

Z. Maciej GliwiczZakład Hydrobiologii
Instytutu Zoologii
Uniwersytetu Warszawskiego,
ul. Nowy Świat 67
00-046 Warszawa**Eutrofizacja jezior tatrzańskich —
— użyźnienie czy zarybienie?****Eutrophication of Tatra lakes —
— fertilization or fish introduction?**

1. Wstęp

Mało kto dzisiaj pamięta o tym, że polska hydrobiologia stawiała swe pierwsze kroki na terenie Tatr. Były to kroki krakowskich profesorów Maksymiliana Siły-Nowickiego, Antoniego Wierzejskiego i Józefa Rostafińskiego skierowane ku Dolinie Pięciu Stawów Polskich, ku Czarnemu nad Rybim Jeziorem, ku Stawom Gąsienicowym, gdzie już w końcu lat siedemdziesiątych ubiegłego wieku wspinali się w towarzystwie znakomych przewodników tatrzańskich dźwigających siatki planktonowe i mikroskopy. Florystyczne notatki Rostafińskiego i faunistyczne rozprawy Wierzejskiego (1882, 1883) przyciągnęły do jezior tatrzańskich następną generację hydrobiologów, dzięki czemu powstała unikatowa w skali Polski dokumentacja faunistyczna (Minkiewicz 1912, 1914, 1917, Lityński 1913, Gajl 1926), florystyczna (Gutwiński 1909), a nieco później również morfometryczna (Śliwerski 1934) i hydrochemiczna (Olszewski 1939, 1948). Dokumentacja ta, sięgająca lat osiemdziesiątych ubiegłego stulecia, uzupełniona materiałami z lat czterdziestych (Olszewski niepubl.), sześćdziesiątych (Gliwicz 1963, 1967, Woźniczka 1965) i osiemdziesiątych (Gliwicz 1980a, 1981, Gliwicz i Rowan 1984), stwarza zupełnie wyjątkowe możliwości analizy zmian, jakie na przestrzeni ostatniego stulecia mogły nastąpić w jeziorach tatrzańskich. Nie ma tego typu dokumentacji dla żadnego innego jeziora typu alpejskiego (powyżej górnej granicy lasu) z żadnego innego masywu górskiego na kuli ziemskiej.

Mało kto zdaje sobie też dziś sprawę z tego, jak rozległą problematykę i jakże fascynujące problemy oferują jeziora tatrzańskie współczesnemu ekologowi i limnologowi. Nasze publikacje poruszające niektóre z tych problemów ukazują się w rozproszeniu daleko poza granicami kraju i w małym stopniu docierają do rąk polskiego czytelnika. Dlatego też uznałem za stosowne przedstawić poniżej te zagadnienia, które eksponują się w jeziorach tatrzańskich znacznie lepiej niż gdzie indziej ze względu na ich specyficzne cechy morfologiczne, troficzne i klimatyczne oraz dość niezwykłą historię ich stosunków z cywilizacją.

2. Charakterystyczne cechy jezior tatrzańskich

Pomimo niewielkiego obszaru (808 km²), trzystakroć mniejszego od obszaru Alp, Tatry mają olbrzymią liczbę większych i mniejszych stałych

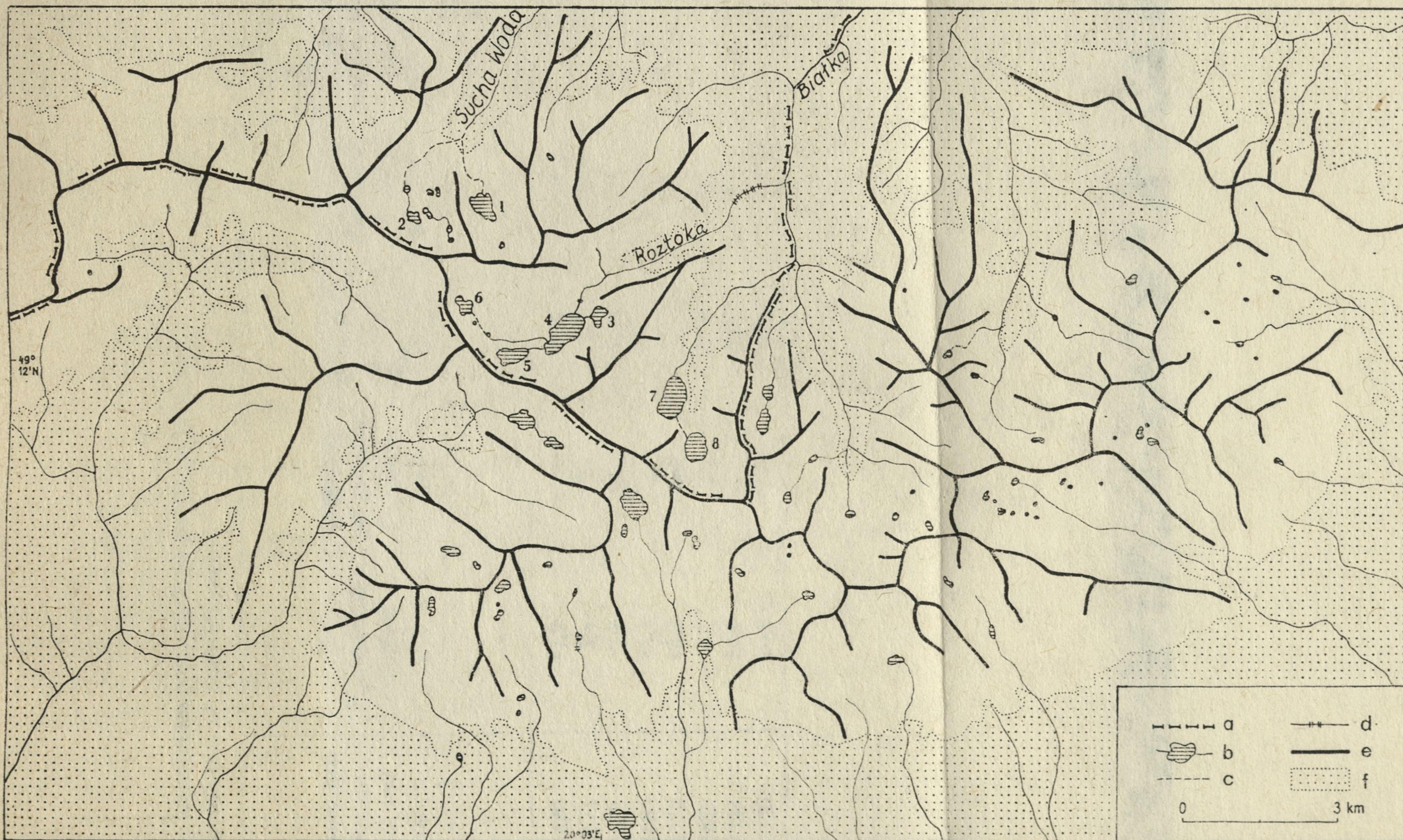
zbiorników wodnych, z góralska zwanych potocznie stawami. Ich łączna powierzchnia przekracza 280 ha, z czego ponad połowa przypada na obszar objęty granicami Polski. Koncentrują się one na terenie Tatr Wysokich wzdłuż głównego, granitowego grzbietu od Przełęczy Liliowe do Przełęczy pod Kopą. Nie biorąc pod uwagę okresowo wysychających młak, naliczyć ich można ponad 100, z czego więcej niż połowa ma charakter alpejski, tzn. położona jest powyżej górnej granicy lasu — 1550 m npm (rys. 1). W tej liczbie dwadzieścia zbiorników jest „prawdziwymi” jeziorami o powierzchni powyżej 3 ha i głębokości maksymalnej przekraczającej 10 m. Osiem z nich położonych jest w granicach polskiej części Tatr (tab. I). Wśród tych ostatnich znajdują się trzy największe i najgłębsze jeziora tatrzańskie: Morskie Oko (34,9 ha, 51 m), Wielki Staw w Dolinie Pięciu Stawów Polskich (34,4 ha, 79,3 m) oraz Czarny Staw nad Morskim Okiem (20,6 ha, 76,4 m). Największym i najgłębszym jeziorem po stronie słowackiej jest Wielki Staw Hińczowy (17,9 ha, 53 m).

Wszystkie jeziora tatrzańskie położone powyżej górnej granicy lasu są pochodzenia lodowcowego. Wody większości z nich wypełniają misy cyrków lodowcowych wyłobionych w granitowym spongu Tatr Wysokich (np. Czarny Staw nad Morskim Okiem), niektóre powstały za zaporami moren czołowych (np. Zielony Staw Gąsienicowy). Utworzyły się one u progu holocenu — 10000—13000 lat temu, gdy w fazie klimatycznej dryasu na wysokościach powyżej 1700 m npm zanikały lodowce tatrzańskie (Kondracki 1984), lub może nawet u schyłku pleistocenu — ponad 15000 lat temu, jeśli słuszne jest przypuszczenie Wicika (1984), iż w ostatnim glacie w Tatrach nie było już lodowców, a przedholocenska warstwa osadów dennych powstawała już w istniejących jeziorach, o czym świadczą m. in. szczątki wioślarek znalezione w tej warstwie przez Szeroczyńską (1984).

Z uwagi na cyrkowy charakter mis jeziornych większość jezior tatrzańskich ma specyficzne cechy morfometryczne, nie spotykane w innych jeziorach polskich. Ich linia brzegowa jest mało rozwinięta, a głębokość względna (relatywna w stosunku do powierzchni) bardzo duża. Wyjątkowo duża głębokość średnia (aż w pięciu jeziorach po stronie polskiej przekraczająca 20 m) wiąże się z charakterystycznie parabolicznym kształtem krzywej batygraficznej (rys. 2).

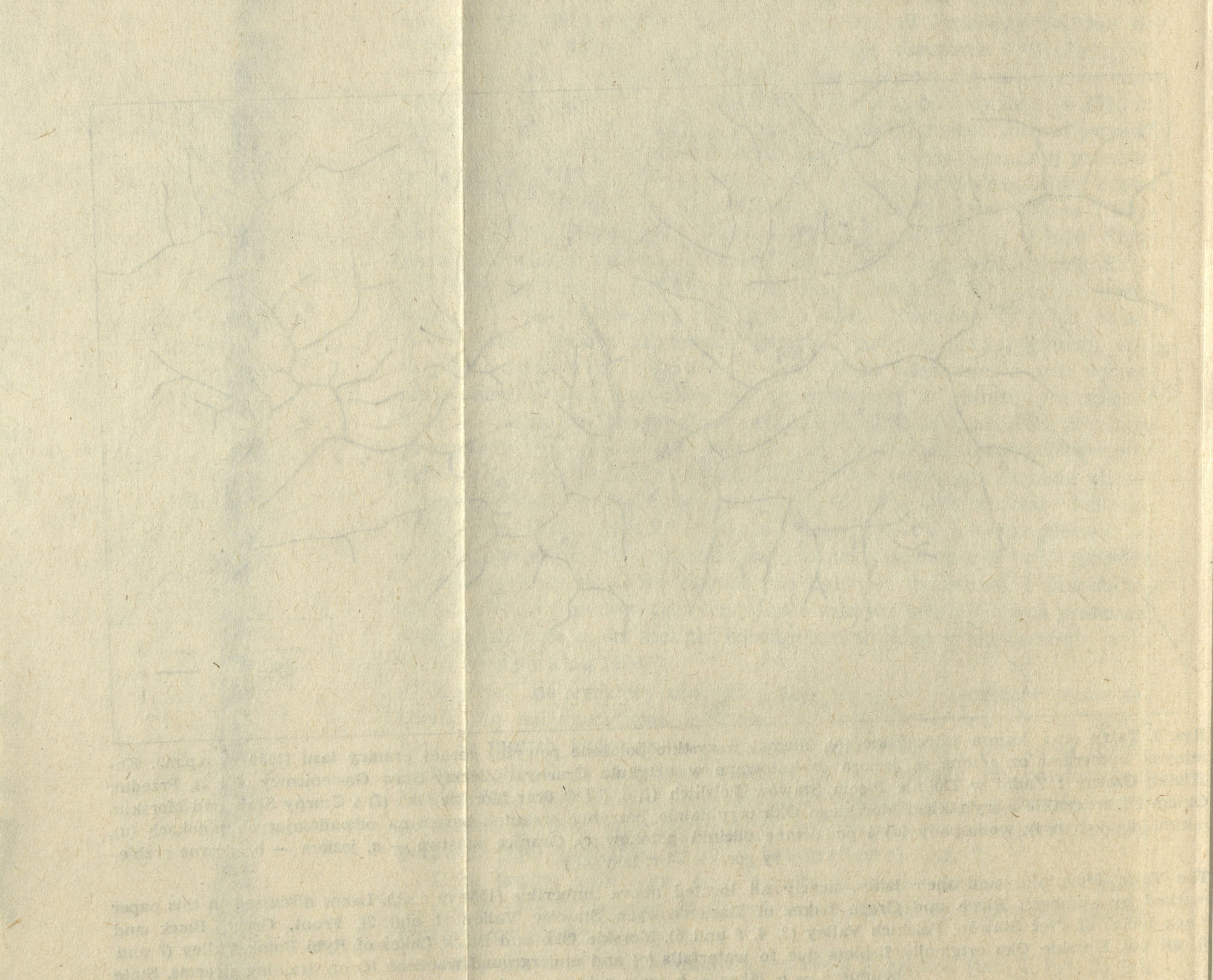
Brak ławicy brzegowej oraz granitowe, skalno-kamieniste pobraże dające w efekcie typowy litolitoral uniemożliwia występowanie jakichkolwiek roślin naczyniowych.

Osady jeziorne mają zdumiewająco małą miąższość (tab. I, rys. 2) jak na jeziora o kilkunastotysięcznoletniej historii. Wynosi ona wg Więckowskiego (1984) od 1 (np. Zadni Staw w Dolinie Pięciu Stawów Polskich) do 3 m (Przedni Staw w Dolinie Pięciu Stawów Polskich), przy czym jedynie górna warstwa osadów o miąższości do 1,5 m ma charakter typowego, bezwęglanowego osadu autochtonicznego (brunatna gytia glo-



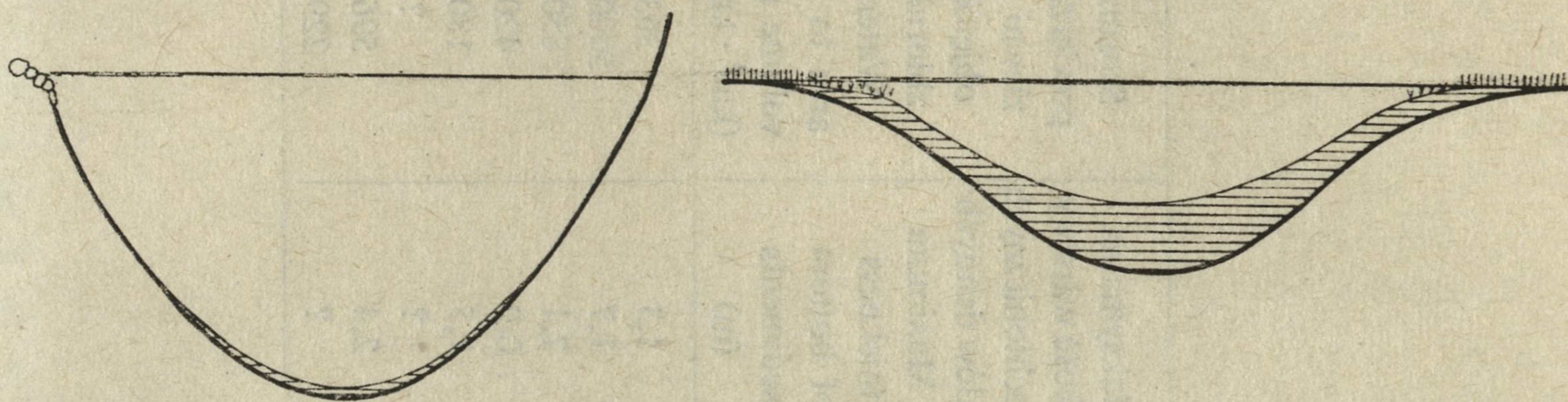
Rys. 1. Tatry oraz jeziora tatrzańskie (b), niemal wszystkie położone powyżej górnej granicy lasu (1550 m n.p.m.). Kolejnymi numerami oznaczone są jeziora dyskutowane w artykule Czarny i Zielony Staw Gąsienicowy (1 i 2), Przedni, Wielki, Czarny i Zadni w Dolinie Pięciu Stawów Polskich (3, 4, 5 i 6) oraz Morskie Oko (7) i Czarny Staw nad Morskim Okiem (8), wszystkie z wyjątkiem Morskiego Oka oryginalnie bezrybne wskutek barier na odwadniających potokach (d), jakimi dla ryb były wodospady (d) i podziemne odcinki potoków (c). Granice państwa — a, jeziora — b, główne grzbie-ty górskie — e, lasy — f

The Tatra Mountains and their lakes, nearly all located above timberline (1550 m a.s.l.). Lakes discussed in this paper marked by numbers: Black and Green Lakes of Gąsienicowych Stawów Valley (1 and 2), Front, Great, Black and Black Lakes of Pięć Stawów Polskich Valley (3, 4, 5 and 6), Morskie Oko and Black Lakes of Rybi Potok Valley (7 and 8), all but Morskie Oko originally fishless due to waterfalls (d) and underground fractions (c) on draining streams. State boundary — a, lakes — b, main ridges — e, forests — f



