

ANDRZEJ PREJS

Zakład Hydrobiologii

Instytut Zoologii

Uniwersytet Warszawski

ul. Nowy Świat 67

00-046 Warszawa

Eutrofizacja jezior a ichtiofauna

Eutrophication of lakes and the ichthyofauna

Na populacje ryb w wodach poddanych działalności człowieka mogą wpływać trzy podstawowe grupy czynników: eksploatacja, introdukcja nowych gatunków oraz eutrofizacja. Choć czynniki te pojawiły się już wraz z rozwojem osadnictwa, ich efekty były początkowo niedostrzegalne.

Pierwsze sygnały zagrożenia wywołała gwałtownie rozwijająca się eksploatacja. Już około 1670 roku magistrat Genewy, zaniepokojony spadkiem połowów w jeziorze Lemana, wydał dekret wprowadzający wymiary ochronne i zabraniający łowienia w okresie tarła. W latach późniejszych wielu negatywnych i niespodziewanych efektów dostarczyły także zabiegi introdukcyjne.

Eksploatacja i introdukcja, działając bezpośrednio na ichtiofaunę i doprowadzając czasem do drastycznych zmian w jej strukturze, nie wywołują na ogół zmian warunków środowiskowych i pozostawiają przynajmniej potencjalne szanse odtworzenia stanu naturalnego. Eutrofizacja, której presja stosunkowo późno przekroczyła próg alarmowy, wywiera na ryby wpływ pośredni — wszystkie zmiany ichtiofauny są poprzedzone zmianami warunków środowiskowych.

Jest rzeczą oczywistą, że zmiany te musiały najszybciej i najwyraźniej dać się zaobserwować w jeziorach oligotroficznym. Tak się zresztą złożyło, że właśnie zbiorniki pierwotnie ubogie w sole biogenne, przede wszystkim Wielkie Jeziora Amerykańskie, zostały jako pierwsze poddane bardzo silnej presji nowoczesnej cywilizacji.

Ponieważ gwałtownemu wzrostowi tempa eutrofizacji prawie wszędzie towarzyszył ilościowy i jakościowy rozwój rybołówstwa i wzrost liczby nie zawsze przemysłanych, a czasami nie zamierzonych introdukcji, trudno oddzielić jej efekty od wyników działania pozostałych czynników. Próbę taką podjęli Colby i in. (1972) zestawiając przykłady reakcji zespołów ryb, głównie *Salmonidae*, które wydają się być wyłącznie wynikiem eutrofizacji oligotroficznym jezior Ameryki Północnej i Europy. Materiały te uzupełnione danymi Christie (1972), Hartmana (1972) oraz Lawrie i Rahera (1972) przedstawia tabela I. Podobną analizę przedstawili ostatnio Leach i in. (1977). Obrazuje ona reakcję *Percidae* kilkunastu różniących się pod względem trofii jezior europejskich i amerykańskich na wzmożoną eutrofizację (tab. II).

Tabela I

Reakcja zespołów ryb oligotroficznych jezior Ameryki Północnej i Europy na wzmożoną eutrofizację
(wg Colby'ego i in. 1972, zmienione)

Reaction of fish communities from oligotrophic lakes of North America and Europe to increased
eutrophication
(after Colby et al. 1972, modified)

