Z., Lampert W., Duncan A. 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433–471.
143. Sondergaard M., Jeppesen E., Jensen J.P., Amsinck S.L. 2005. Water Framework Directive: ecological classification of Danish lakes. *Journal of Applied Ecology* 42: 616–629.
144. Soszka H., Kolada A., Gołub M., Cydzik D. 2008. Establishing reference conditions for Polish lakes – preliminary results. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 37: 105–110.
145. Stanisław A. 1998. *Przystępny kurs statystyki z zastosowaniem Statistica PL na przykładach z medycyny*. T. 1. Statsoft, Kraków.
146. Stanisław A. 2000. *Przystępny kurs statystyki z zastosowaniem Statistica PL na przykładach z medycyny*. T. 2. Statsoft, Kraków.
147. Stanisław A. 2007. *Przystępny kurs statystyki z zastosowaniem Statistica PL na przykładach z medycyny*. T. 3. *Analizy wielowymiarowe*. Statsoft, Kraków.
148. Starkel L. 1972. Charakterystyka rzeźby polskich Karpat i jej znaczenie dla gospodarki ludzkiej. *Problemy Zagospodarowania Ziemi Górskich* 10: 75–150.
149. Starmach K. 1955. *Metody badań planktonu*. PWRiL, Warszawa.
150. Starmach K. 1966. Cyanophyta – sinice, Glaucophyta – glaukofity. *Flora Ślaskowa Polski* T. 2. Starmach K. (ed.). Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa.
151. Starmach K. 1974. Cryptophyceae, Dinophyceae, Raphidophyceae – Kryptofity, Dinofity, Rafidofity. *Flora ślaskowa Polski* T. 4. Starmach K., Siemińska J. (red.). Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa–Kraków.
152. Starmach K. 1980. Chrysophyta I. Chrysophyceae – Złotowiciowce (oraz Zooflagellata wolnożyjące). *Flora ślaskowa Polski* T. 5. Starmach K., Siemińska J. (red.). Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa–Kraków.
153. Starmach K. 1983. Euglenophyta-Eugleniny. *Flora ślaskowa Polski* T. 3. Starmach K., Siemińska J. (red.). Instytut Botaniki PAN, PWN, Warszawa–Kraków.
154. Starmach K. 1985. Chrysophyceae und Haptophyceae. In: Ettl H. et al. (eds). *Süßwasserflora von Mitteleuropa*, 1. VEB G. Fischer Verlag, Jena.
155. Starmach J., Jelonek M. 2000. Specjalistyczna gospodarka rybacka – jeden z czynników ochrony jakości wody. W: Starmach J. i Mazurkiewicz-Boroń G. (red.). *Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. ZBW PAN, Kraków: 233–240.
156. Sthapit E., Ochs C.A., Zimba P.V. 2008. Spatial and temporal variation in phytoplankton community structure in a southeastern U.S. reservoir determined by HPLC and light microscopy. *Hydrobiologia* 600: 215–228.
157. Straškraba M. 1998. Limnological differences between deep valley reservoirs and deep lakes. *International Review of Hydrobiology* 83: 1–12.
158. Szląg-Wasielewska E. 1998. Pico-, nano- and microphytoplankton in pelagial of small artificial reservoirs in spring. *International Review of Hydrobiology* 83: 509–514.
159. Szląg-Wasielewska E. 2008. Autotroficzny pikoplankton w zbiornikach wodnych zachodniej Polski: występowanie, struktura i znaczenie w mikrobiologicznej sieci troficznej. *Seria Biologia* 74. Uniwersytet im. A. Mickiewicza w Poznaniu, Poznań.
160. Świerzowski A., Godlewska M., Półtorak T. 2000. The relationship between the spatial distribution of fish, zooplankton and other environmental parameters in the Solina reservoir, Poland. *Aquatic Living Resources* 13: 373–377.
161. Ter Braak C. J. F., Šmilauer P., 2002: *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. Microcomputer Power, Ithaca-New York, USA.
162. Thackeray S. J., Jones I.D., Maberly S.C. 2008. Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology* 96: 523–535.
163. The Water Framework Directive. 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and the Council. *Official Journal of the European Communities* L 327:1–72.
164. Thornton K.W., Kimmel B.L., Payne F.F. 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley and Sons, New York.