Tab. I. Cechy morfologiczne ośmiu największych jezior tatrzańskich położonych po stronie polskiej Tatr
Morphometric characteristics of eight largest lakes in Polish part of Tatra Mountains

Dolina Valley	Jezioro Lake	Wysokość nad poziomem morza (m) Elevation (m a.s.l.)	Powierzchnia Surface (ha)	Głębokość maksymalna Maximum depth (m)	Głębokość średnia Mean depth (m)	Pojemność Volume (m ³ · 10 ⁶)	Maksymalna grubość warstwy autochtonicznych osadów dennych Maximum thickness of bottom sediments (m)	Stosunek powierzchni zlewni do objętości zbiornika Watershed area to lake volume ratio (km ² · km ⁻³)
Stawów Gąsienicowych	Czarny Staw	1620	17,9	51,0	21,1	4,0	1,3	363
	Zielony Staw	1672	3,8	15,1	6,8	0,3	1,7	5000
Pięciu Stawów Polskich	Przedni Staw	1668	7,7	34,6	14,6	1,1	2,1	850
	Wielki Staw	1665	34,4	79,3	37,7	13,0	0,9	420
	Czarny Staw	1722	12,7	50,4	22,2	2,8	1,5	180
	Zadni Staw	1889	6,5	31,6	14,2	0,9	?	?
Rybiego Potoku	Morskie Oko	1393	34,9	50,8	28,4	9,9	2,4	596
	Czarny Staw	1580	20,6	76,4	37,6	7,8	?	229



Rys. 2. Porównanie cech morfometrycznych typowego jeziora tatrzańskiego (po lewej) i typowego jeziora niżowego (po prawej), obu pochodzenia lodowcowego z tego samego mniej więcej okresu (proporcje skali pionowej i poziomej 10:1). Na uwagę zasługuje brak roślinności naczyniowej w mało wykształconej strefie brzegowej (litolitoral) i niewielka grubość warstwy osadów dennych w jeziorze tatrzańskim

Morphometric differences between a typical Tatra lake (left) and a typical lowland lake (right), both of approximately the same age (vertical and horizontal scales as 10:1). Note lack of macrophytes in underdeveloped shore belt (litholittoral) and thinness of bottom sediments

nowo-detrytusowa) ze znaczną domieszką allochtonicznych materiałów organicznych (makroszcątki mchów i igliwia kosodrzewiny) i mineralnych (ziarna piasku i okruchy skalne). Zalegająca pod nią starsza warstwa osadów ilastych lub ilasto-piaszczystych ma charakter mineralny i zawiera nieliczne tylko szczątki organiczne. Powierzchniowa warstwa osadów dennych charakteryzuje się wysoką zawartością materii organicznej, na którą składają się m. in. bogate ilościowo i zróżnicowane gatunkowo zespoły okrzemek dennych (Gliwicz mat. niepubl.) o liczbie gatunków przekraczającej 100 (Wasylik 1965) oraz bogata w gatunki mejofauna (np. wg Prejs 1977 liczba gatunków nicieni sięga 10 przy wysokich wartościach wskaźnika Shanona przekraczających 2 we wszystkich 5 badanych pod tym kątem jeziorach). Makrofauna denna jest znacznie uboższa i zdominowana zdecydowanie przez larwy jednego gatunku *Chironomidae* — *Heterotrissoclaudius marcidus* (Walk.) (Gliwicz 1963, Dawidowicz i Gliwicz 1983). Choć gatunkowo jest ona znacznie bogatsza w płytszych strefach dna, gdzie spod cienkiej warstwy osadów sterczą liczne głazy i kamienie, na których zarówno Minkiewicz (1914), jak też Kownacki i Kownacka (1965) obserwowali przedstawicieli stułbi (*Hydra rubra* Lewes), wirków (*Planaria alpina* Dana), ślimaków (*Ancylus fluviatilis* Mull.), małży (*Pisidium obtusale* C. Pfr.), jętek, widelnic, chruścików oraz *Chironomidae*. Mała miąższość osadów dennych wiąże się z niewielką produktywnością jezior tatrzańskich wynikającą z ich ultraoligotroficznego charakteru i specyficznych warunków klimatycznych.

Ultraoligotrofia jezior tatrzańskich położonych powyżej górnej granicy lasu objawia się w rekordowych dla polskich wód śródlądo-

wych odczytach widzialności krążka Secchiego przekraczającej 20 m (Woźniczka 1965, Gliwicz mat. niepubl.), niewielką zawartością azotanów i minimalną zawartością fosforu fosforanowego (nawet zimą poniżej $2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) w powierzchniowych wodach jeziornych (Stangenberg 1937, Bombówna 1965, Gliwicz mat. niepubl.) i odwadniających je potokach (Oleksynowa i Komornicki 1965), lekko kwaśnym odczynie wody (pH 6,4—6,8) oraz w całkowitym braku przydennych deficytów tlenowych w czasie stagnacji letniej (Olszewski 1939, 1948, Gliwicz 1967, 1981). Jedną z najbardziej charakterystycznych cech jezior tatrzańskich są przydenne deficyty tlenowe w warstwach wody wypełniających najgłębsze miejsca w misach jeziornych w okresie długotrwałej stagnacji zimowej. Mechanizm odtleniania się tej warstwy może wg Olszewskiego (1948) być związany ze stromizną stoków misy jeziornej, po których odtleniona i nasycona dyfundującymi z osadów rozpuszczalnymi substancjami mineralnymi i organicznymi, a więc gęstsza woda przydenne „ześlizguje” się ku głęboczkowi, który ulega w czasie zimy stopniowemu wypełnieniu wodą z mniejszą zawartością tlenu i dużą zawartością substancji organicznych, które powodują dalsze zużycie tlenu. Ten oryginalny stan najgłębszych warstw jeziora został przez Olszewskiego (1948) nazwany *mikromeroeutrofią*.

O skrajnym ubóstwie wód jeziornych w sole mineralne współdecydują dość małe powierzchnie mało żyznych zlewni jeziornych w stosunku do objętości jezior. Stosunek ten dla większości jezior tatrzańskich nie przekracza $500 \text{ km}^2 \cdot \text{km}^{-3}$ (tab. I), gdy w jeziorach niżowych z reguły przekracza on wartość 1000, a często nawet wartość $10000 \text{ km}^2 \cdot \text{km}^{-3}$.

O niskiej produktywności jezior decydują nie tylko ubóstwo soli mineralnych i specyficzna morfometria (duża głębokość średnia), ale również ekstremalne warunki termiczne związane z surowym klimatem panującym powyżej górnej granicy lasu, szczególnie w głębokich, zacienionych od bezpośredniego światła słonecznego, kotłach skalnych. Większość jezior odmarza dopiero pod koniec maja i zamarza ponownie w październiku, co pozostawia zaledwie 4 lub 5 miesięcy na krótkotrwałe, ale całkowite krążenie mas wodnych w początkach czerwca i końcu września (holomiksja, dymiksja) oraz na niespełna trzymiesięczny okres stagnacji letniej, w czasie którego temperatury hypolimnionu pozostają nieznacznie tylko wyższe od 4°C , a temperatury dość płytkiej warstwy epilimnetycznej nigdy nie przekraczają 12°C .

Jeziora tatrzańskie położone powyżej górnej granicy lasu odwadniane są poprzez potoki spadające kaskadami z wysokich progów skalnych (np. wszystkie jeziora w Dolinie Pięciu Stawów Polskich) lub też podziemne potoki przeciskające się poprzez rumowiska skalne (np. wszystkie jeziora położone w Dolinie Stawów Gąsienicowych odwadniane przez potok Suchej Wody). Wodospady i podziemne odcinki potoków stanowiły zawsze nieprzebyte zaporę dla ryb, toteż jeziora tatrzańskie nigdy nie

miały swej własnej ichtiofauny. Spośród 8 większych jezior położonych w polskiej części Tatr (tab. I) tylko Morskie Oko jako jedyne jezioro położone w pobliżu górnej granicy lasu i nie posiadające tej naturalnej bariery miało zawsze swą własną populację pstrąga potokowego (*Salmo trutta m. fario* L.) opisywanego już w 1804 r. przez Stanisława Staszica. Bez przeszkód odwiedzane też było przez lipienia (*Thymallus thymallus* (L.)) oraz troć wędrowną (*Salmo trutta m. trutta* L.), docierającą tu odwadniającym strumieniem o wiele mówiącej nazwie Rybiego Potoku.

3. Zmiany epilimnetycznych i hypolimnetycznych wskaźników stanu trofii

Zmiany stanu trofii głębokiego jeziora ulegającego stratyfikacji termicznej objawiają się różnorako. Symptomy eutrofizacji widoczne być mogą w powierzchniowych warstwach wód jako zwiększona masa fitoplanktonu wyrażona miarą bezpośrednią, np. ilością chlorofilu na jednostkę objętości wody, miarą pośrednią, np. przezroczystością wody (widzialnością krążka Secchiego), która jest konsekwencją obfitości fitoplanktonu lub koncentracją fosforu i azotu mineralnego, która jest przyczyną obfitości fitoplanktonu. Na tych trzech właściwościach opierają się trzy podstawowe wskaźniki stanu trofii Carlsona (1977). Symptomy eutrofizacji widoczne być mogą również w głębinowych warstwach wody jako wzrost tempa zużycia tlenu w hypolimnionie jeziornym, który wyrazić można w tzw. hypolimnetycznych deficytach tlenowych Alsterberga (1929) lub lepiej względnych powierzchniowych deficytach hypolimnetycznych Stroma w modyfikacji Hutchinsona (1957), czy też odczytach w bardziej prowizoryczny sposób z krzywych tlenowych w czasie zaawansowanej stagnacji letniej albo zimowej.

Wskaźniki epi- i hypolimnetyczne mają komplementarny charakter. Zgodnie z naszą sugestią (Gliwicz i in. 1980, Gliwicz i Kowalczewski 1981) nie można jednoznacznie określić tempa eutrofizacji jeziora ani też stwierdzić, czy zachodzi eutrofizacja bez łącznej informacji o epilimnetycznych i hypolimnetycznych wskaźnikach statusu troficznego. Komplementarność wskaźników polega na tym, że wzrost żyzności i produktywności jeziora nie musi objawiać się jednocześnie w epi- i hypolimnionie. Znane są dobrze również takie przypadki, gdy epilimnetycznym objawom eutrofizacji nie towarzyszą hypolimnetyczne, jak też i takie, gdy w epilimnionie nie obserwuje się żadnych zmian kierunkowych, a jednocześnie wyraźne są zmiany statusu troficznego w hypolimnionie w postaci narastających deficytów. O tym, w której warstwie jeziora symptomy eutrofizacji są łatwiej uchwytnie, decyduje m.in. ostrość metalimnetycznego gradientu termicznego oddzielającego te warstwy od siebie (Gliwicz 1979a, 1979b), od niej bowiem zależy czas rezydencji jednostki fosforu czy azotu w prześwietlonej części warstwy epilimnetycznej i — w konsekwencji — zarówno intensywność i długotrwałość zakwitów fitoplanktonu w warstwach powierzchniowych, jak też tempo opadania masy organicznej i, co za tym idzie, tempo zużywania tlenu w warstwach głębinowych (Gliwicz

1980b). Z punktu widzenia praktyki ochrony wód zarówno epilimnetyczne, jak też hypolimnetyczne objawy eutrofizacji są w równym stopniu niekorzystne.

Epilimnetyczne i hypolimnetyczne wskaźniki statusu troficznego jeziora mają nieco odmienny charakter również z innego punktu widzenia. O ile wskaźniki oparte na obfitości fitoplanktonu, zarówno bezpośrednio (np. chlorofil), jak też pośrednio (np. widzialność krążka Secchiego), są wskaźnikami stanów chwilowych (wartości zmieniać się mogą z tygodnia na tydzień, a nawet z dnia na dzień), o tyle wskaźnik oparty na natlenieniu wód hypolimnionu jest wskaźnikiem kumulatywnym, odzwierciedlającym sumę procesów produkcji pierwotnej i związaną z ich natężeniem intensywność dekompozycji w ciągu długiego okresu stagnacji letniej lub zimowej. Dlatego też ten ostatni jest mniej zawodną miarą statusu troficznego jako mniej uzależniony od chwilowych, niekiedy bardzo kapryśnych warunków klimatycznych nie odciskających ponadto tak silnego piętna na procesach zachodzących w głębszych warstwach jeziora, jakie odciskają na procesach zachodzących w warstwach powierzchniowych. Z tych samych względów mniej zawodnym wskaźnikiem statusu troficznego epilimnionu jest widzialność krążka Secchiego niż chlorofil, oczywiście jedynie w głębokich jeziorach stratyfikowanych o wodach bez zawiesiny cząstek nieorganicznych. Jako wskaźnik pośredni ma on bardziej kumulatywny charakter, ponieważ odzwierciedla obfitość całego materiału organicznego, a nie tylko obfitość fotosyntetycznie aktywnej frakcji, która jest najbardziej w czasie zmienna.

Czułość wskaźników statusu troficznego ulega dość drastycznym zmianom od oligotroficznego do eutroficznego (hypertroficznego) krańca spektrum stanu trofii. Z dwóch co najmniej względów jest ona największa na krańcu oligotroficznym. Po pierwsze, ta sama siła odkształcająca (np. dopływ fosforu ze zlewni) jest proporcjonalnie wielokrotnie większa w stosunku do jeziora oligotroficznego niż w stosunku do jeziora eutroficznego z uwagi na znacznie mniejszą pulę zasobów (np. fosforu). Ta sama porcja fosforu z zewnątrz zwiększy oczywiście żyzność jeziora o tę samą liczbę jednostek w obu przypadkach, lecz o ile w jeziorze eutroficznym ten przyrost może być niezauważalny (np. ze 100 kg fosforu rozpuszczonego robi się 101 kg), to ten sam przyrost żyzności w jeziorze oligotroficznym okazać się może drastyczny (np. z 1 kg fosforu rozpuszczonego robią się 2 kg). Po drugie, większość wskaźników stanu trofii ma charakter logarytmiczny. Na przykład o rzeczywistych zmianach trofii znacznie lepiej informuje logarytmicznie przekształcony odczyt widzialności krążka Secchiego (wskaźnik stanu trofii Carlsona 1977) niż bezpośrednia wartość pomiaru widzialności. Zwiększenie wartości wskaźnika Carlsona o 2 jednostki będzie oznaczało zwiększenie trofii w podobnym stopniu bez względu na to, czy wskaźnik ten wzrośnie od 25 do 27, czy też od 58 do 60. Jednak o ile w pierwszym przypadku będzie to równoznaczne z łatwym do spostrzeżenia spadkiem widzialności krążka Secchiego o 1 m (od 11 do 10 m), to w drugim będzie to równoznaczne ze spadkiem widzialności zaledwie o 10 cm (od 1,1 do 1,0 m).

Powyższe uwagi skłaniają do stwierdzenia, że zmiany statusu troficznego ultraoligotroficznym jezior tatrzańskich powinny być łatwe do zaobserwowania, jeśli tylko miały one ostatnio miejsce.