Jezioro — Lake	Reakcja — Reaction
Bodensee	<p>lepszy wzrost <i>Coregoninae</i>, zwiększenie się stopnia zapasożycenia ryb, wzrost liczebności <i>Cyprinidae</i> i <i>Percidae</i>; zmniejszenie się znaczenia naturalnego rozrodu i liczebności <i>Coregoninae</i></p> <p>better growth of <i>Coregoninae</i>, greater infestation of fish, increase in the numbers of <i>Cyprinidae</i> and <i>Percidae</i>, lesser significance of natural reproduction and numbers of <i>Coregoninae</i></p>
Cayuga	<p>przerwanie naturalnego rozrodu <i>Salvelinus namaycush</i> Walbaum</p> <p>stopping the natural reproduction of <i>Salvelinus namaycush</i> Walbaum</p>
Erie	<p>zwiększenie się stopnia zapasożycenia ryb, dalsze obniżenie się liczebności drastycznie przelówionych <i>Salmoninae</i> i <i>Coregoninae</i> oraz <i>Acipenser flavescens</i> Rafinesque i <i>Stizostedion</i> spp.</p> <p>higher degree of fish infestation, further decrease in numbers of severely reduced by catches <i>Salmoninae</i> and <i>Coregoninae</i>, and also <i>Acipenser flavescens</i> Rafinesque and <i>Stizostedion</i> spp.</p>
Lèman	<p>zanik <i>Coregoninae</i> i <i>Salvelinus alpinus</i> L., wzrost liczebności <i>Cyprinidae</i> i <i>Percidae</i></p> <p>disappearance of <i>Coregoninae</i> and <i>Salvelinus alpinus</i> L., increase in the numbers of <i>Cyprinidae</i> and <i>Percidae</i></p>
Maggiore	<p>lepszy wzrost <i>Salmonidae</i>, wzrost liczebności <i>Cyprinidae</i></p> <p>better growth of <i>Salmonidae</i>, increase in the numbers of <i>Cyprinidae</i></p>
Neuchatel	<p>zmniejszenie się znaczenia naturalnego rozrodu <i>Coregoninae</i>, wzrost liczebności <i>Percidae</i> i <i>Cyprinidae</i></p> <p>lesser significance of natural reproduction of <i>Coregoninae</i>, increase in the numbers of <i>Percidae</i> and <i>Cyprinidae</i></p>
Ontario	<p>załamanie się populacji <i>Myxocephalus quadricornis</i> (Girard), niekorzystne zmiany w populacji <i>Coregonus clupeaformis</i> (Mitchill), wzrost liczebności <i>Perca flavescens</i> (Mitchill)</p> <p>non-occurrence of population <i>Myxocephalus quadricornis</i> (Girard), unfavourable changes in the population <i>Coregonus clupeaformis</i> (Mitchill), increase in the numbers of <i>Perca flavescens</i> (Mitchill)</p>
Schliersee	<p><i>Coregoninae</i> utrzymywane sztucznie — wzrost lepszy</p> <p>artificially maintained <i>Coregoninae</i> — better growth</p>
Superior	<p>degradacja jednego z dwóch podstawowych stad <i>Stizostedion viterum</i> (Mitchill)</p> <p>degradation of one of the two basic shoals of <i>Stizostedion viterum</i> (Mitchill)</p>
Zellersee	<p>przed rekultywacją before recultivation</p> <p>zanik dennych <i>Coregoninae</i>, dominacja <i>Cyprinidae</i></p> <p>disappearance of bottom <i>Coregoninae</i>, dominance of <i>Cyprinidae</i></p> <p>po rekultywacji after recultivation</p> <p>rozmród ponownie wprowadzonych <i>Coregoninae</i></p> <p>reproduction of re-introduced <i>Coregoninae</i></p>

Tabela II

Reakcja *Percidae* jezior Europy i Ameryki Północnej na wzmożoną eutrofizację (jeziora uszeregowano wg rosnącej trofii); wg Leacha i in. (1977, zmienione)

Reaction of *Percidae* of lakes in Europe and in North America to increased trophy (lakes are placed in the order of increasing trophy); after Leach et al. (1977, modified)

Jeziora Lakes	Wzrost Growth rate	Odżywianie się Food habits	Pasożyty i choroby Parasites and diseases	Rozród Spawning habits	Zmiany biomasy Biomass changes		Zmiany w zespole ryb Community changes	
					<i>Percidae</i>	cały zespół total fish	skład gatunkowy species composition	<i>Percidae</i> %
Balaton	—	+		○	—	+	+	—
Bay of Quinte	+	+		+	○	+	+	—
Constance, dolne lower					+	+	+	○
Saginaw Bay		+			—	+	+	—
Hjälmaren	+			○	+	+	+	+
Mälaren	+			+	+	+	+	+
Erie	+		+	+	+ — +	○	+	+ — +
Green Bay		+			—	+	+	—
Léman	+				+	+	+	+
Constance, górne upper	+	+	+	+	+	+	+	+
Jeziora Fińskie Finnish Lakes	+					+	+	
Oneida		+			○	○	+	○
Ontario					+	○	+	+
St. Clair	○				○	○	+	○
Lake of the Woods			+				+	+?