165. Tilman D. 2007. Resource competition and plants traits: a response to Craine et al. 2005. *Journal of Ecology* 95: 231–234.
166. Tomaszek J.A., Koszelnik P. 2004. A simple model of nitrogen retention in reservoirs. *Hydrobiologia* 504: 51–58.
167. Trainor F. R. 1998. Biological aspects of *Scenedesmus* (Chlorophyceae) – phenotypic plasticity. *Nova Hedwigia* b. 117, 362 str.
168. Tranvik L.J., Porter K.G., Sieburth J.McN. 1989. Occurrence of bacterivory in *Cryptomonas*, a common freshwater phytoplankter. *Oecologia* 78: 473–476.
169. Urabe J., Gurung T.B., Yoshida T., Sekino T., Nakanishi M., Mauro M., Nakayama E. 2000. Diel changes in phagotrophy by *Cryptomonas* in Lake Biwa. *Limnological Oceanography* 45: 1558–1563.
170. Van Emden H. 2008. *Statistics for terrified biologists*. Blackwell Publishing.
171. Vanni M.J., Andrews J.S., Renwick W.H., Gonzalez M.J., Noble S.J. 2006. Nutrient and light limitation of reservoir phytoplankton in relation to storm-mediated pulses in stream discharge. *Archiv für Hydrobiologie* 167: 421–445.
172. Vrba J., Vyhňálek V., Hejzlar J., Nedoma J. 1995. Comparison of phosphorus deficiency indices during a spring phytoplankton bloom in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biology* 33: 78–81.
173. Vuorio K., Lepisto L., Holopainen A. L. 2007. Intercalibrations of freshwater phytoplankton analyses. *Boreal Environment Research* 12: 561–569.
174. Vyhňálek V., Hejzlar J., Nedoma J., Vrba J. 1994. Importance of the river inflow for the spring development of plankton in Řimov Reservoir (Czechoslovakia). *Archiv für Hydrobiologie Beiheft: Ergebnisse der Limnologie* 40: 51–56.
175. Weithoff G., Walz N., Gaedke U. 2001. The intermediate disturbance hypothesis – species diversity or functional diversity? *Journal of Plankton Research* 23: 1147–1155.
176. White E., Payne G., Pickmere S., Woods P. 1991. Seasonal variation in nutrient limitation of the algal community in Lake Horowhenua, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 311–316.
177. Więckowski S. 1998. Miksotrofia. W: *Encyklopedia Biologiczna*. T. 6. Ks-Mn. Opres, Kraków: 394.
178. Wilk-Woźniak E. 1998. Late autumn mass development of *Woronichinia naegeliana* (Cyanophyceae) in a dam reservoir in Southern Poland. *Biologia* 53:1–5.
179. Wilk-Woźniak E. 2000. Fitoplankton. W: *Starmach J. i Mazurkiewicz-Boroń (red.). Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. ZBW PAN, Kraków: 95–112.
180. Wilk-Woźniak E., Bucka H. 2000. Species diversity of algae and cyanobacteria in phytoplankton communities on the example of history of Rożnów dam reservoir. A review. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 7: 213–224.
181. Wilk-Woźniak E., Kosiński M. 2001. Effect of allochthonous and autochthonous factors on phytoplankton biomass in a submontane dam reservoir (S Poland). *Biologia* 56: 345–354.
182. Wilk-Woźniak E., Pociecha A., Bucka H. 2001. Phytoplankton–zooplankton interactions, size relations and adaptive responses. A short review. *Ecohydrology and Hydrobiology* T. 1, z. 4: 511–517.
183. Wilk-Woźniak E., Mazurkiewicz-Boroń G. 2003. The autumn dominance of cyanoprokaryotes in a deep meso-eutrophic submontane reservoir. *Biologia* 58: 17–24.
184. Wilk-Woźniak E., Bucka H., Mrozińska T. 2003. Contribution to a broadening of taxonomical and ecological knowledge on *Woronichinia naegeliana* (Unger) Elenkin. *Archiv für Hydrobiologie-Algological Studies* 109: 499–508.
185. Wilk-Woźniak E., Pociecha A. 2007. Dynamics of chosen species of phyto- and zooplankton in the deep submountaine dam reservoir in light of differing life strategies. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 36 Suppl. 1: 35–48.
186. Wilk-Woźniak E., Pociecha A., Mazurkiewicz-Boroń G., Szarek-Gwiazda E. 2007. Assessment of the trophic state of submountaine dam reservoirs based on the biotic parameters. *Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego* 4: 307–313.
187. Wilson J.B., Lee W.G. 2000. C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos* 91: 77–96.
188. Wojtal A., Wilk-Woźniak E., Bucka H. 2005. Diatoms (Bacillariophyceae) of the transitory zone of Wolnica Bay (Dobczyce dam reservoir) and Zakliczanka stream (Southern Poland). *Archiv für Hydrobiologie-Algological Studies* 115: 1–35.
189. Wołowski K. 1998. Taxonomic and environmental studies on Euglenophytes of the Kraków-Częstochowa Upland (Southern Poland). *Fragmenta Floristica et Geobotanica Suppl.* 6, 192 str.
190. Wołowski K., Hindák F. 2005. *Atlas of Euglenophytes*. VEDA, Publishing House of the Slovak Academy of Sciences.
191. Wołowski K., Grabowska M. 2007. *Trachelomonas* species as the main component of the euglenophyte community in the Siemianowka Reservoir (Narew River, Poland). *Annales de Limnologie – International*