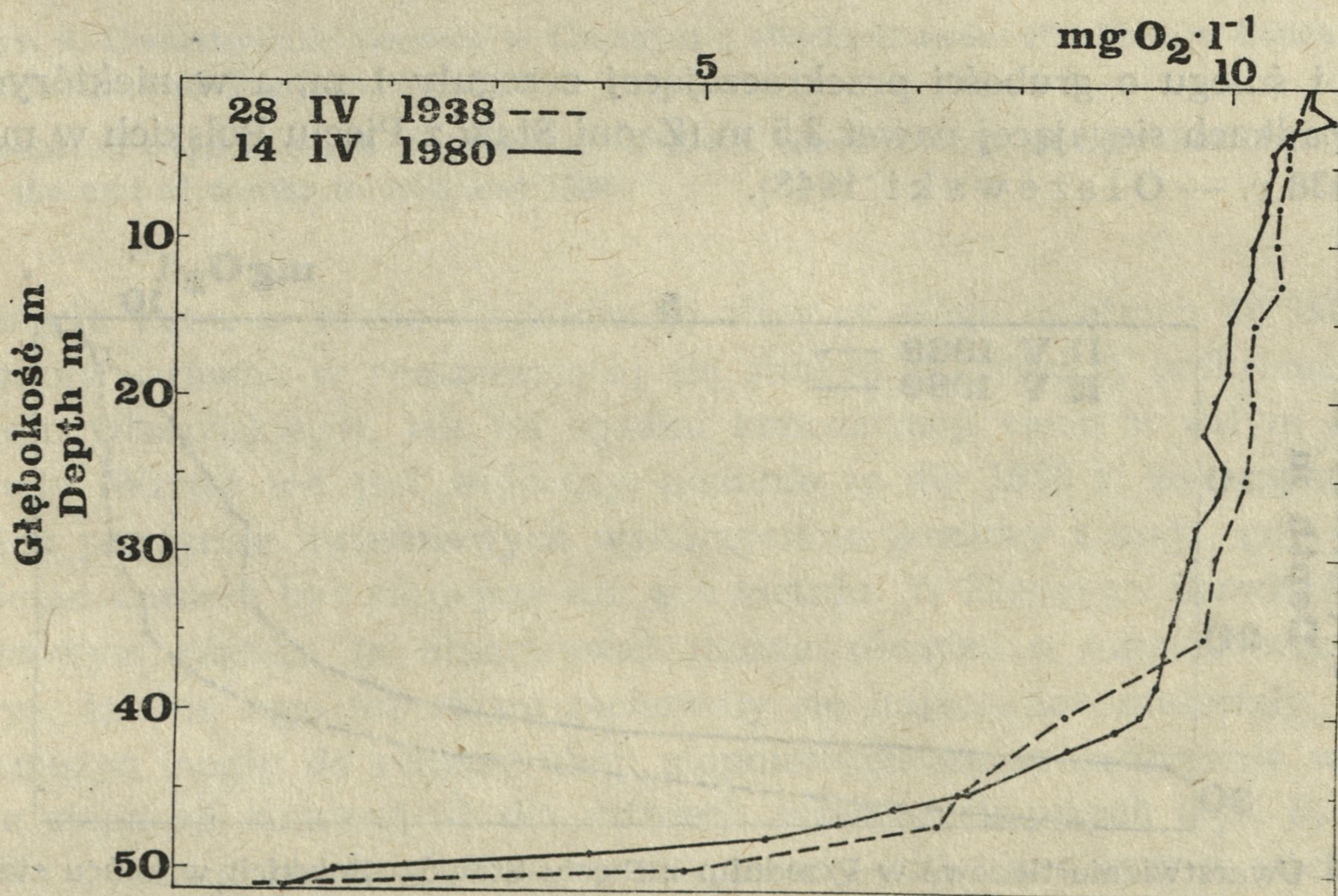
Tab. II. Przezroczystość wody w ośmiu największych jeziorach tatrzańskich po stronie polskiej Tatr w ciągu ostatniego stulecia (1881-1983) wyrażona głębokością zasięgu widzialności krążka Secchiego (m)
 Secchi disc readings in eight largest lakes in Polish part of Tatra Mountains (m) over last one hundred years (1881-1983)

Dolina Valley	Jezioro Lake	Lipiec-sierpień July-August								Maj May	Listopad November
		1881	1909	1932	1962	1964	1973	1980	1983	1983	1983
Stawów	Czarny Staw			13,3	11,0		9,5	11,0	9,0	15,0	
Gąsienicowych	Zielony Staw			9,3	7,5		4,5	6,0	6,0	9,5	
Pięciu	Przedni Staw		13,0	12,8	13,0	13,5	12,0	10,0		10,0	
Stawów Polskich	Wielki Staw		13,0	13,2	17,0	23,0	17,0	18,0		18,0	
	Czarny Staw		12,0	12,1	15,0	18,0	16,0	14,0		16,0	
	Zadni Staw		10,0	10,2	12,0	12,5	10,5	12,0		24,0	
Rybiego Potoku	Morskie Oko	18,0	14,0	12,1			12,5		12,0	11,0	14,0
	Czarny Staw	18,0	17,5	12,5			19,0		13,0	21,0	26,0
Źródła bibliograficzne* Source of data*		1	2	3	4	5	6	6	7	7	7

* 1 – Wierzejski (1882), 2 – Sawicki wg (after) Nyka (1954, 1956), 3 – Szaflarski (1936), 4 – Gliwicz (1967), 5 – Woźniczka (1965), 6 – Gliwicz (niepubl.-unpubl.), 7 – Dawidowicz, Gliwicz i (and) Pijanowska (niepubl. -unpubl.)

Przezroczystość wody wyrażona widzialnością krążka Secchiego była w jeziorach tatrzańskich mierzona od stu lat, niestety z niewielką częstotliwością, nie zawsze w okresie stratyfikacji letniej, i z reguły tylko jednorazowo w sezonie. Nie należy się temu dziwić, bowiem nawet ten najprostszy z wszelkich pomiarów limnologicznych parametrów wymaga łodzi, którą niełatwo przetransportować na stawy tatrzańskie. Ze względu na swój „chwilowy” charakter zgromadzone (w tabeli II) letnie odczyty widzialności krążka Secchiego wydają się wielce przypadkowe i trudno w ich sekwencji dopatrzeć się jakiegokolwiek tendencji. Przypadkowość ta spowodować mogła, że w różnych latach odczyty robione były w różnej fazie letniego rozwoju fitoplanktonu. Wydaje się, że jedynie w Zielonym Stawie Gąsienicowym i — w mniejszym stopniu — w Przednim Stawie z Pięciu Stawów Polskich mówić można o pewnej redukcji widzialności krążka w ostatnim dziesięcioleciu. Na uwagę zasługuje to, że oba jeziora należą do najpłytszych i najmniejszych oraz oba charakteryzują się najwyższymi wartościami stosunku powierzchni zlewni do objętości swych wód (tab. I). Pod oboma względami rekordzistą jest Zielony Staw, w którym też wszystkie odczyty widzialności krążka są mniejsze niż w innych jeziorach.

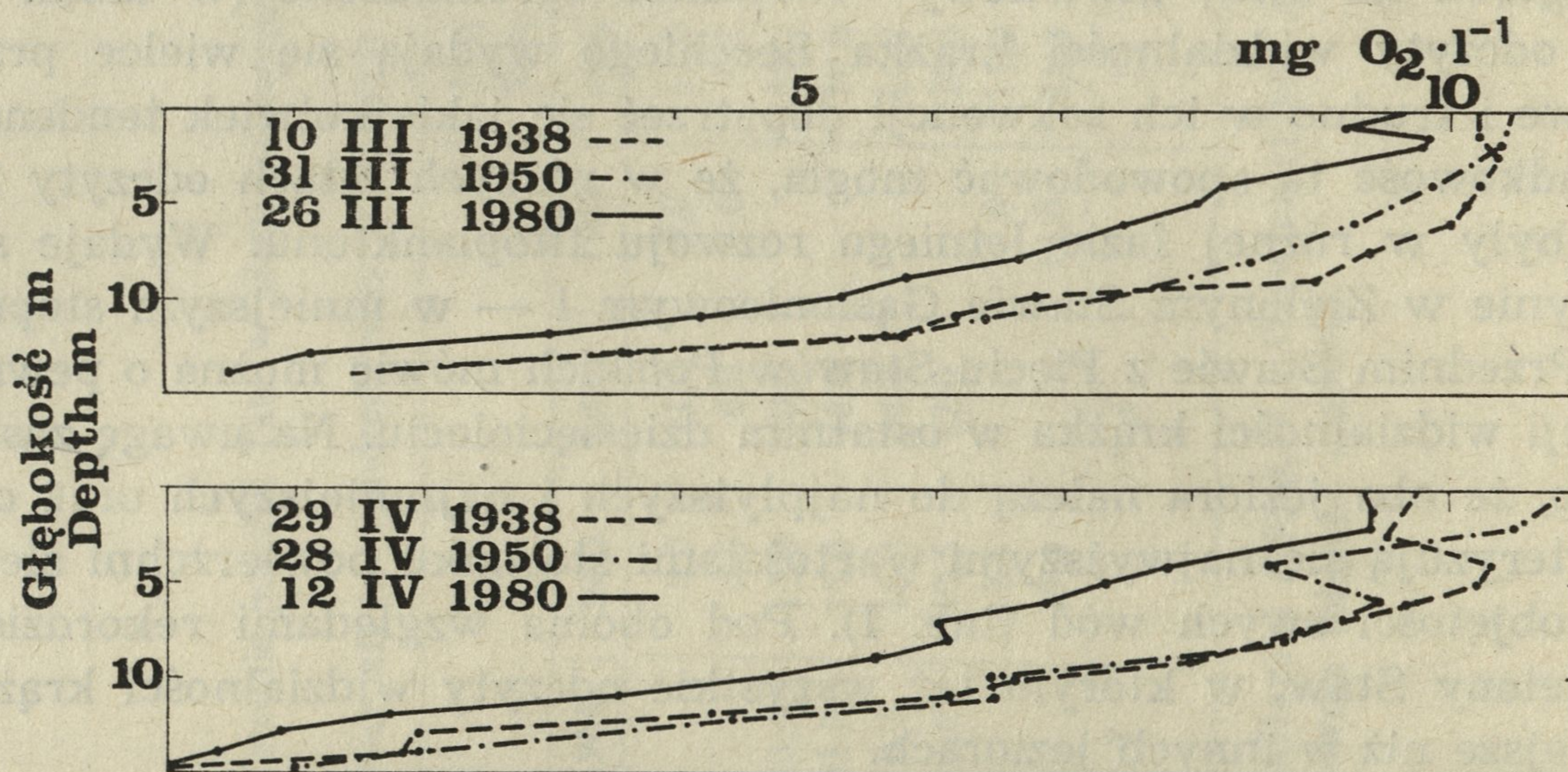
Tempo zużycia tlenu w hypolimnionie jest w jeziorach ultraoligotroficznym niewielkie z uwagi na niskie wartości produkcji pierwotnej w mało żyznych wodach warstwy eufotycznej. Latem wymy-



Rys. 3. Uwarstwienie tlenowe w Czarnym Stawie Gąsienicowym w końcu stagnacji zimowej w latach 1938 i 1980

Dissolved oxygen depth distribution in Black Lake in Gąsienicowych Stawów Valley at the end of winter in 1938 and 1980

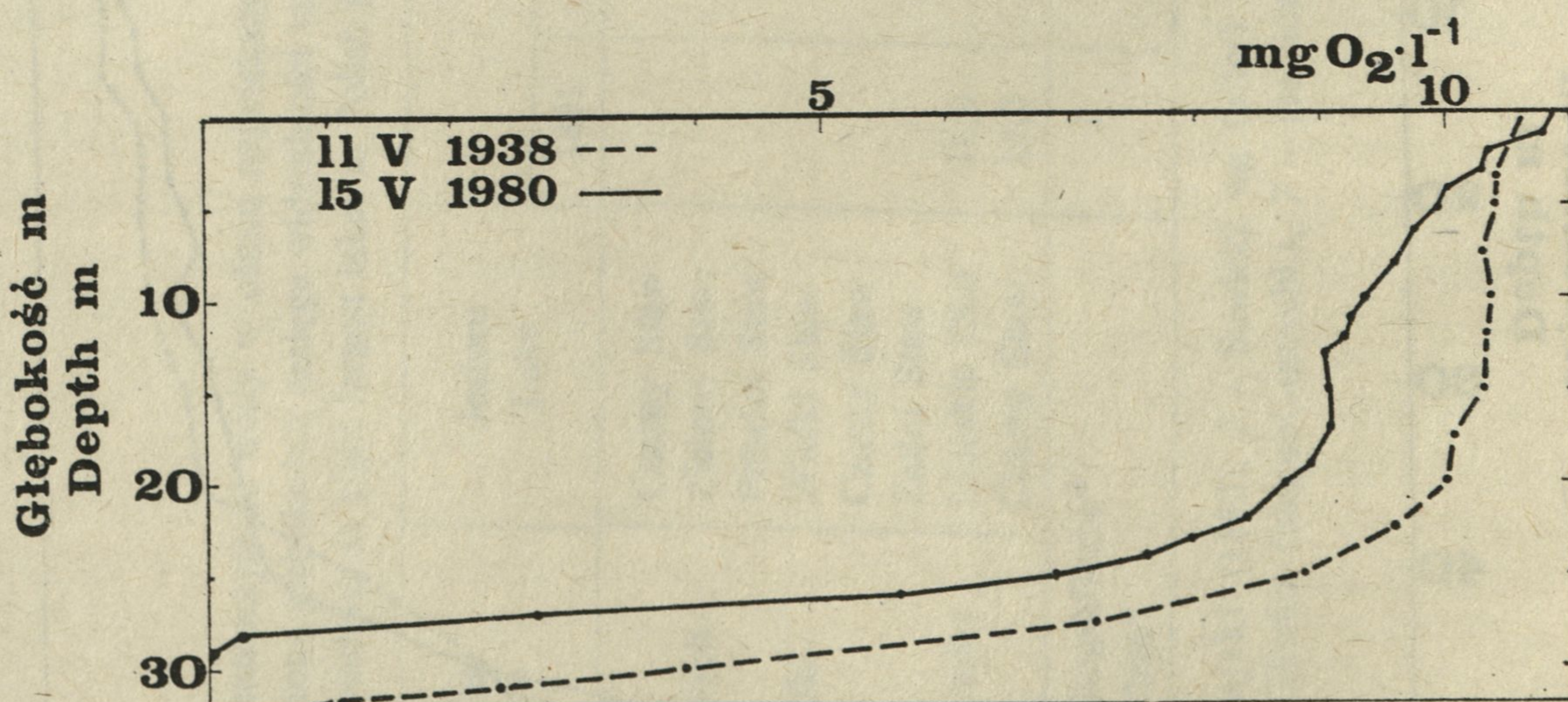
ka się ono w praktyce możliwości pomiaru ze względu na krótki okres stratyfikacji letniej oraz daleki zasięg warstwy eufotycznej w głąb hypolimnionu, w którym równolegle do dekompozycyjnych procesów zużycia tlenu zachodzą stale procesy produkcji tlenu związane z fotosyntezą. Tempo zużycia tlenu łatwiej zmierzyć w okresie stagnacji zimowej, gdy jeziora tatrzańskie pozostają przez okres do 8 miesięcy pod warstwą



Rys. 4. Uwarstwienie tlenowe w Zielonym Stawie Gąsienicowym w końcu (kwiecień) i w środku (marzec) stagnacji zimowej w latach 1938, 1950 i 1980

Dissolved oxygen depth distribution in Green Lake in Gąsienicowych Stawów Valley at the end (April) and in the middle (March) of winter in 1938, 1950 and 1980

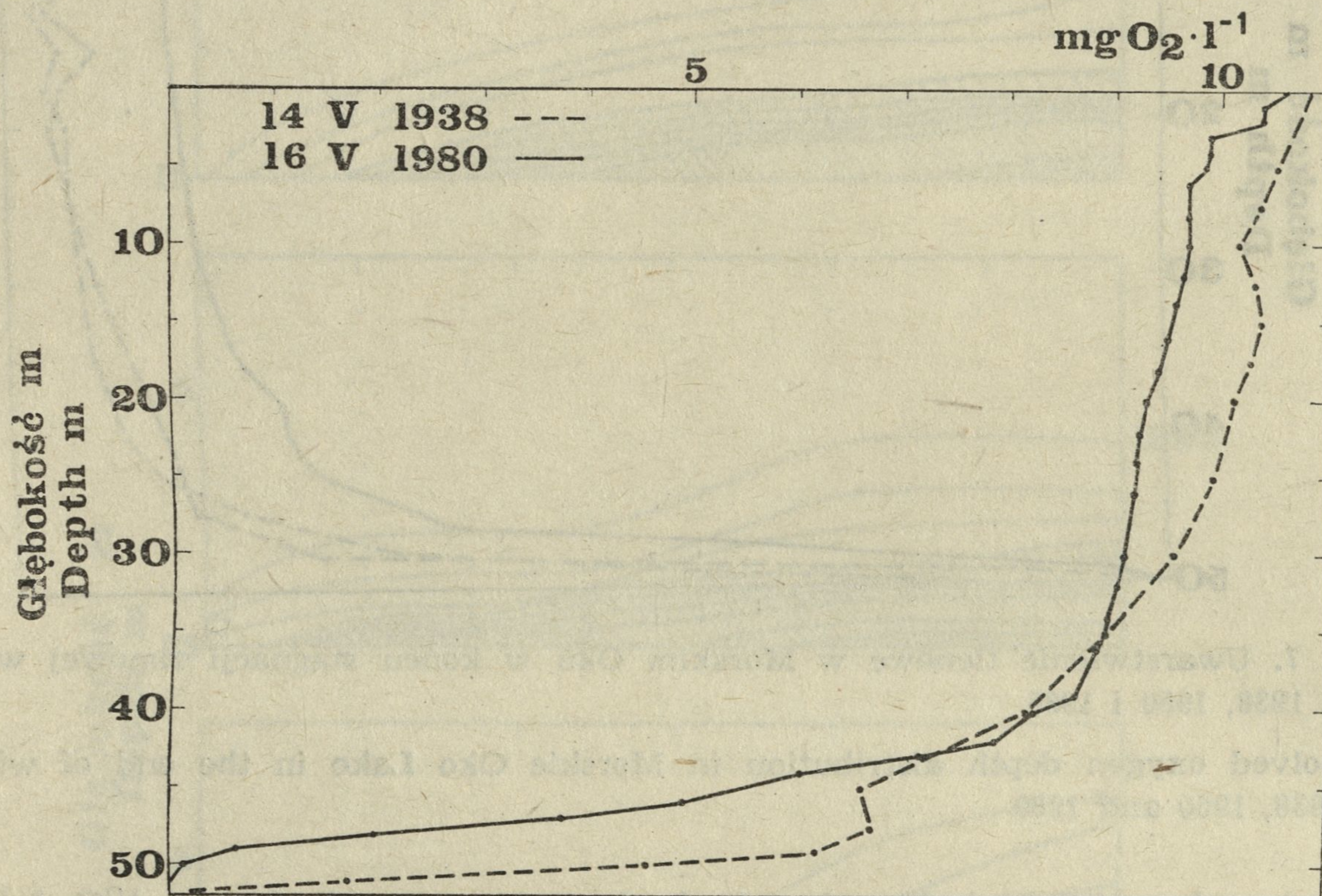
lodu i śniegu o grubości przekraczającej z reguły 1 m, a w niektórych przypadkach sięgającej nawet 3,5 m (Zadni Staw z Pięciu Polskich w maju 1938 r. — Olszewski 1948).