+ oznacza pozytywną reakcję lub zmianę w odżywianiu się, rozrodzie, rozprzestrzenianiu i składzie gatunkowym; — oznacza reakcję negatywną; ○ brak reakcji.

+ means positive response or changes in food habits, spawning habits, distribution, and species composition; — means negative response; ○ means no response.

Najwięcej wątpliwości co do tego, czy jest to przede wszystkim reakcja na wzrost trofii, budzi sygnalizowana poprawa wzrostu niektórych *Salmonidae*. Można założyć, że spowodowana ona została idącą za nim poprawą warunków pokarmowych, nie wykluczone jednak, iż jest to także, albo głównie, reakcja na osłabienie konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej w wyniku bardzo silnej i selektywnej eksploatacji.

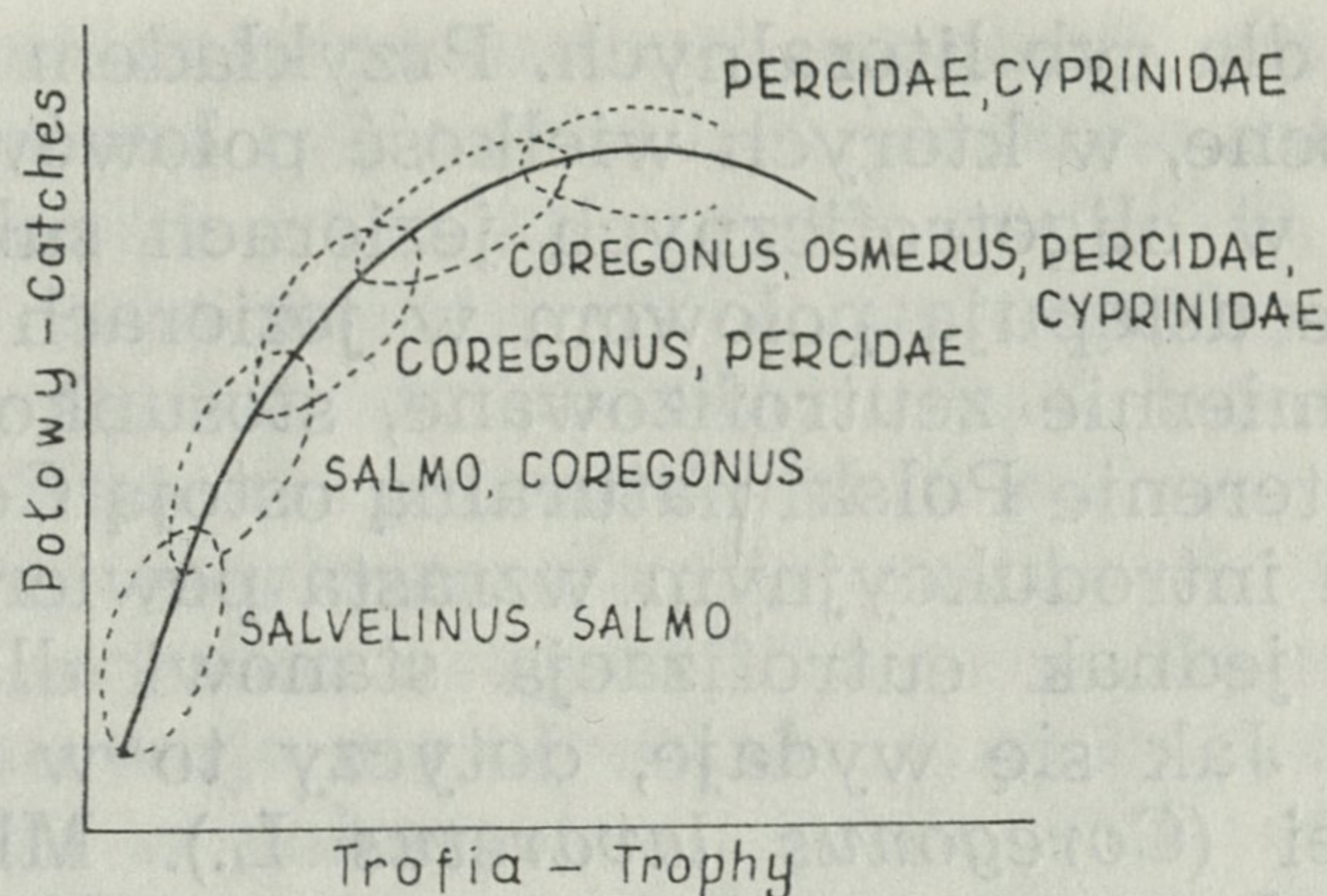
Relacje między zwiększającym się stopniem opanowania ryb przez pasożyty a eutrofizacją są bezsporne. Wzrost trofii wpływa niewątpliwie na wzrost zagęszczenia ryb, głównie gatunków litoralnych, a to z kolei sprzyja lepszemu rozprzestrzenieniu się form inwazyjnych. Rozwojowi pasożytów sprzyja ponadto wzrost powierzchni dna porośniętego przez makrofity. Ich obecność niejako automatycznie zwiększa liczebność ślimaków i ptaków, które są pośrednimi ogniwami w cyklach dużej części pasożytów ryb.