- Journal of Limnology 43: 207–218.
192. Yasumoto K., Nishigami A., Aoi H., Tsuchihashi C., Kasai F., Kusumi T., Ooi T. 2008. Isolation and absolute configuration determination of aliphatic sulfates as the *Daphnia* kairomones inducing morphological defense of a phytoplankton – Part 2. *Chemical and Pharmaceutical Bulletin* 56: 129–132.
193. Zeng H., Song L., Yu Z., Chen H. 2006. Distribution of phytoplankton in the Three-Gorge Reservoir during rainy and dry seasons. *Science and Total Environment* 367: 999–1009.
194. Znachor P., Zapomelova E., Rehakova K., Nedoma J., Simek K. 2008. The effect of extreme rainfall on summer succession and vertical distribution of phytoplankton in a lacustrine part of a eutrophic reservoir. *Aquatic Sciences* 70: 77–86.
195. Żurek R., Bucka H. 1994. Algal size classes and phytoplankton – zooplankton interacting effects. *Journal of Plankton Research* 16: 583–601.

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

- Grotty Kryształowe w kopalni soli Wieliczka (Crystal caves in the Wieliczka salt mine). 2000. Opr. zbiorowe pod red. Z. Alexandrowicz. *Studia Naturae* 46.
- Jakubiec Z. 2001. Niedźwiedź brunatny *Ursus arctos* L. w polskiej części Karpat (The brown bear *Ursus arctos* L. in the Polish part of the Carpathians). *Studia Naturae* 47.
- Gonera M. 2001. Otwornice (Foraminiferida) i paleośrodowisko formacji badenianu (miocen środkowy) na obszarze Górnego Śląska [Foraminiferida and paleoenvironment of the Badenian formations (Middle Miocene) in Upper Silesia (Poland)]. *Studia Naturae* 48.
- Charakterystyka i mapa zbiorowisk roślinnych Pienińskiego Parku Narodowego (Characteristics and map of plant communities of the Pieniny National Park). 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 Naturae* 54, cz. I.
- 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). 2008. Opr. zbiorowe pod red. J. Holeksy. *Studia Naturae* 54, cz. II.

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. 634-48-65 w. 112
Można je również otrzymać za zaliczeniem pocztowym.

II 335/02