Rys. 5. Uwarstwienie tlenowe w Przednim z Pięciu Stawów Polskich w końcu stagnacji zimowej w latach 1938 i 1980, a więc 20 lat przed i 20 lat po uruchomieniu schroniska PTTK nad brzegami tego stawu

Dissolved oxygen depth distribution in Front Lake in Pięć Stawów Polskich Valley at the end of winter in 1938 and in 1980, i.e. 20 years before and 20 years after the Tourist Hostel was opened at the bank of the lake

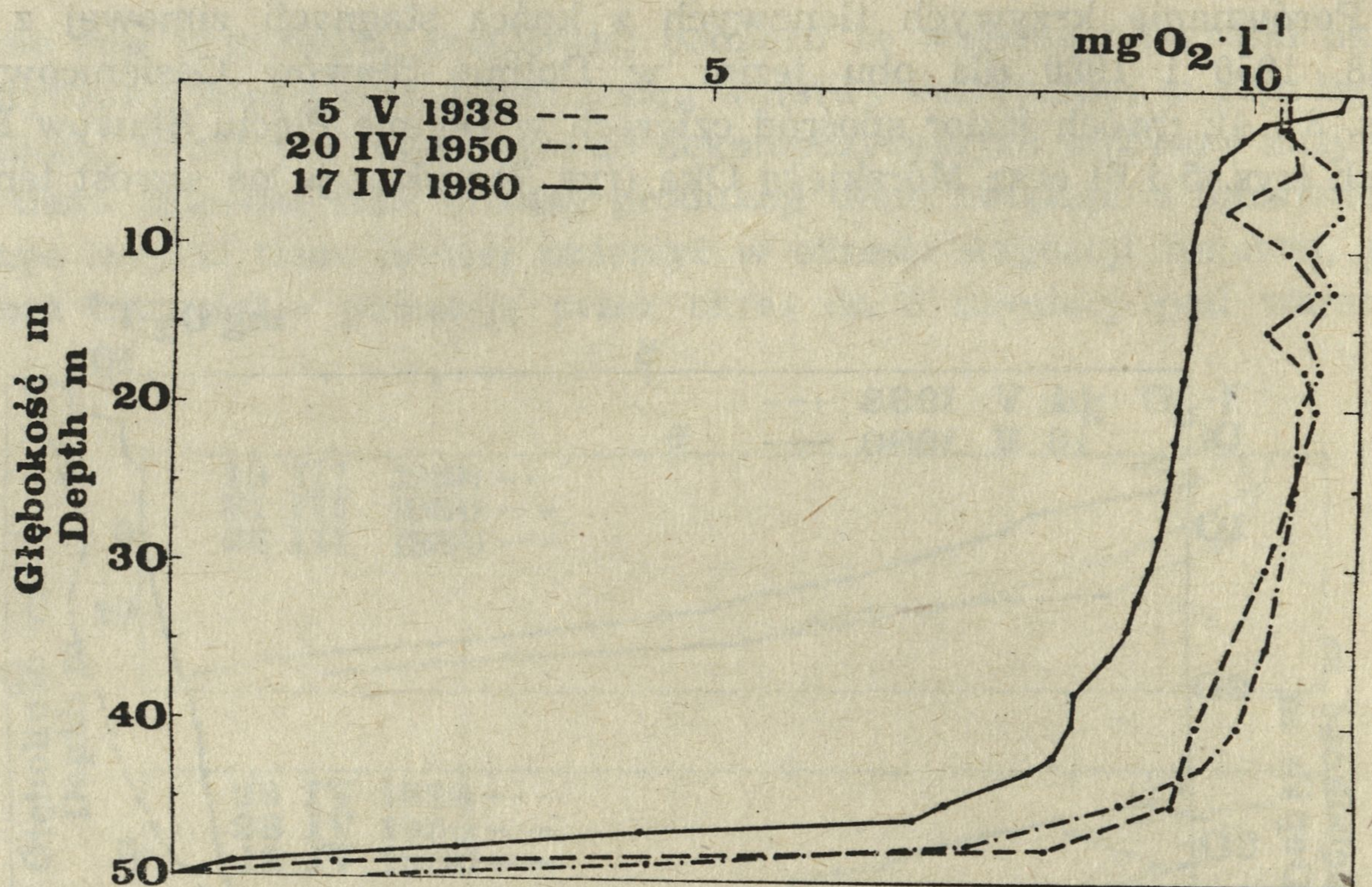
Porównanie krzywych tlenowych z końca stagnacji zimowej z lat 1938, 1950 i 1980 dla obu jezior w Dolinie Stawów Gąsienicowych (rys. 3 i 4); dwóch jezior spośród czterech w Dolinie Pięciu Stawów Polskich (rys. 5 i 6) oraz Morskiego Oka (rys. 7) wskazuje na wzrost tempa



Rys. 6. Uwarstwienie tlenowe w Czarnym z Pięciu Stawów Polskich w końcu stagnacji zimowej w latach 1938 i 1980

Dissolved oxygen depth distribution in Black Lake in Pięć Stawów Polskich Valley at the end of winter in 1938 and 1980

zużycia tlenu w czasie długotrwałej zimy w ciągu ostatnich 40 lat, widoczny zarówno w rozszerzającej się anoksji przydennej (mikromeroeutrofii Olszewskiego), jak też spadku koncentracji tlenu w całym słupie wody. Wzrost ten jest widoczny, pomimo że dla 1938 r. ze względu na brak pomiarów kwietniowych wykorzystano pomiary z maja, gdy odtlenienie musiało być silniejsze niż w kwietniu. W Zielonym Stawie Gąsienicowym różnice te obserwować można również o miesiąc wcześniej (rys. 4). Dla tego też stawu zachowały się najbogatsze materiały, które posłużyć mogły do rekonstrukcji stopniowych zmian natlenienia w czasie stagnacji zimowej aż dla czterech sezonów zimowych (rys. 8). Wynika z nich jasno, że głębsze warstwy wody odtleniane były w większym stopniu w latach 1962 i 1980 niż w latach 1938 i 1950. Zestawienie to pozwala też stwierdzić, że okres od połowy kwietnia do połowy maja jest dobrym okresem dla takich porównań, podczas gdy okres nieco późniejszy jest gorszy z uwagi na możliwość wzrostu koncentracji tlenu w

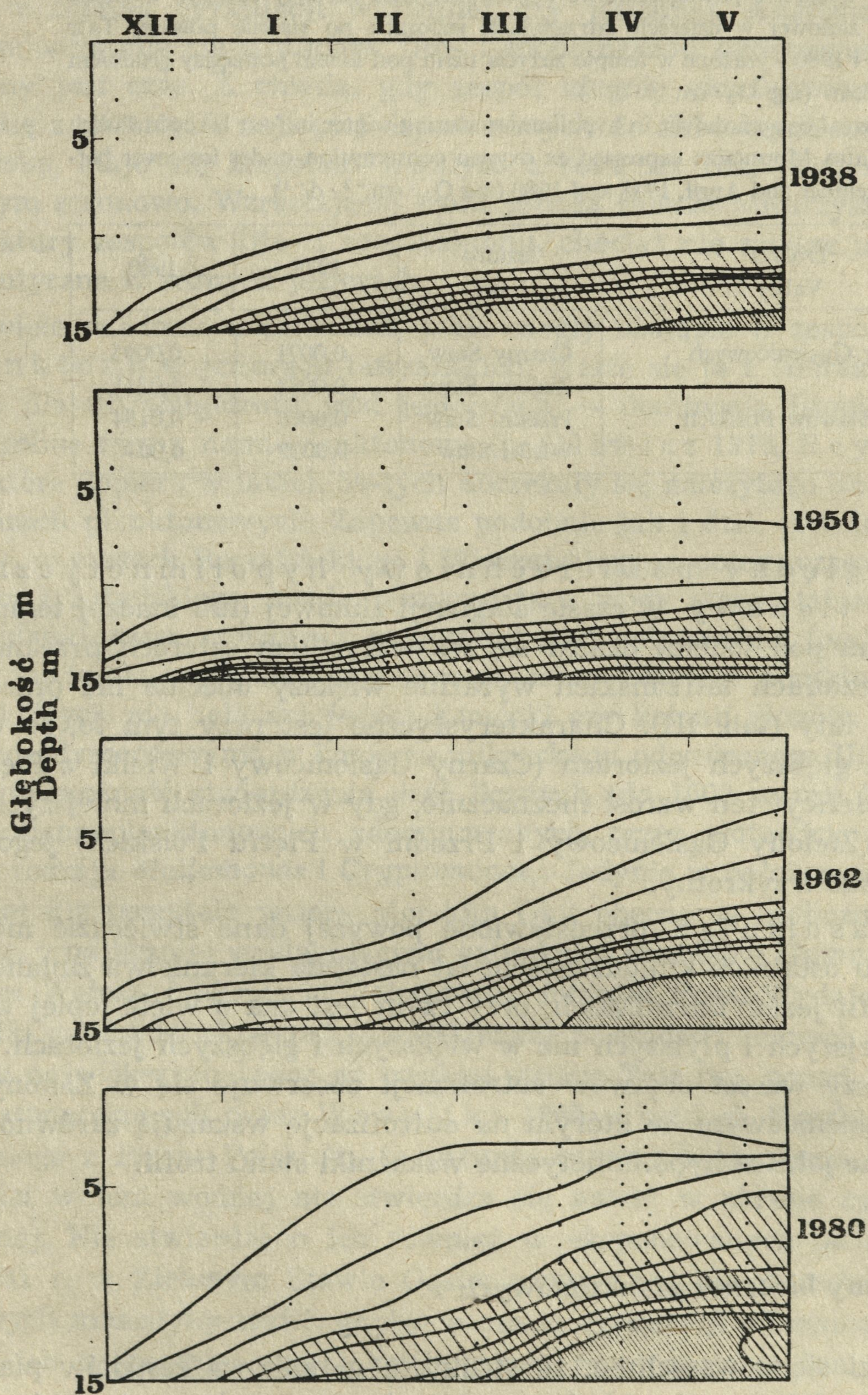


Rys. 7. Uwarstwienie tlenowe w Morskim Oku w końcu stagnacji zimowej w latach 1938, 1950 i 1980

Dissolved oxygen depth distribution in Morskie Oko Lake in the end of winter in 1938, 1950 and 1980

warstwach najgłębszych wskutek dopływu ogrzanych do ok. 4°C dobrze natlenionych wód roztopowych, co miało miejsce w 1980 r. (rys. 8).

Porównanie natlenienia wód jeziornych w końcu stagnacji zimowej stwarza co prawda możliwość stwierdzenia zmian w tempie zużycia tlenu, nie umożliwia jednak oceny ilościowej tej zmiany. Ocenę ilościową najlepiej oprzeć na pomiarze rzeczywistego zużycia tlenu w całym hypolimnionie jeziornym wyrażonego liczbą mg O₂ zużytych średnio pod jednostką powierzchni w jednostce czasu. Wartość ta zwana przez Hutchinsona (1957) względnym powierzchniowym deficytem tlenowym hypolimnionu wyliczona jest poprzez porównanie całkowitej zawartości tlenu w całej masie wód jeziornych (suma iloczynów średniej koncentracji tlenu dla danej warstwy i jej objętości dla wszystkich warstw hypolimnionu) w dwóch punktach czasowych, np. w końcu cyrkulacji wiosennej i w końcu stagnacji letniej, i odniesiona do jednostki powierzchni jeziora poprzez podzielenie uzyskanej różnicy w całkowitej zawartości tlenu przez powierzchnię jeziora. Analogicznie wyliczono ją dla czterech spośród ośmiu większych jezior tatrzańskich w polskiej części Tatr dla okresu stagnacji zimowej od grudnia do kwietnia (tab. III). Brano pod uwagę całą masę wodną, ale ponieważ koncentracja tlenu w warstwach powierzchniowych nie ulegała w tym okresie zmianom (p. np. rys. 8), otrzymano w rzeczywistości tempo zużycia tlenu w warstwach głębszych będących odpowiednikiem warstw hypolimnionu.



Rys. 8. Stopniowe zużywanie tlenu pod lodem w Zielonym Stawie Gąsienicowym w latach 1938, 1950, 1962 i 1980. Izooksygeny co 1 mg O₂·l⁻¹, pole najciemniejsze — poniżej 1 mg O₂·l⁻¹, pole najjaśniejsze — powyżej 6 mg O₂·l⁻¹

Gradual oxygen utilization under ice-cover in Green Lake in Gąsienicowych Stawów Valley in winter of 1938, 1950, 1962 and 1980. Isopleths every 1 mg O₂·l⁻¹, dark shaded area — below 1 mg O₂·l⁻¹, unshaded area — over 6 mg O₂·l⁻¹

Tab. III. Względne powierzchniowe hypolimnetyczne deficyty tlenowe w czasie stagnacji zimowej w czterech tatrzańskich jeziorach po stronie polskiej Tatr w r. 1938 i 1980 wyrażone w tempie zużycia tlenu pod lodem pomiędzy grudniem i kwietniem ($\text{mg O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)

Relative areal oxygen deficit in hypolimnion during winter in four lakes in Polish part of Tatra Mountains expressed as oxygen consumption under ice-cover between December and April, 1938 and 1980 ($\text{mg O}_2 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$)

Dolina Valley	Jezioro Lake	1938	1980
Stawów Gąsienicowych	Czarny Staw	0,0071	0,0095
	Zielony Staw	0,0088	0,0211
Pięciu Stawów Polskich	Przedni Staw	0,0066	0,0194
	Wielki Staw	0,0032	0,0046

Względny powierzchniowy hypolimnetyczny deficyt tlenowy w czasie stagnacji zimowej (lub inaczej tempo zużycia tlenu pod lodem) okazał się we wszystkich czterech przeanalizowanych jeziorach tatrzańskich wyraźnie większy obecnie niż przed czterdziestu laty (tab. III). Charakterystyczne jest przy tym to, że w większych i głębszych jeziorach (Czarny Gąsienicowy i Wielki z Pięciu Polskich) deficyt ten wzrósł nieznacznie, gdy w jeziorach mniejszych i płytszych (Zielony Gąsienicowy i Przedni w Pięciu Polskich) jego wzrost był blisko trzykrotny.

Reasumując przedstawione powyżej dane stwierdzić można, że w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat nastąpiła kierunkowa zmiana w stanie trofii jezior tatrzańskich, przy czym jest ona o wiele lepiej widoczna w mniejszych i płytszych niż w większych i głębszych jeziorach. Najwyraźniejszy wzrost objawów eutrofizacji obserwuje się w Zielonym Stawie Gąsienicowym, w którym na eutrofizację wskazują zarówno epilimnetyczne jak też hypolimnetyczne wskaźniki stanu trofii.

4. Zmiany biocenoz planktonowych

Sądzi się powszechnie, że struktura gatunkowa zespołów planktonowych, podobnie jak skład zespołów bentosowych, może być niekiedy bardziej niezawodnym i czułym, choć niewątpliwie mniej bezpośrednim wskaźnikiem trofii jeziora niż wskaźniki epilimnetyczne (czy hypolimnetyczne) oparte na przyczynach lub skutkach obfitości fitoplanktonu. Sąd ten wydaje się słuszny, ponieważ struktura gatunkowa ma bardziej kumulatywny charakter niż inne wskaźniki o zmieniających się istotnie w czasie wartościach. Dominacja charakterystycznych dla eutrofii gatunków zoobentosu trwa przez cały rok, podczas gdy deficyty tlenowe za-

nikają w trakcie cyrkulacji wiosennej czy jesiennej. Analogicznie do wyselekcjonowania się gatunków fito- i zooplanktonu tworzących zespół, potrzebny jest czas. Z chwilą, gdy zespół ulegnie ukształtowaniu, gdy składa się z gatunków najlepiej dopasowanych do aktualnych warunków środowiska, staje się zespołem trwałym z roku na rok, choć niekiedy zmiennym sezonowo. Wzrastającej trofii jeziora zawsze towarzyszy zmiana struktury zespołów fito- i zooplanktonu, chociaż nie zawsze musi być ona identyczna w różnych jeziorach.