Wzrost żyzności spowodowany dopływem ze zlewni i zrzutami ścieków wpływa negatywnie na możliwości efektywnej reprodukcji dużej części gatunków uznawanych za typowe dla wód o słabo zaawansowanej trofii. Zakwity glonów, wzrost sedymentacji, zamulenie wody i dna i w konsekwencji pogorszenie się warunków tlenowych, a czasami drastyczne zmiany pH, doprowadzają do ograniczenia bądź likwidacji tarlisk i ginięcie ikry gatunków generatywnie litofilnych, stając się powodem zmian w strukturze zespołu ryb. Wraz ze wzrostem trofii może wzmóc się także zagrożenie ikry ze strony rozwijających się czasami bardzo silnie drapieżnych bezkręgowców i specjalizujących się w jej wyjadaniu ryb (przede wszystkim ciernik — *Gasterosteus aculeatus* L.).

Nie są to jedyne możliwe przyczyny powstawania zmian w strukturze zespołów ichtiofauny wód poddanych stresowi eutrofizacji. Związane ze wzrostem trofii pojawianie i pogłębianie się deficytów tlenowych w pelagialu może doprowadzić do odcięcia żerowisk ryb odżywiających się bentosem profundalnym. Warstwy odtlenionej wody stają się także niedostępne dla planktonofagów. Następuje gromadzenie się rozprzestrzenionych poprzednio gatunków i grup wiekowych w tych samych strefach wody. Wzmagają się napięcia wewnątrz- i międzygatunkowe, wzrasta efektywność działania drapieżców, rybacy przez jakiś czas notują na swym koncie bardziej udane połowy. W tej modelowej w pewnej mierze sytuacji efekty końcowe mogą zależeć już tylko od skali i natężenia zjawisk oraz zdolności adaptacyjnych gatunku.

Gwałtowne zwiększanie się trofii ubogich uprzednio zbiorników, będące jedną z przyczyn kształtowania się niekorzystnych warunków dla jednych gatunków ryb, staje się jednocześnie akceleratorem rozwoju gatunków o innych wymaganiach. W jeziorach półkuli północnej oznacza to ustępowanie gatunków z rodziny *Salmonidae* i dominację *Cyprinidae*, *Percidae*, *Osmeridae* i *Centrarchidae*.

Colby i in. (1972) przedstawili bardzo ogólną zależność między wielkością połowów i składem gatunkowym zespołu ryb a stopniem zaawansowania trofii mierzonym wskaźnikiem produktywności Rydera (1965) (rys. 1). Wyniki ich analizy, podobnie jak prac Patlasa (1960) i Rydera (1974), obrazują charakter zależności między wielkością odłowów, którą można uznać za wskaźnik wielkości biomasy ryb, a żyznością zbiorników.