Niewiele wiadomo o zmianach, jakie mogły nastąpić w zespołach fitoplanktonu w jeziorach tatrzańskich. Wiąże się to z charakterystyczną — dla ultraoligotrofii wód jeziornych — dominacją fitoplanktonu przez drobne formy nannoplanktonowe (p. Gliwicz 1975, Reynolds 1984), które dopiero w latach 50-tych doczekały się należytego im miejsca w analizach planktonowych. Zapewne podobnie jak i dziś, również przed stu laty, w czasach Rostafińskiego i Wierzejskiego, a potem czasach Minkiewicza i Lityńskiego, każda wyciągnięta z wody stawu tatrzańskiego siatka planktonowa zrobiona z najgęstszej gazy młynarskiej (oczka około $50\ \mu\text{m}$) zawierała wyłącznie czerwonawą masę zwierząt planktonowych, wśród których nie było ani jednej komórki czy kolonii glonów. Dopiero próba odsedymowania w komorze mikroskopu odwróconego Utermohla daje nam możliwość stwierdzenia dość licznych (do 1000 w ml) komórek glonów nannoplanktonowych zdominowanych przez złotowiciowce (gatunki z rodzaju *Mallomonas* i *Cryptomonas*). Jedynie w położonym znacznie niżej niż pozostałe jeziora Morskim Oku obecne są nieliczne glony sieciowe, z najliczniej występującymi gatunkami bruzdnicy *Gymnodinium tatricum* Wołosz. i okrzemki *Asterionella formosa* Hass. Wydaje się, że dziesiątki gatunków okrzemek stwierdzanych w osadach dennych każdego z ośmiu największych jezior po polskiej stronie Tatr (np. ponad 120 taksonów stwierdzonych przez Wasylka 1965 w osadach Morskiego Oka i Wielkiego z Pięciu Polskich), to gatunki typowo bentoniczne, których obecności w toni wodnej nie stwierdza się nawet w okresie cyrkulacji wiosennej. Nie stwierdzono ich również w eksponowanych od zimy do lata 1981 r. w Zielonym Stawie Gąsienicowym pułapkach sestonowych, do których musiałyby trafić, gdyby w czasie cyrkulacji wiosennej następowała ich najbardziej nawet krótkotrwała resuspensja w toni wodnej.

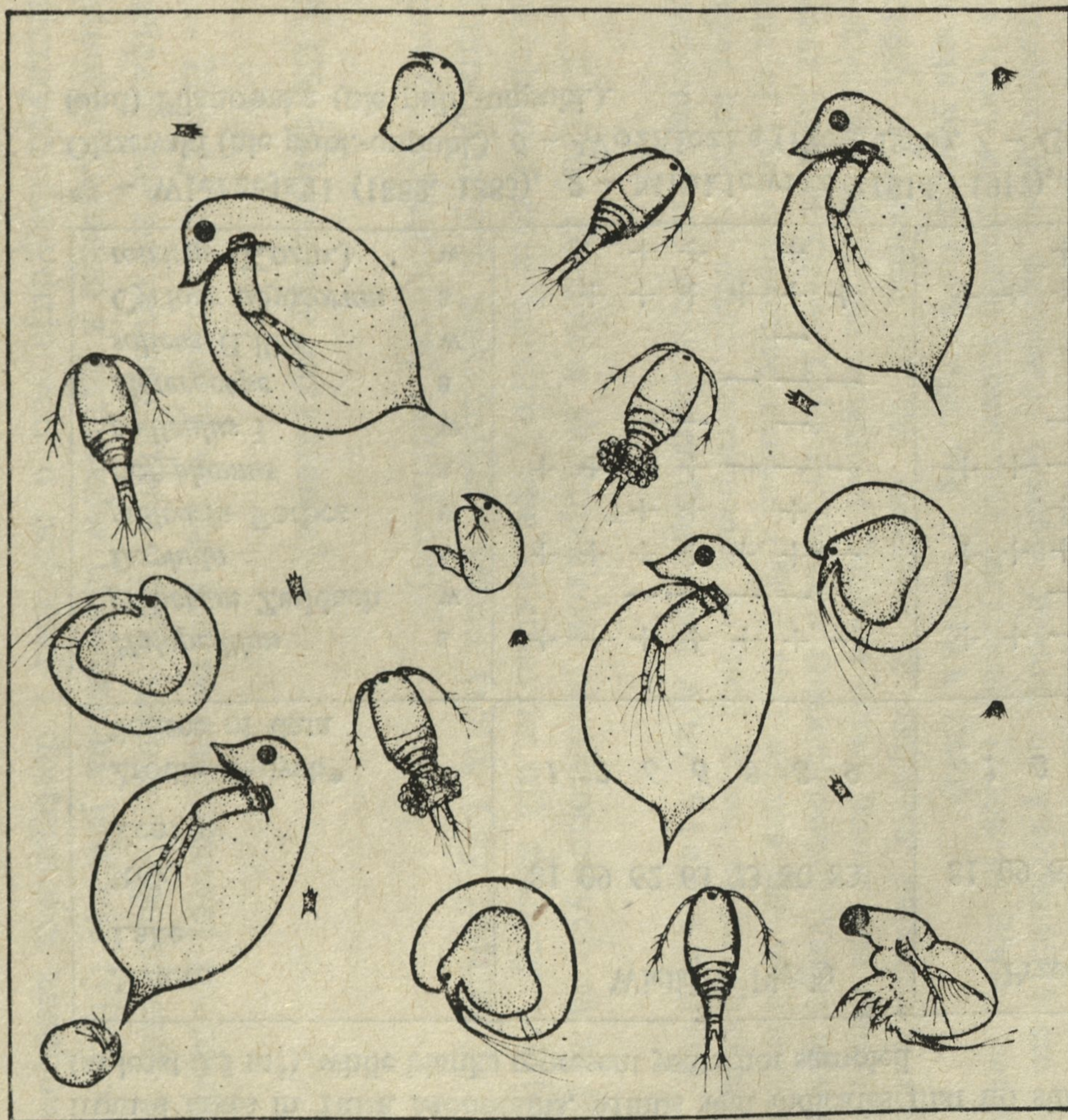
Znacznie lepiej przedstawia się możliwość prześledzenia zmian w zespołach zooplanktonu. W większości jezior tatrzańskich po stronie polskiej Tatr współczesny zespół zooplanktonu obserwowany w toni wodnej jest zdumiewająco ubogi. Składa się nań tylko jedna forma skorupia-ka *Cyclops abyssorum taticus* (Kožm.), opisanego niegdyś jako endemiczny gatunek tatrzański *Cyclops taticus* przez Koźmińskiego (1932), oraz dwa kosmopolityczne gatunki wrotków *Keratella quadrata* (Ehrbg.) i *Polyarthra dolichoptera* Idelson.

Zdumiewający jest przy tym fakt niezwykłego podobieństwa składu zespołów zooplanktonu w jeziorach wysokogórskich z innymi masywów górskich. Te same trzy gatunki składają się również jako jedyne na zespoły zooplanktonowe alpejskich jezior Tyrolu, np. Finstertallersee (Pechlaner i in. 1972) czy Gossenköllesee (Eppacher 1968), morfologicznie podobnych do jezior tatrzańskich, choć położonych odpowiednio wyżej (2200—2413 m npm), dzięki czemu i one leżą powyżej górnej granicy lasu. Również jeden gatunek rodzaju *Cyclops* oraz dwa gatunki wrotków z rodzajów *Keratella* i *Polyarthra* składają się na zespoły zooplanktonu w szeregu jezior w Amerykańskich Górach Skalistych, np. w King Lake w Colorado (USA), 3490 m npm (Gliwicz i Rowan 1984).

Ubóstwo gatunkowe zooplanktonu nie jest jednak cechą, która charakteryzowała jeziora tatrzańskie w przeszłości. Gdy dzisiejszy skład zooplanktonu porówna się ze składem notowanym przed stu laty przez Wierzejskiego (1882, 1883) czy trzydzieści lat później przez Lityńskiego (1913) i Minkiewicza (1914), różnice rzucają się w oczy (rys. 9). Okazuje się, że w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat zniknęły wszystkie gatunki wioślarek i widłonogów z grupy *Calanoida*, a wśród nich typowo planktonowe *Daphnia pulicaria* Forbes, *Holopedium gibberum* Zaddach i *Polyphemus pediculus* L. oraz *Heterocope saliens* (Lill.). Zmiany te udokumentowane są najlepiej dla czterech z ośmiu największych jezior tatrzańskich po stronie polskiej Tatr (tab. IV). Okazuje się też, że wraz z zanikiem wioślarek i widłonogów z grupy *Calanoida* nastąpił znaczny wzrost liczebności obu kosmopolitycznych gatunków wrotków. Te same zmiany nastąpiły w wysokogórskich jeziorach Alp, choć miały one miejsce znacznie wcześniej (Gliwicz 1980a).

Zanik lokalnych populacji wszystkich za wyjątkiem jednego z gatunków skorupiaków planktonowych nastąpił najwcześniej w Czarnym Stawie Gąsienicowym (pomiędzy latami 1909 i 1950), nieco później w Zielonym Stawie Gąsienicowym (w latach 1950—1973), jeszcze później w Przednim Stawie z Pięciu Polskich (1963—1980), wreszcie w ostatnich latach (1980—1983) w Wielkim z Pięciu Polskich (tab. IV). Podobne zmiany zaobserwowano też w Czarnym Stawie z Pięciu Polskich. Do tej pory nie zaobserwowano zmian w Morskim Oku i Czarnym Stawie nad Morskim Okiem, gdzie wioślarki w dalszym ciągu trwają w licznych populacjach.

Populacje *Daphnia pulicaria* i *Holopedium gibberum* osiągały dawniej całkiem duże zagęszczenie również w innych jeziorach tatrzańskich, o czym przekonać się można z próbek zebranych w 1925 roku przez Kazimierza Gajla, które dziwnym trafem przetrwały w zaetykietowanych ołówkiem szklanych butelkach zawieruche wojenną w murach Instytutu Zoologicznego PAN na Wilczej w Warszawie. Potwierdza to również ana-



Rys. 9. Zespół zooplanktonu charakterystyczny dla większości dużych jezior tatrzańskich dawniej (po lewej) i dziś (po prawej stronie). Wg Gliwicza (1985), zmodyfikowane

Zooplankton community common in most large Tatra lakes in the end of XIX century (left) and nowadays (right). After Gliwicz (1985), modified

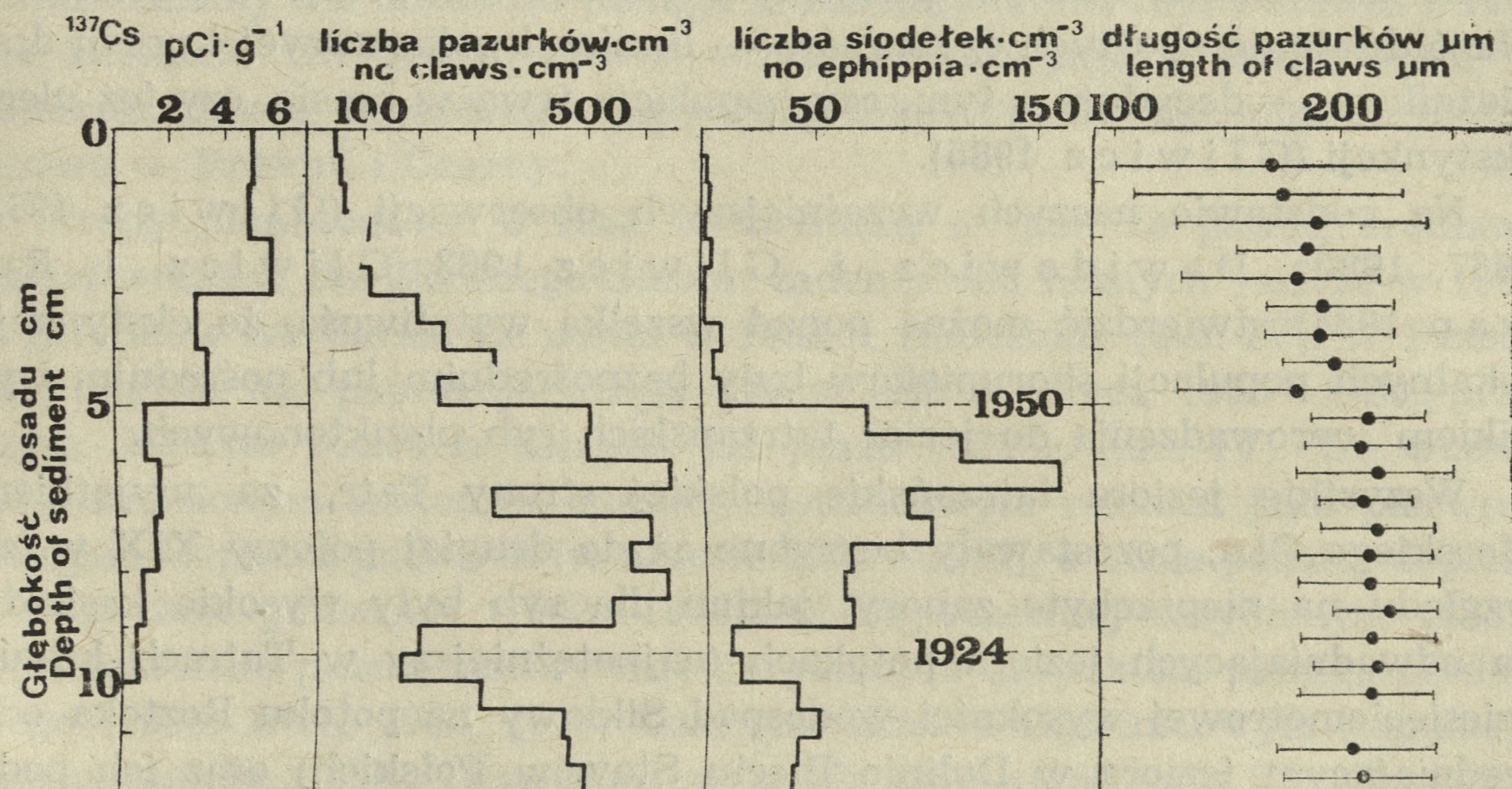
Tab. IV. Stulecie (1881–1983) zmiany listy gatunków skorupiaków planktonowych obecnych (+) latem (s) i zimą (w) w próbach planktonu śródziernego w czterech jeziorach tatrzańskich. Kreska oznacza, że nie znaleziono ani jednego osobnika gatunku w próbach z objętości wody co najmniej 0,5 m³. Brak znaku oznacza brak danych dla danego sezonu.

One hundred years (1881–1983) of changes in the list of planktonic crustaceans present (+) in summer (s) and winter (w) offshore samples from 4 lakes in Tatra Mountains. Minus sign indicates that no single individual was recorded in samples from large volumes of lake water (at least 0,5 m³), while blanks represent years not sampled

Jezioro Lake		Wielki z Pięciu						Przedni z Pięciu						Zielony Gąsienicowy						Czarny Gąsienicowy												
Rok Year		81	09	62	63	73	80	83	81	09	62	63	73	80	83	81	09	25	38	50	62	73	80	83	81	09	24	50	62	73	80	83
Źródła danych* Source of data		1	2	6	6	8	8	9	1	2	6	6	8	8	9	1	2	4	5	5	7	8	8	9	1	2	3	5	7	8	8	9
<i>Holopedium</i>	s	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	—	+	—	—	+	+	+			+	—	—	—			+	—	—	—	—	—
<i>gibberum</i> Zaddach	w			—	—	—	—				—	—		—								—	—					—	—		—	—
<i>Daphnia</i>	s	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+	+	—	—	—	+	+	+			—	—	—	—	+	+	+	—	—	—	—	—
<i>pulicaria</i> Forbes	w			+	+		+				+	+		—				+	+	+	—	—							—	—		—
<i>Polyphemus</i>	s	+	+	+	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	+	+	+			—	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—
<i>pediculus</i> L.	w			—	—		—				—	—		—								—	—						—	—		—
<i>Heterocope</i>	s					—	—	—					—	—	—							—	—	—			+	+	—	—	—	—
<i>saliens</i> (Lill.)	w						—							—								—	—						—	—		—
<i>Cyclops abyssorum</i>	s	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>tatricus</i> (Kozm.)	w			+	+		+				+	+		+															+	+	+	

*1 – Wierzejski (1882, 1883), 2 – Minkiewicz (1914, 1917), 3 – Minkiewicz (nie publ.-unpubl.), 4 – Gajl (nie publ.-unpubl.) 5 – Olszewski (nie publ.-unpubl.), 6 – Woźniczka (1964, 1965), 7 – Gliwicz (1967), 8 – Gliwicz (nie publ.-unpubl.), 9 – Dawidowicz, Gliwicz (and) Pijanowska (nie publ.-unpubl.).

liza paleolimnologiczna powierzchni warstwy osadów dennych z tych jezior, w których od kilkudziesięciu lat nie odłowiono ani jednego osobnika wioślarki, a w których obserwować można liczne ich szczątki zdeponowane na dnie (rys. 10).



Rys. 10. Pionowy rozkład liczebności szczątków *Daphnia pulicaria* (pazurków post-abdominalnych i siodełek) oraz długości (średniej i zakresu zmienności) pazurków w powierzchniowej warstwie osadów dennych w Zielonym Stawie Gąsienicowym na tle pionowego rozmieszczenia zawartości radioaktywnego izotopu cezu (^{137}Cs) umożliwiającej datowanie osadów. Poziom na głębokości 5 cm odpowiada r. 1950, na który przypadło intensywne zarybienie Zielonego Stawu narybkiem amerykańskiego pstrąga źródlanego. Wg Stasiak (1981)

Depth distribution of the densities of *Daphnia pulicaria* remnants (claws and ephippia) and of the length of *Daphnia* claws (mean and range) in the upper sediment layer of Green Lake in Stawów Gąsienicowych Valley against depth distribution of the radioactive cesium (^{137}Cs) that allows for sediment layers dating. The layer at 5 cm depth corresponds to 1950 when major stocking of the lake was performed with brook charr fingerlings. After Stasiak (1981)

Zmiany zespołów skorupiaków planktonowych są w jeziorach tatrzańskich znacznie bardziej spektakularne niż zmiany wartości epi- i hypolimnetycznych wskaźników stanu trofii. Czy można je jednak uznać za dowód postępującej eutrofizacji?

5. Użyźnienie czy zarybienie?

Drastyczne zmiany w strukturze gatunkowej zooplanktonu nie muszą wiązać się ze zmianą stanu trofii jeziora. Zagęszczenie populacji i egzystencja każdego z gatunków uzależniona jest nie tylko od warunków troficznych decydujących o obfitości i dostępności zasobów pokarmowych,

ale również od intensywności działania tych czynników, które decydują o śmiertelności lub inaczej — o prawdopodobieństwie przeżycia osobników do wieku dojrzałego. Warunki pokarmowe determinują przede wszystkim rozrodczość populacji. Śmiertelność w populacjach zwierząt planktonowych uzależniona jest w pierwszym rzędzie od presji drapieżników. Współdziałanie obu tych czynników — limitacji pokarmowej i presji drapieżników — decyduje o tym, czy populacja trwa w czasie, czy też ulega ekstynkcji (Gliwicz 1985).

Na podstawie naszych wcześniejszych obserwacji (Gliwicz 1963, 1967, 1980a, Dawidowicz i Gliwicz 1983, Gliwicz i Rowan 1984) stwierdzić można ponad wszelką wątpliwość, że ekstynkcje lokalnych populacji skorupiaków były bezpośrednim lub pośrednim wynikiem wprowadzenia do jezior tatrzańskich ryb planktonowych.

Wszystkie jeziora tatrzańskie polskiej strony Tatr, za wyjątkiem Morskiego Oka, pozostawały bezrybne aż do drugiej połowy XIX w. ze względu na nieprzebyte zapory, jakimi dla ryb były wysokie kaskady na odwadniających jeziora potokach (najpotężniejszy w Tatrach kilkudziesięciometrowej wysokości wodospad Siklawy na potoku Roztoka odwadniającym jeziora w Dolinie Pięciu Stawów Polskich) oraz ich podziemne, zawałone rumowiskiem skalnym koryta (potok Suchej Wody odwadniający jeziora w Dolinie Stawów Gąsienicowych).

W latach siedemdziesiątych ubiegłego wieku wśród działaczy Towarzystwa Rybackiego oraz członków Towarzystwa Tatrzańskie narodził się pomysł, by zarybić jeziora tatrzańskie narybkiem ryb łososiowatych. Pomysł ten realizowano z zapałem i konsekwencją godną lepszej sprawy. W 1881 roku po kilka tysięcy sztuk narybku troci jeziornej (*Salmo trutta m. lacustris* L.) i siei (*Coregonus lavaretus* L.) wpuszczono do Morskiego Oka i Czarnego Stawu Gąsienicowego. W ciągu kilkudziesięciu następnych lat Czarny Staw Gąsienicowy zarybiany był również narybkiem troci wędrowniej (*Salmo trutta m. trutta* L.), pstrąga potokowego (*Salmo trutta m. fario* L.), pstrąga tęczowego (*Salmo gaidneri* Richardson) oraz amerykańskiego pstrąga źródlanego (*Salvelinus fontinalis* Mitch.). W 1883 roku kilkadziesiąt osobników troci jeziornej przeniesiono do Czarnego Stawu nad Morskim Okiem, gdzie na szczęście, ryby nie utrzymały się. Po drugiej wojnie światowej rozpoczęły się „prywatne inicjatywy” zarybieniowe. W latach 1948—1950 dużą porcję narybku pstrąga źródlanego wpuścili do Zielonego Stawu Gąsienicowego znani zakopiańscy wędkarze Józef Sitarz i jego bracia. Gatunek ten utrzymuje się w tym stawie do chwili obecnej w dość dużym zagęszczeniu, które w 1981 r. oszacowane zostało na 600 osobn./ha (Dawidowicz i Gliwicz 1983). Próbowano też introdukcji pstrąga źródlanego do innych, mniejszych jezior w Dolinie Stawów Gąsienicowych, np. w 1960 r. do Długiego Stawu pod Przełęczą Karb. W latach sześćdziesiątych narybek pstrąga źródlanego przeniesiony też został do Przedniego Stawu w Dolinie Pięciu Stawów Polskich, nad

którym od 1953 r. otwarte zostało nowe murowane schronisko PTTK. Do dziś nie wiadomo, kto wprowadził ryby do Doliny Pięciu Stawów Polskich, nie ulega jednak wątpliwości, że działa się to przy akceptacji ówczesnej kierowniczkii schroniska Pani Marii Krzeptowskiej. W 1973 r. stwierdziliśmy też obecność pstrąga źródlanego w Czarnym Stawie z Pięciu Polskich. Od tamtej chwili oczekiwaliśmy jego pojawienia się w Wielkim Stawie, do którego spływają potoki odwadniające oba zarybione jeziora — Przedni i Czarny.

Próby planktonowe z 1983 r. świadczą o tym, że pstrąg źródlany dotarł wreszcie do Wielkiego Stawu: żaden z obu licznych jeszcze w 1980 r. gatunków wioślarek nie został w 1983 r. znaleziony (tab. IV). W Przednim Stawie ich populacje uległy ekstynkcji w latach 1963—1980, przy czym *Daphnia pulicaria* ustąpiła już przed 1973 r. (tab. IV). We wcześniejszym zarybionym Zielonym Stawie Gąsienicowym również jako pierwsza ustąpiła *Daphnia pulicaria* (w okresie 1950—1962), a nieco później dopiero *Holopedium gibberum* (1962—1973). W najwcześniejszym (1881) i wielokrotnie potem intensywnie dorybianym narybkiem pstrąga źródlanego (1938, 1941, 1946, 1948) Czarnym Stawie Gąsienicowym populacje obu gatunków uległy ekstynkcji w latach 1924—1950 (tab. IV). Czas ekstynkcji lokalnych populacji wioślarek określany na podstawie prób planktonowych (tab. IV) pokrywa się dość dokładnie z czasem ekstynkcji określonym na podstawie pionowego rozkładu szczątków wioślarek w powierzchniowej warstwie osadów dennych. Na przykład z analizy rdzeni osadów z Zielonego Stawu Gąsienicowego wynika, że ekstynkcja nastąpiła około 1950 r., na który przypada też gwałtownie zwiększony opad radioaktywnego izotopu cezu ^{137}Cs z ówczesnych eksplozji nuklearnych (rys. 10).

Jeśli zatem drastyczne zubożenie gatunkowe zooplanktonu jezior tatrzańskich wiąże się ze zmianą trofii jezior, to raczej jako przyczyna tej zmiany niż jej konsekwencja. *Daphnia pulicaria* i *Holopedium gibberum* znane są jako wysoce wydajne filtratory o spektrum wielkości odfiltrowywanych cząstek pokarmu pokrywającym wymiary dominujących w jeziorach tatrzańskich komórek złotowiciowców: 5—15 μm (Geller i Müller 1981). Ich ekstynkcja w jeziorach tatrzańskich jest równoznaczna z likwidacją głównego czynnika powodującego śmiertelność w populacjach glonów planktonowych. Zredukowana śmiertelność prowadzi może do wzrostu zagęszczenia populacji glonów i — w konsekwencji — do redukcji przezroczystości wody wyrażonej w widzialności krążka Secchiego. Mamy tu więc raczej do czynienia ze wzrostem objawów eutrofizacji niż z rzeczywistą eutrofizacją, a pierwotną przyczyną jest zarybienie, a nie użyźnienie jezior tatrzańskich.

Wprowadzenie ryb łososiowatych do jezior tatrzańskich wpłynąć mogło również na rzeczywisty wzrost stanu ich trofii w sensie wzrostu żyzności wód jeziornych, a w konsekwencji wzrost produktywności pierwot-

nej dający w efekcie zwiększenie wartości epi- i hypolimnetycznych wskaźników trofii. Takie efekty oddziaływania ryb są dobrze udokumentowane (przegląd piśmiennictwa na ten temat znaleźć można w tym samym zeszycie „Wiadomości Ekologicznych” — p. Dawidowicz 1985), a polegają przede wszystkim na uruchamianiu zdezaktywowanych depozytów pierwiastków biogennych zakumulowanych w osadach dennych przez aktywne mieszanie osadów, trawienie i defekację materiału organicznego, intensywne wydalanie zmineralizowanych form fosforu i azotu oraz transportowanie tych pierwiastków z głębszych do płytszych warstw wód jeziornych. Dodatkowym efektem aktywności pokarmowej ryb jest działanie jako swoistej pułapki na sole biogenne, na co ostatnio zwraca uwagę Dawidowicz (1985). „Pułapka” ta działa szczególnie sprawnie w przypadku pstrąga źródlanego, który w jeziorach tatrzańskich wykazuje wielką łatwość w szybkim przestawianiu się na te źródła pokarmu, które na krótki okres stają się najbardziej obfite: np. na pokarm powietrzny w postaci imago chruścików w okresie ich rójki czy na poczwarke *Chironomidae* w okresie wylotu owadów dorosłych z jeziora (Dawidowicz i Gliwicz 1983). W konsekwencji te zasoby fosforu i azotu, które w nieobecności ryb zostałyby „wyeksportowane” z jeziora w postaci wywianych lub zabranych z odpływem chruścików uwijających się tuż nad powierzchnią wody lub odlatujących na gody *Chironomidae*, pozostają w ekosystemie jeziornym jako składnik martwej materii organicznej (fekaliów) lub też wydostających się do wody soli mineralnych (produktów przemiany materii ryb).

Nie można wykluczyć więc takiej możliwości, że zarówno epilimnetyczne, jak też hypolimnetyczne wskaźniki stanu trofii wzrosły w jeziorach tatrzańskich na skutek ich zarybienia. Aktywność pokarmowa ryb spowodować mogła zarówno spadek przezroczystości (poprzez eliminację filtrujących wioślarek i wzrost koncentracji soli biogennych), jak też zwiększenie się względnych deficytów tlenowych (poprzez związany z oboma wyżej wymienionymi czynnikami wzrost produktywności).

6. Dlaczego zagładzie nie ulega *Cyclops abyssorum tatricus*?

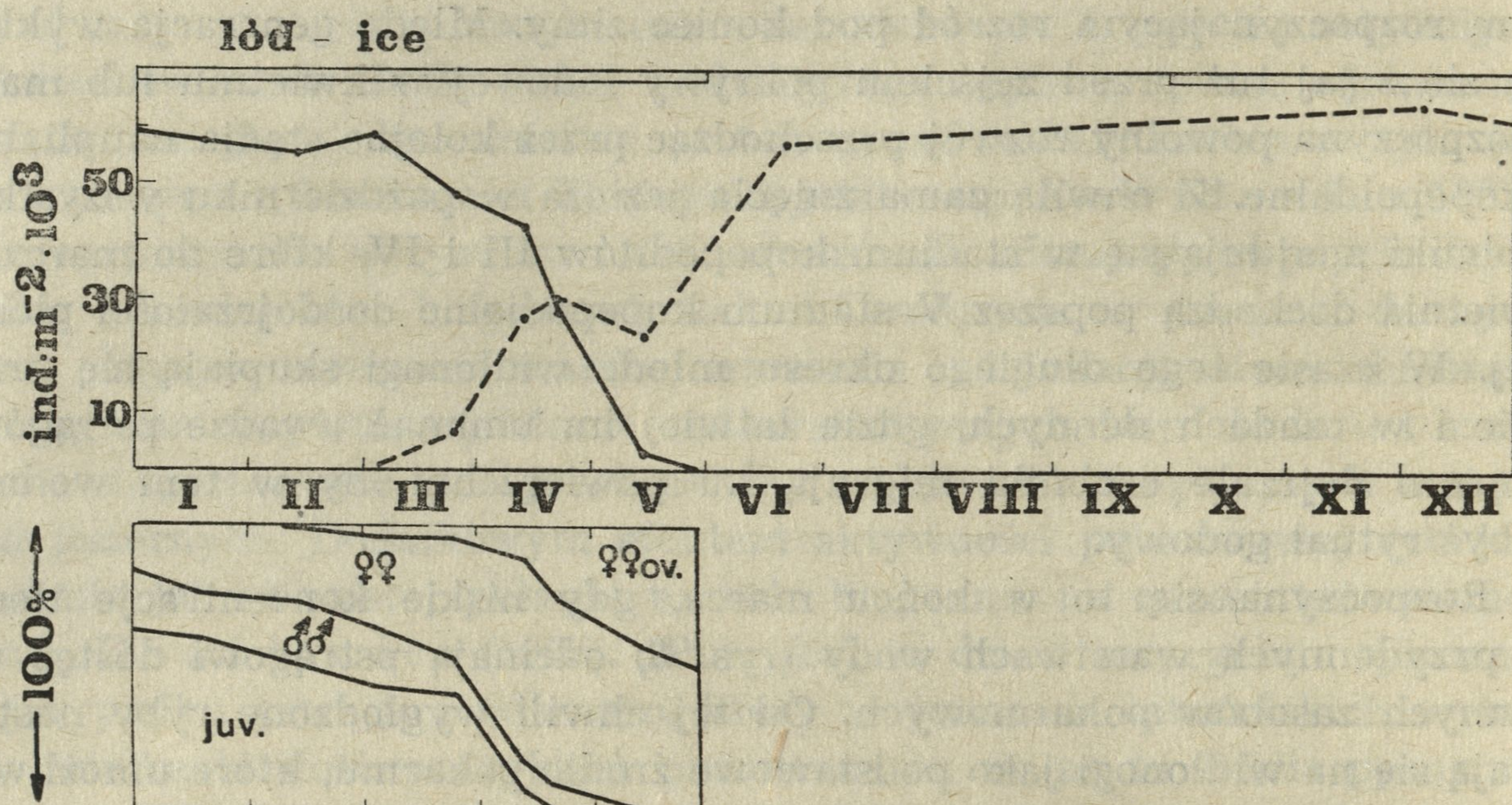
Cyclops abyssorum tatricus jest jedynym gatunkiem skorupiaka, który po wprowadzeniu ryb do jezior tatrzańskich nie tylko nie ulega ekstynkcji, ale trwa w zarybionych jeziorach w populacjach osiągających większe zagęszczenie niż przed zarybieniem. I to mimo tego, że jest on również jednym z podstawowych składników diety pstrąga źródlanego (Gliwicz 1963, Dawidowicz i Gliwicz 1983). Przyczyny tego zjawiska, przeanalizowane dokładnie w innym artykule (Gliwicz i Rowan 1984), są dość złożone. Wynikają one przede wszystkim z cech biologii gatunku. *Cyclops abyssorum tatricus* jest gatunkiem monocyklicz-

nym rozpoczynającym rozród pod koniec zimy. Młoda generacja wykluwa się z jaj tuż przed zejściem pokrywy lodowej w kwietniu lub maju i rozpoczyna powolny rozwój przechodząc przez kolejne stadia nauplialne i kopepoidalne. Z chwilą zamrożenia jeziora w październiku wszystkie osobniki znajdują się w stadium kopepoditów III i IV, które do marca—kwietnia dochodzą poprzez V stadium kopepodialne do dojrzałości płciowej. W czasie tego długiego okresu młode widłonogi skupiają się przy dnie i w osadach dennych, gdzie łatwiej im umknąć uwadze pstrągów. Dopiero dojrzałe osobniki migrują ku powierzchni, by w toni wodnej odbyć rytuał godowy.

Rozpoczyna się to w końcu marca, gdy niskie koncentracje tlenu w przydennych warstwach wody (rys. 8) odcinają pstrągowi dostęp do dennych zasobów pokarmowych. Od tej chwili wygłodzone ryby nastawiają się na widłonogi jako podstawowe źródło pokarmu, które umożliwia im przetrwanie do chwili uwolnienia powierzchni jeziora od pokrywy lodowej, gdy dostępny staje się pokarm powietrzny. W kwietniu, gdy warstwa śnieżno-lodowa na powierzchni jeziora staje się bardziej przejrzysta, umożliwiając lepszą penetrację światła w głąb wody, rozpoczyna się rzeź widłonogów. Populacja *Cyclops* w Zielonym Stawie Gąsienicowym w ciągu miesiąca ulega zdziesiątkowaniu: od 12 kwietnia do 14 maja zagęszczenie spada z 43000 do 3000 osobników pod 1 m².

Z populacji wybierane są przede wszystkim samice noszące jaja (dwukrotnie wyższy udział w pokarmie niż w środowisku) jako lepiej widoczne dla pstrąga dzięki mało przezroczystej zawartości jaj. Selekcję obserwuje się też w stosunku do samic noszących większą liczbę jaj: średnia liczba jaj na samice z jajami jest o 20% większa w pokarmie pstrąga niż w środowisku. Na podstawie danych o liczebności samic z jajami w toni wodnej oraz danych o tempie ich eliminacji łatwo ocenić, że średni czas rezydencji samicy z jajami w jeziorze wynosi 11—18 dni. Oznacza to, że od chwili pojawienia się jaj każda samica ma przed sobą średnio zaledwie 11—18 dni na rozwój embrionalny potomstwa noszonego w workach jajowych, zanim padnie ofiarą pstrąga. Z prac laboratoryjnych wynika jednak, że minimalny okres niezbędny w temperaturze 4°C na zakończenie rozwoju jaja i wyklucie się naupliusa wynosi 25 dni (B r e t s c h k o 1975) lub nawet 45 dni (P r a p t o k a r d i y o 1979). Tak więc, w Zielonym Stawie Gąsienicowym bardzo niewiele jaj może być donoszonych przez samice do momentu wylęgu.