Rys. 1. Ogólna zależność między wielkością połowów i składem gatunkowym zespołu ryb a trofią zbiornika (wg Colby'ego i in. 1972, zmienione)

General relation between the size of catches and the species composition of fish community and the trophy of the lake (after Colby et al. 1972, modified)

Wykreślona przez Colby i in. (1972) krzywa nie jest odbiciem statycznego układu, a obrazuje dynamiczny, choć oczywiście ograniczony charakterem misy i zlewni jeziora, ciąg sukcesyjny. Dowodem tego mogą być zmiany zachodzące w zespołach ryb niektórych jezior alpejskich i subalpejskich. W odróżnieniu od Wielkich Jezior Amerykańskich nie były one poddane tak intensywnej eksploatacji, stąd też zmiany te mogą być związane przede wszystkim ze wzrostem ich trofii. Jak podaje N ü m a n n (1972), wielkość połowów w Jeziorze Bodeńskim wzrosła od ok. 8 kg/ha przed 60 laty do 28 kg/ha w końcu lat sześćdziesiątych. *Coregoninae* tego jeziora, głównie *Coregonus wartmanni* Bloch., 50 lat temu stanowiły 75% masy ogólnych połowów. Jeszcze przed 20 laty sięgały 60%, w latach sześćdziesiątych udział ich spadł do 32%. *Salmoninae*, zawsze niezbyt liczne, stanowiły jednak dawniej około 4% masy połowów, teraz nie osiągają nawet 1%. W tym samym okresie udział połowów szczupaka (*Esox lucius* L.), sandacza (*Stizostedion lucioperca* (L.)) i okonia (*Perca fluviatilis* L.) wzrósł z 9% do 45% masy, podwoiły się ponadto połowy *Cyprinidae*.

Zdecydowana większość jezior leżących na terenie Polski w sposób naturalny zajęła w przedstawionym szeregu sukcesyjnym (rys. 1) miejsce niezbyt odległe od wierzchołka obrazującej go krzywej. Jeziora te zostały zdominowane przez zespół *Cyprinidae*—*Percidae*, ryb o typie rozwoju i wymaganiach odpowiadających istniejącym w nich warunkom. Zespół ten, choć często już uboższy o cenne gospodarczo gatunki, rozwija się dobrze nawet w płytkich, silnie politroficznych zbiornikach, w których często dochodzi do masowych zakwitów glonów oraz letnich i zimowych deficytów tlenu. Oznacza to, że eutrofizacja jezior przebiegająca z natężeniem nie przełamującym ich naturalnej linii rozwojowej, tj. nie prowadząca do saprotrofii, na razie nie zagraża egzystencji większości gatunków wchodzących w skład tego zespołu. Przeciwnie, w niektórych zbiornikach mezotroficznych wzrost żyzności, choćby przez idący za tym intensywniejszy rozwój makrofitów, może stwarzać lepsze warunki do rozrodu i bytowania większej liczby tych ryb. Wydaje się jednak, że większość naszych jezior mezotroficznych zbliża się lub już osiągnęła poziom eutrofizacji, po którego przekroczeniu dalszy wzrost trofii nie będzie pociągał za sobą wzrostu ogólnej biomasy ryb (rys. 1). W takich jeziorach istnieją jeszcze wystarczająco dobre warunki do egzystencji silnych populacji gatunków pelagicznych (*Coregoninae*), jak i już

wystarczająco dobre dla ryb litoralnych. Przykładem takiego jeziora mogą być Mamry Północne, w których wielkość połowów ryb łososiowatych dorównuje połowom w oligotroficznych jeziorach subalpejskich, a połowy karpowatych nie ustępują połowom w jeziorach eutroficznych (tab. III). Takie właśnie, miernie zeutrofizowane, stosunkowo duże i głębokie jeziora są jeszcze na terenie Polski naturalną ostoją *Coregoninae*. Wprawdzie dzięki zabiegom introdukcyjnym wzrasta powierzchnia wód, w których występują, to jednak eutrofizacja stanowi dla tych ryb bardzo poważne zagrożenie. Jak się wydaje, dotyczy to w największej mierze wszystkich form siei (*Coregonus lavaretus* L.). Mimo wzrostu liczby zbiorników, w których ten gatunek występuje, i lepszych efektów eksploatacyjnych, jezior z sieją autochtoniczną jest w Polsce coraz mniej. Przyczyną takiego stanu rzeczy jest najczęściej brak możliwości efektywnego rozrodu, który dałby podstawę do systematycznego uzupełniania stada.