Liczne naupliusy pojawiające się wkrótce potem (rys. 11) wydają się przeczyć tej konkluzji. Okazuje się jednak, że obserwacje te nie są ze sobą sprzeczne. Na podstawie porównania wyników eksperymentalnej inkubacji jaj izolowanych z fekalii pstrąga źródłanego oraz z worków jajowych żywych samic stwierdzamy bowiem, że jaja *Cyclops abyssorum taticus* są odporne na enzymy trawienne ryb i po pasażu przez przewody pokarmowe pstrąga opadają na dno, gdzie w zaciśnięciu osadów dennych



Rys. 11. Sezonowe zmiany liczebności starej (linia ciągła) i młodej (linia przerywana) generacji *Cyclops abyssorum tatricus* (u góry) oraz (u dołu) zmiany w strukturze płciowej i strukturze wieku starej generacji w Zielonym Stawie Gąsienicowym. Wg Gliwicza i Rowana (1984), zmodyfikowane

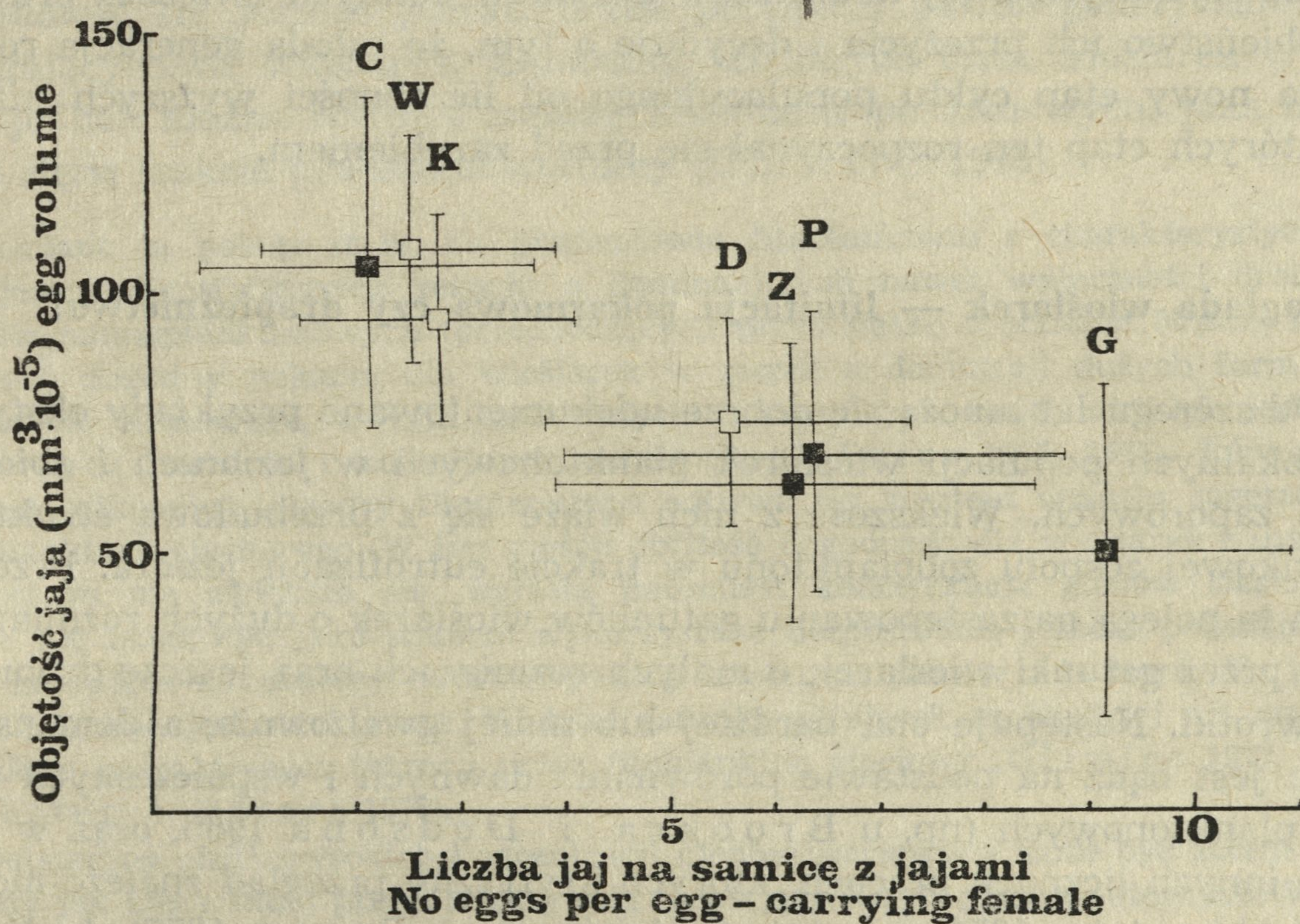
Seasonal changes in density of *Cyclops abyssorum tatricus* old (solid line) and young (broken line) generation (top panel) and in the sex age structure of the old generation (bottom panel) in Green Lake in Stawów Gąsienicowych Valley. After Gliwicz and Rowan (1984), modified

kontynuuje się rozwój embrionalny kończący się szczęśliwym wylęciem nowej generacji.

O zdolności przyżyciowego pasażowania jaj *Cyclops* bez żadnego dla nich uszczerbku przez przewody pokarmowe pstrąga świadczą też pośrednio inne obserwacje, wśród których najbardziej interesująca dotyczy rodzaju czynnika doboru naturalnego odpowiedzialnego za wielkość złoża jajowego. Wielkość złoża nie zależy od tego, czy jezioro jest zarybione, czy też bezrybne (odpowiednio pełne i puste kwadraty na rys. 12), więc to nie presja ryb jest czynnikiem doboru faworyzującym mniejszą liczbę jaj w złożu, chociaż powinna nią być, gdyby jaja były przez ryby trawione. Czynnikiem tym jest zasobność pokarmowa wód jeziornych, która decyduje o tym, jak bogate w substancje żółtkowe muszą być jaja, by zapewnić przeżycie wylęgających się z nich naupliusów. Nic więc dziwnego, że w jeziorach o skrajnej ultraoligotrofii (C i W na rys. 12) wielkość złoża jest najmniejsza, ponieważ jaja muszą być duże, gdy w jeziorach nieco bardziej żyznych (D, P i Z na rys. 12) złożo jest większe, ponieważ każda samica inwestować może w liczniejsze, bo mniejsze jaja. W jeszcze żyzniejszym alpejskim Gossenköllesee (G na rys. 13) inwestycja reprodukcyjna podzielona być może na jeszcze większą liczbę mniejszych jaj.

Wydaje się, że presja ryb jest natomiast czynnikiem doboru odpowiedzialnym za inną cechę *Cyclops abyssorum tatricus*, mianowicie za beha-

wior dobowych wędrówek pionowych. Sądzić można, że behavior wędrówkowy powstaje bardzo powolnie. Nie został on np. stwierdzony ani w bezrybnym jeszcze w 1963 r. Wielkim Stawie z Pięciu Polskich (W o Ź n i c z k a 1964), ani też w zarybionym dopiero od 12 lat Zielonym Stawie Gąsienicowym (w 1962 roku — G l i w i c z 1967), ale okazał się bardzo wy-



Rys. 12. Zależność pomiędzy wielkością złoża (liczbą jaj na samicę z jajami) i wielkością jaj (średnią objętością jaja) u *Cyclops abyssorum tatricus* w zarybionych (czarne) i niezarybionych (białe kwadraty) jeziorach tatrzańskich z ultraoligotroficznego krańca spektrum trofii (Czarny Staw Gąsienicowy — C oraz Wielki — W i Zadni — K w Dolinie Pięciu Stawów Polskich) i jeziorach mniej skrajnie oligotroficznym (Długi — D i Zielony Staw Gąsienicowy — Z oraz Przedni z Pięciu Stawów Polskich — P). W celu porównania dane z jeszcze bardziej eutroficznego jeziora alpejskiego (Gossenköllesee w Tyrolu — G). Dla obu parametrów podano średnie i odchylenia standardowe

Relationship between clutch size (number of eggs in eggcarrying female) and size of egg (egg volume) of *Cyclops abyssorum tatricus* in stocked (full squares) and fishless (empty squares) lakes in Tatra from ultraoligotrophic end of trophic spectrum (lakes C, W and K) and those that are more eutrophic (lakes D, Z and P). For comparison data are given for even more eutrophic Gossenköllesee (G) from Tirolian Alps. For both variables mean and SD are given

rażny w zarybionym od kilku stuleci (P e c h l a n e r 1966) Gossenköllesee, gdzie latem w czasie dnia cała populacja *Cyclops* skupia się w warstwach przydennych, a w nocy rozchodzi się w całym słupie wody (E p p a c h e r 1968).

Odporność jaj *Cyclops abyssorum tatricus* na enzymy trawienne ryb zapewnia wysoką przeżywalność młodej generacji i — w konsekwencji

— trwanie populacji w zarybionych jeziorach tatrzańskich pomimo eksterminacji osobników starej generacji. Co więcej, eliminacja starej generacji tuż przed okresem wylęgu jaj wpływa nawet pozytywnie na liczebność nowej generacji, ponieważ u widłonogów tego gatunku rozpowszechniony jest kanibalizm. Brak samic i samców w okresie wychodzenia świeżo wyklutych z jaj naupliusów z osadów dennych zwiększa prawdopodobieństwo ich przeżycia i decyduje o tym, że młoda generacja rozpoczyna nowy etap cyklu populacyjnego od liczebności wyższych niż te, od których etap ten rozpoczynał się przed zarybieniem.

7. Zagłada wioślarek — limitacja pokarmowa czy drapieżnictwo?

Od szeregu lat mnożą się dobrze udokumentowane przykłady ekstynkcji lokalnych populacji wioślarek planktonowych w jeziorach i zbiornikach zaporowych. Większość z nich wiąże się z przebudową struktury gatunkowej zespołu zooplanktonu w trakcie eutrofizacji jeziora. Przebudowa ta polega na zastępowaniu gatunków wioślarek o dużych rozmiarach ciała przez gatunki wioślarek o małych rozmiarach oraz jeszcze drobniejsze wrotki. Następuje ona bardziej lub mniej gwałtownie, a demonstrowana jest bądź na podstawie porównania dawnych i współczesnych próbek planktonowych (np. u Brooks a i Dodson a 1965, oraz w szeregu innych licznych pracach, których krytyczny przegląd znaleźć można u Halla i in. 1976, jak też Gliwicza i Prejs 1977), bądź też na podstawie analizy stratyfikacji szczątków *Cladocera* w rdzeniach powierzchniowej warstwy osadów dennych (np. Goulden 1964, Kerfoot 1974).

Ponieważ ekstynkcje dotyczą wioślarek o dużych rozmiarach, które z jednej strony, zgodnie z koncepcją „size-efficiency” Brooks a i Dodson a (1965) są silniejszymi konkurentami o pokarm, ale z drugiej strony, zgodnie z koncepcją optymalizacji odżywiania (maksymalizacji stosunku zysku energii do nakładów energii) stanowią atrakcyjniejszy pokarm dla ryb planktonożernych, najchętniej wyjaśnia się ich przyczynę zwiększoną śmiertelnością na skutek bezpośredniego działania ryby jako drapieżcy. Działanie to może stawać się w jeziorach eutroficznych silniejsze ze względu na wzrost liczebności ryb planktonożernych w miarę powiększania się względnej powierzchni litoralu, który oferuje więcej miejsca na kryjówki i tarliska (Kerfoot 1974) oraz ze względu na deficyty tlenowe w hypolimnionie, w którym wioślarki nie mogą dłużej znaleźć bezpiecznego schronienia przed rybami w czasie dnia (Shapiro, Lamarra i Lynch 1975).

Nie jest to jednak jedyne możliwe wyjaśnienie i to wcale nie ono wydaje się najbardziej przekonujące, ponieważ wymaga przyjęcia mało realnych założeń: (1) że ryba planktonożerna jest „upartym” drapieżni-

kiem zdolnym do eksploataowania ofiary przy bardzo niskim jej zagęszczeniu, mimo że zasada optymalizacji odżywiania każe jej zmienić obiekt zainteresowania na liczniejsze, choć mniejsze ofiary, (2) że minimalny krytyczny poziom zagęszczenia ofiary, przy którym odbywać się może jeszcze rozród jest znacznie wyższy od tego, z jakiego w rzeczywistości odbudować się jeszcze potrafi liczna populacja partenogenetycznie rozmnażających się wioślarek. Eliminację większych form wioślarek wyjaśnić jednak można również zmianą warunków pokarmowych, jaka dokonuje się w trakcie procesu eutrofizacji (Gliwicz 1985).

Zmiana ta polega m.in. na przebudowie fitoplanktonu z charakterystycznego dla jezior oligotroficznego zespołu o dominacji lub nawet wyłączności drobnych glonów nannoplanktonowych (przechodzących przez siatkę o oczkach $50\ \mu\text{m}$), stanowiących dogodny pokarm dla wioślarek w zespół o dominacji dużych form fitoplanktonu sieciowego, w tym nitkowatych i kapsalnych sinic, wielkich jednokomórkowych bruzdnic i kolonijnych okrzemek (Gliwicz 1975, 1977). Równoległy wzrost całkowitej biomasy fitoplanktonu odbywa się kosztem wzrostu zagęszczenia fitoplanktonu sieciowego. W ten sposób obfitość dogodnego dla wioślarek nannofitoplanktonu nie zwiększa się, wzrasta natomiast koncentracja glonów sieciowych, które nie mogą być jako pokarm wykorzystane bezpośrednio i które ponadto działają hamująco na procesy odfiltrowywania drobnych glonów i bakterii. To hamujące działanie jest selektywne. Większe gatunki wioślarek są bardziej niż mniejsze wrażliwe na zakłócenia filtracji przez fitoplankton sieciowy (Gliwicz 1977, 1980c, Webster i Peters 1978).

Ostateczny efekt wysokich koncentracji glonów sieciowych może być zatem identyczny jak efekt silnej presji selektywnie działających ryb planktonożernych. W obu przypadkach gatunki o większych rozmiarach zastępowane są przez gatunki o rozmiarach mniejszych. O ile jednak w tym drugim przypadku do ekstynkcji populacji większych wioślarek dochodzi na skutek ich zwiększonej śmiertelności, o tyle w pierwszym o ekstynkcji przesądza selektywne zahamowanie rozrodczości.

Który z tych czynników zadecydował o ekstynkcji populacji *Daphnia pulicaria* i *Holopedium gibberum* w jeziorach tatrzańskich? O tym, że mamy tu do czynienia z rzeczywistym, a nie pozornym przypadkiem ekstynkcji świadczy znamieny fakt. W Czarnym Stawie Gąsienicowym zarybianym wielokrotnie od 1881 do 1946 r. oba gatunki wioślarek zniknęły z próbek planktonowych w latach 1924—1950. Oczywiście zniknięcie z próbek nie świadczy jeszcze o zaniku w jeziorze, w którym utrzymywać się może populacja o bardzo małym zagęszczeniu uniemożliwiającym rejestrację gatunku nawet w próbkach o dużej objętości wody (każda 500-litrowa próbka stanowiła ok. $0,13 \cdot 10^{-6}$ objętości całego jeziora i ok. $0,05 \cdot 10^{-6}$ powierzchni jeziora). Jednak ryby nie utrzymały się w Czarnym Stawie dłużej niż do 1973 r., a prawdopodobnie wyginęły jeszcze w latach sześćdziesiątych. Mimo to jednak w dalszym ciągu nie złowiono w tym jeziorze ani jednego osobnika któregośkolwiek gatunku wioślarki, co musiałoby mieć miejsce, gdyby nieliczne osobniki *Daphnia* czy *Holopedium* pozostały przy życiu. Gatunki te niewątpliwie odbudowałyby swe liczne populacje w ciągu kilku lat, gdy tylko presja drapieżcy ustała.

Zanik wioślarek w jeziorach tatrzańskich, tak dokładnie pokrywający się w czasie z zarybieniem, interpretowany był jako oczywisty skutek bezpośredniej aktywności pokarmowej wprowadzanych tam ryb (Gliwicz 1963, 1967). Prawdopodobieństwo ekstynkcji populacji na skutek wysokiej śmiertelności wywołanej przez pstrąga źródlanego wydaje się na pierwszy rzut oka rzeczywiście wysokie ze względu na dużą przezroczystość wody i brak roślinności litoralnej, co z wioślarek czyni dobrze wyeksponowany cel dla drapieżnika posługującego się wzrokiem. Niska temperatura i ubogie zasoby pokarmowe uniemożliwiają wioślarkom szybki wzrost i wczesną reprodukcję.