Tabela III

Połowy dominujących ryb litoralnych (*Cyprinidae*) i pelagicznych (*Salmonidae*) w jeziorach o różnej trofi

Catches of dominant littoral fish (*Cyprinidae*) and pelagic fish (*Salmonidae*) in lakes of a different trophy

Jezioro Lake	Trofia Trophy	Połowy Catches kg/ha		Udział (%) <i>Salmo- nidae</i> w ogólnych połowach — Contri- bution (%) of <i>Salmo- nidae</i> to total catches
		<i>Cyprinidae</i>	<i>Salmonidae</i>	
Brienersee*	ultra-oligotrofia ultraoligotrophy	0,1	7,5	96,0
Thunersee*	oligotrofia oligotrophy	0,2	15,0	89,0
Maggiore**	oligotrofia oligotrophy	2,2	4,7	28,0
Bielensee*	oligo/mezotrofia oligo/mesotrophy	12,7	13,1	43,0
Bodensee***	oligo/mezotrofia oligo/mesotrophy	4,2	6,5	32,0
Mamry Płn.**** North	mezotrofia mesotrophy	17,2	7,4	19,4
Tałtowisko ****	mezotrofia/eutrofia mesotrophy/eutrophy	25,6	1,3	3,2
Beldany****	eutrofia eutrophy	17,0	1,0	3,5
Jagodne****	eutrofia eutrophy	22,2	0,5	1,3
Niegocin****	eutrofia eutrophy	16,8	0,1	0,4
Śniardwy****	eutrofia eutrophy	18,5	0,2	0,8

* Colby i in. (et al.) (1972). ** Grimaldi (1972). *** Nümann (1972). **** Dane Państwowych Gospodarstw Rybackich — Data of State Fishing Farms.

Przykładem zanikania naturalnej populacji siei i przebudowy struktury dominacji zespołu ryb może być poddane silnej eutrofizacji jezioro Gorzyń. Jak podaje Iwaszkiewicz (1976), w latach 1933—1938 sieja stanowiła w nim średnio 20% wyławianej masy ryb. W latach 1956—1971, mimo stałego dorybiania, udział ten nie sięgał nawet 3%. W roku 1956 wsiedlono do jeziora Gorzyń sielawę (*Coregonus albula* L.), jako gatunek, który powinien choćby częściowo wypełnić nisze pokarmowe powstałe w wyniku ustępowania siei. Mimo wprowadzenia sielawy w jeziorze obserwuje się wyraźny rozwój płoci (*Rutilus rutilus* L.). Udział tego gatunku w połowach w latach 1933—1938 wynosił ok. 35%, a w latach 1956—1971 przekroczył 67% ogólnej masy łowionych ryb.

Zagrożona jest także sielawa. Zanikanie jej autochtonicznych populacji obserwowano już w szeregu jezior. Wiele wskazuje, że proces ten zachodzi obecnie, np. w szybko eutrofizującym się jeziorze Niegocin, w którym katastrofalnie niska od szeregu lat efektywność połowów sielawy idzie w parze z tendencją do wzrostu efektywności połowów płoci. Udział sielawy w połowach w latach 1961—1968 sięgał 15%, w latach 1971—1976 wynosił zaledwie 0,4%. Sieja w tym zbiorniku już w latach sześćdziesiątych stanowiła znikomy ułamek procenta masy łowionych ryb¹.

Sądzić można, że przy tym tempie eutrofizacji zanikanie naturalnych populacji *Coregoninae* w jeziorach Polski będzie obejmować coraz to nowe zbiorniki. Trudno tu bezpośrednio wykorzystywać wnioski płynące z sytuacji ryb łososiowatych w tak odmiennych, choć także gwałtownie eutrofizujących się jeziorach północnoamerykańskich czy subalpejskich. Warto jednak zacytować (wg Zawiszy 1977) zdanie szeregu autorów, że najcenniejsze gatunki jeziorowych *Salmonidae* Kanady przestaną istnieć w ciągu najbliższych 30 lat.

Piśmiennictwo

- Christie W. J. 1972 — Lake Ontario: effects of exploitation, introductions, and eutrophication on the salmonid community — J. Fish. Res. Bd Can. 29: 913—929.
- Colby P. J., Spangler G. R., Hurley D. A., McCombie A. M. 1972 — Effects of eutrophication on salmonid communities in oligotrophic lakes — J. Fish. Res. Bd Can. 29: 975—983.
- Grimaldi E. 1972 — Lago Maggiore: effects of exploitation and introductions on the salmonid populations — J. Fish. Res. Bd Can. 29: 777—785.
- Hartman W. L. 1972 — Lake Erie: effects of exploitation, introductions, and eutrophication on the salmonid community — J. Fish. Res. Bd Can. 29: 899—912.
- Iwaszkiewicz M. 1976 — Wpływ eutrofizacji wód otwartych na ichtiofaunę (W: Materiały z konferencji „Nawożenie a eutrofizacja wód”) — Towarzystwo Naukowe Organizacji i Kierowania, Zielona Góra, 142—163.
- Lawrie A. H., Rahe J. F. 1972 — Lake Superior: effects of exploitation and introductions on the salmonid community — J. Fish. Res. Bd Can. 29: 765—776.
- Leach J. H., Johnson M. G., Kelso J. R. M., Hartmann J., Nümann W., Entz B. 1977 — Responses of percid fishes and their habitats to eutrophication — J. Fish. Res. Bd Can. 34: 1964—1971.

¹ Dane Państwowego Gospodarstwa Rybackiego w Giżycku.

- Nümann W. 1972 — The Bodensee: effects of exploitation and eutrophication on the salmonid community — *J. Fish. Res. Bd Can.* 29: 833—847.
- Patalas K. 1960 — Punktowa ocena pierwotnej produktywności jezior okolic Węgorzewa — *Roczn. Nauk roln. B*, 77: 299—325.
- Ryder R. A. 1965 — A method for estimating the potential fish production of north-temperate lakes — *Trans. Am. Fish. Soc.* 94: 214—218.
- Ryder R. A. 1974 — The morphoedaphic index, a fish yield estimator — review and evaluation — *J. Fish. Res. Bd Can.* 31: 663—688.
- Zawisza J. 1977 — Rozwój i ochrona gospodarki rybackiej a skutki wynikające z eutrofizacji wód (W: Materiały z sesji naukowej „Ochrona i kształtowanie środowiska ze szczególnym uwzględnieniem gospodarki zasobami wodnymi na tle planu gospodarczego rozwoju makroregionu północno-wschodniego”) — Suwałki, 346—375.

Summary

Papers by different authors have been used to compare examples of reaction of fish communities which seem to be the result of eutrophication of oligotrophic lakes in Northern America and in Europe (Table I). The mechanisms and causes of such reactions as, e.g., better growth of some *Salmonidae*, higher infestation of fish by parasites, lesser ability for effective reproduction of species considered as typical for waters of a very low trophy, are discussed. Thus, possibilities of changes due to the increase of trophy are taken into consideration, namely the stratification pattern of fish communities, intra- and inter-specific relations of fish communities, efficiency of the influence of predators.

The described by Colby et al. (1972) general relation between the size of catches and the species composition of a fish community and the degree of trophy, is presented (Fig. 1). Evidence is given that the curve illustrating this relation does not reflect the static system, but illustrates the dynamic, succesional sequence which is of course limited by the character of lake bed and drainage basin. The position of Polish lakes, where meso- and eutrophic water bodies dominate in the successional sequence presented is discussed. These lakes are dominated by *Cyprinidae*—*Percidae*. This community, although frequently less abundant in species, develops well even in shallow, highly polytrophic lakes. This shows that eutrophication of lakes of an intensity which does not disturb their natural development, i.e., does not lead to saprotrophy, is not yet dangerous for the existence of the majority of that community. To the contrary, in some mesotrophic lakes higher fertility, and thus more intense development of macrophytes, may provide better conditions for reproduction and existence for the majority of these fishes. However, it seems that already now the majority of Polish mesotrophic lakes either approaches or has attained the eutrophication level, which when surpassed would mean that further increase in trophy would not result in an increase of the total biomass of fishes (Table III).

The situation of *Coregoninae* in Polish lakes is discussed stressing that despite the introductions the lake area in which they occur increases, but the number of lakes with autochthonous populations of these fish is smaller. This is usually caused by the fact that reproduction conditions in lakes become worse as the trophy increases.