Okres, jaki musi upłynąć od wyklucia się z jaja do chwili wyprodukowania swego własnego potomstwa, wydłuża się również z uwagi na konieczność tworzenia dużych jaj wyposażonych w bogate zapasowe materiały żółtkowe niezbędne do stworzenia dużego prawdopodobieństwa przeżycia wykluwającemu się z jaj potomstwu. Według H r b a č k o v e j - E s s l o v e j (1962) *Daphnia pulicaria* potrzebuje 28 dni na pełny rozwój postembrionalny w warunkach niskich koncentracji pokarmu i w temperaturze 8°C, która jest bliską maksymalnym temperaturom epilimnio- nu jezior tatrzańskich. Wydaje się, że jest to czas bardzo długi. Być może wystarczająco długi na to, by pstrąg był w stanie wyeliminować z jeziora wszystkie osobniki, zanim choć jeden wyda potomstwo. Znacznie dłuższy jest czas niezbędny do osiągnięcia większych rozmiarów ciała koniecznych do wyprodukowania jaj przetrwalnikowych, które dzięki grubym koper- tom siodełek chroniących przed enzymami trawiennymi ryby (M e l l o r s 1975) mogą przeżyć pasaż przez przewody pokarmowe ryby i wykluć się po miesiącach w zacinzu osadów dennych. Na podstawie wymiarów najmniejszych siodełek *D. pulicaria* znajdujących w osadach jezior tatrzań- skich oraz charakterystycznej dla gatunku proporcji pomiędzy długością siodełka i długością ciała łatwo ocenić najmniejsze wymiary osobników siodełka na 1,6 mm długości. Z krzywej wzrostu osobnika można wnioskować, że w tych samych warunkach pokarmowych i termicznych czas niezbędny na osiągnięcie tych wymiarów przekracza dwa miesiące.

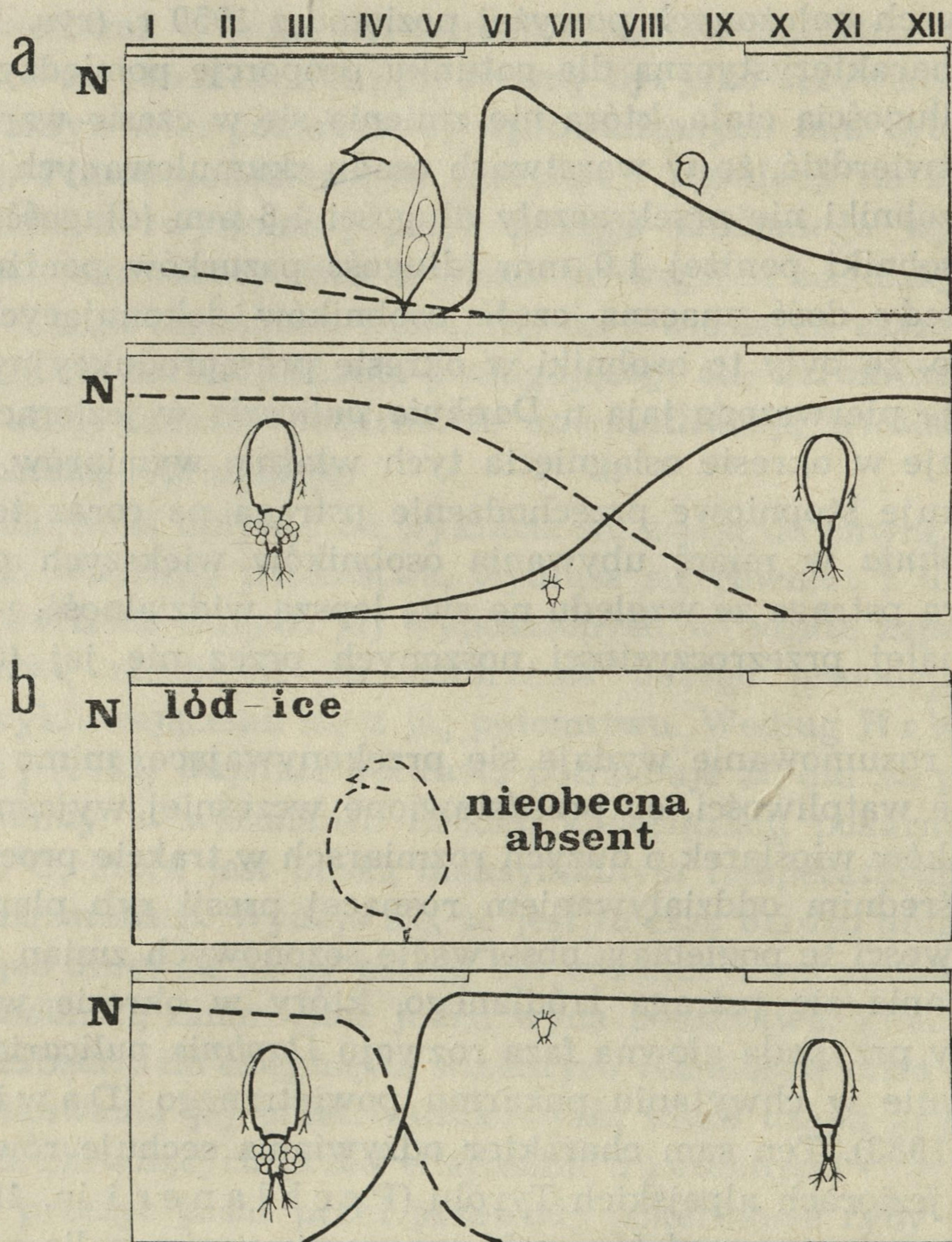
Przypuszczenia te znajdują pewne potwierdzenie w wynikach analizy pionowego rozkładu szczątków *Daphnia pulicaria* w powierzchniowej warstwie osadów dennych. Na przykład w osadach z Zielonego Stawu Gąsienicowego zarybionego w latach 1948—1950 liczba siodełek ulega bardziej gwałtownej redukcji powyżej poziomu datowanego na 1950 r. niż liczba pazurków postabdominalnych (rys. 10), co świadczyć może o tym, że populacja tego gatunku trwała jeszcze przez kilka lat po zary- bieniu tego jeziora, ale z niewielką, stale zmniejszającą się liczbą osob- ników osiagających rozmiary umożliwiające produkcję jaj przetrwalnych, dopóki ostatni osobnik z siodełkiem nie został pożarty przez pstrąga. Spekulację tę potwierdza również rozkład średnich wielkości i zakresu zmienności pazurków postabdominalnych. Obie wartości stają się mniej-

sze w warstwach położonych powyżej poziomu z 1950 r. (rys. 10). Biorąc pod uwagę charakterystyczną dla gatunku proporcję pomiędzy długością pazurków i długością ciała, która nie zmienia się w czasie wzrostu osobnika, łatwo stwierdzić, że w warstwach osadu skumulowanych po 1950 r. największe osobniki nie przekraczały długości 1,6 mm (długość pazurków 215 μm), a osobniki poniżej 1,0 mm (długość pazurków poniżej 135 μm) stanowiły wtedy dość znaczną część osobników dokonujących żywota, choć wiadomo, że były to osobniki w okresie prereprodukcyjnym, ponieważ produkcja pierwszego jaja u *Daphnia pulicaria* w jeziorach tatrzańskich następuje w okresie osiągnięcia tych właśnie wymiarów. Obserwacja ta implikuje stopniowe przechodzenie pstrąga na coraz to mniejsze osobniki *Daphnia* w miarę ubywania osobników większych padających szybciej ofiarą pstrąga ze względu na swą lepszą widzialność, wynikającą również z małej przezroczystości noszonych przez nie jaj (Gliwicz 1981).

Powyższe rozumowanie wydaje się przekonujące, mimo to jednak budzi te same wątpliwości, co przedstawione wcześniej wyjaśnienie ekstynkcji gatunków wioślarek o dużych rozmiarach w trakcie procesu eutrofizacji bezpośrednim oddziaływaniem rosnącej presji ryb planktonożernych. Wątpliwości te pogłębiają obserwacje sezonowych zmian w charakterze odżywiania się pstrąga źródlanego, który w okresie wolnym od lodu, na który przypada główna faza rozwoju *Daphnia pulicaria*, specjalizuje się głównie w chwytaniu pokarmu powietrznego (Dawidowicz i Gliwicz 1983). Ten sam charakter odżywiania cechuje również palię wędrowną w jeziorach alpejskich Tyrolu (Pechlaner i in. 1972), gdzie *Daphnia* miała zapewne podobny cykl sezonowy, zanim palia została tam wprowadzona.

Tak jak w przypadku ekstynkcji związanych z eutrofizacją, tak i tu jednak pojawia się alternatywne wyjaśnienie ekstynkcji populacji nie na skutek oddziaływań od szczytu, ale od podstawy struktury troficznej.

Gdy patrzymy na schematyczny obraz zmian liczebności *Daphnia pulicaria* w bezrybnym jeziorze tatrzańskim (rys. 13a), rzuca się nam w oczy synchronizacja wylęgu embrionów tego gatunku przypadającego na okres następujący bezpośrednio po zejściu pokrywy lodowej i krótkotrwałej cyrkulacji wód jeziora. Ten okres faworyzowany jest przez dobór naturalny jako jedyny, w którym wylęgające się ze spoczywających na dnie jaj młode wioślarki napotykają na stosunkowo dobre warunki pokarmowe. Ani wcześniej, ani później nie są one korzystniejsze. Wcześniej, po okresie długotrwałej stagnacji zimowej, zarówno zasoby soli pokarmowych, jak też martwej materii organicznej znajdują się na dnie. Później, rozwijające się dzięki poderwanym z dna w czasie mieszania zasobom mineralnym glony stają się ponownie mało liczne na skutek ich eksploatacji przez te wioślarki, które miały szczęście wykluć się z jaj w odpowiednim momencie. Oczywiście sygnałem informującym o tym, że nad-



Rys. 13. Zmiany liczebności starej (linia przerywana) i nowej (linia ciągła) generacji *Daphnia pulicaria* oraz *Cyclops abyssorum tatricus* w tatrzańskim jeziorze bezrybnym (a — Wielki Staw z Pięciu Polskich w r. 1980) i jeziorze zarybionym pstrągiem źródlanym (b — Zielony Staw Gąsienicowy w r. 1980). Zmiany liczebności *Holopedium gibberum* podobne są do zmian liczebności *Daphnia*, zmiany liczebności obu gatunków wrotków z rodzajów *Polyarthra* i *Keratella* podobne są w obu sytuacjach do zmian liczebności młodej generacji *Cyclops*. W jeziorze zarybionym masowy rozwój naupliusów *Cyclops* i wrotków przy nieobecności dojrzałych widłonogów drapieżnych następuje na tyle wcześnie, że wiosenny wzrost koncentracji kontrolowanej przez nie zawiesiny pokarmowej może być niewystarczający dla przeżycia wylęgających się właśnie w tym czasie z jaj wioślarek. Wg Gliwicza (1985), zmodyfikowane

Changes in densities of the old (broken line) and the young (solid line) generation of *Daphnia pulicaria* (top panel of each a and b) and *Cyclops abyssorum tatricus* (bottom panel of a and b) in fishless (a) and (b) stocked Tatra lake. Other cladoceran *Holopedium gibberum* follows *Daphnia*'s curve, both rotifers *Keratella* and *Polyarthra* follow young *Cyclops* generation curve. In the stocked lake, early mass appearance of *Cyclops* nauplii and rotifers in the absence of predatory and cannibalistic adults of *Cyclops* results in lower concentration of food suspension that may not be high enough to allow survival of young cladocerans hatching from resting eggs. After Gliwicz (1985), modified

chodzi najlepszy moment, mogą być zmiany intensywności światła po zejściu lodów lub temperatury czy natlenienia wód przydennych w czasie cyrkulacji.

Wydaje się, że analogiczna strategia obowiązywała również w tych jeziorach, w których na skutek zarybienia wioślarki uległy zagładzie. Po introdukcji ryb sytuacja radykalnie się jednak zmieniła. Obecnie, gdy stara generacja widłonogów wycinana jest co wiosny w pień przez wygłodniałego pstrąga, następuje nagła eksplozja młodej generacji nie kontrolowanej już przez kanibalizm dorosłych osobników (rys. 13b), tak jak miało to miejsce przed zarybieniem (rys. 13a). Prawdopodobnie również ze względu na brak dorosłych widłonogów następuje równoległe szybki wzrost liczebności obu kosmopolitycznych gatunków wrotków. Przebieg krzywych ich liczebności w tym czasie pokrywa się z przebiegiem krzywych liczebności młodej generacji widłonogów w obu sytuacjach (rys. 13a i b). Gdy pokrywa lodowa znika i jezioro ulega mieszaniu, są już liczne naupliusy i wrotki, by wykorzystać rosnące koncentracje pokarmu. Nie jest to już najlepszy moment na wykluwanie się z jaj młodych wioślarek. Ten jednak moment pozostawał najlepszy przez kilkanaście tysięcy lat, wystarczająco długi czas, by dobór naturalny zdążył wyselekcjonować odpowiednią reakcję na zmiany sygnałów środowiskowych u *Daphnia pulicaria* i *Holopedium gibberum* z jezior tatrzańskich. Młode wioślarki wykluwały się więc nadal w tym samym czasie i nie były w stanie utrzymać się przy życiu w sytuacji zredukowanej koncentracji pokarmu.

Limitacja pokarmowa ogranicza rozród i wzrost wszystkich osobników populacji, szczególnie populacji o niewielkiej zmienności genetycznej, jaką niewątpliwie jest w każdym jeziorze tatrzańskim populacja partenogenetycznie rozmnażającej się wioślarki, która teoretycznie stanowić może nawet jeden pojedynczy klon. Jeśli w krytycznym momencie zabraknie pokarmu, może nastąpić zagłada wszystkich osobników bądź to na skutek śmierci głodowej, bądź w wyniku zahamowania rozrodu. Może to właśnie dlatego łatwiej nam zaakceptować brak pokarmu niż drapieżnictwo jako ostateczną przyczynę ekstynkcji wioślarek w jeziorach tatrzańskich.

8. Główne zagrożenia cywilizacyjne

Konflikt pomiędzy konsumpcyjnym i konserwatorskim stosunkiem człowieka do przyrody stawia nas przed koniecznością poszukiwania rozsądnych kompromisów. Jedną z uniwersalnych koncepcji takiego kompromisu jest przestrzenny podział biosfery na tereny intensywnej gospodarki rolniczej i przemysłowej oraz tereny pozostawione naturze jako swego rodzaju „rezerwy biosfery”, na których kontynuować by się mogły niezakłócone przez presję naszej cywilizacji naturalne procesy przyrodnicze.

Jednak nawet w obrębie takiego rozwiązania konflikt ten nie przestaje być aktualny, zarówno ze względu na dysproporcję pomiędzy wielkością obszarów chronionych i otaczających je obszarów intensywnej gospodarki oddziałujących w wielkim promieniu poprzez emisję do atmosfery, jak też ze względu na to, że konfliktu tego nie jest pozbawiona sama idea tworzenia terenów chronionych. Rezerwaty przyrody i parki narodowe tworzone są przecież nie tylko „dla dobra” samej przyrody, ale również dla dobra człowieka, i to nie tylko w tym celu, by zachować dla przyszłych pokoleń fragmenty urozmaiconych układów przyrodniczych wraz z ich bogatą „pulą genową”, ale też i w tym celu, by stworzyć człowiekowi możliwości bezpośredniego obcowania z przyrodą w celu zaspokojenia jego potrzeb estetycznych, zdrowotnych, rekreacyjnych i naukowych. Trudno też dziwić się temu, że turystyka, rekreacja i nauka kierują się w stronę najbardziej atrakcyjnych fragmentów krajobrazu, które właśnie ze względu na swe wysokie walory przyrodnicze objęte zostały ochroną rezerwatową lub granicami parków narodowych. Sam fakt nadania jakiemuś obszarowi statusu terenu chronionego przyczynia się więc do wzrostu zainteresowania tym obszarem i w konsekwencji prowadzi do przyspieszenia jego dewastacji.

Wydaje się, że dotyczy to w znacznym stopniu obszarów Tatrzańskiego Parku Narodowego, a szczególnie jezior tatrzańskich, które wraz ze spływającymi ze zlewni wodami zbierają ostatecznie w swych basenach wszelkie możliwe efekty działania człowieka na terenie ich zlewni oraz poza ich granicami. Człowiek zawsze najchętniej osiedlał się lub zatrzymywał na popas nad brzegami wód, które ułatwiały transport, zwiększały obronność, urozmaicały pożywienie, a nade wszystko zapewniały źródło wody niezbędnej do celów konsumpcyjnych, sanitarnych i gospodarczych. Sąsiedztwo wody miało też niewątpliwie znaczenie estetyczne, które dziś tak bardzo sobie cenimy. Nic tedy dziwnego, że większość schronisk tatrzańskich wybudowano nad brzegami jezior, że główne szlaki turystyczne wiją się wzdłuż ich linii brzegowej i wreszcie że postój w czasie tatrzańskiej wycieczki odbywa się z reguły nad napotkanym stawem.

Czy należy sądzić, by mało intensywna gospodarka człowieka na terenie dolin tatrzańskich w przeszłości mogła odcisnąć znaczące piętno na współczesnych cechach jezior wypełniających te doliny? Jediną formą aktywności człowieka, która przyczynić się by mogła do wzrostu żyzności jezior tatrzańskich, było pasterstwo, szczególnie w ostatnich dziesięcioleciach ubiegłego stulecia, gdy liczba owiec i bydła wyprowadzana na hale Morskie Oko, Pięć Stawów Polskich i Gąsienicową znacznie wzrosła na skutek pogorszenia się sytuacji wsi podhalańskiej w związku z jej ówczesnym przeludnieniem. Nic jednak nie wskazuje na to, by w największych jeziorach tatrzańskich nastąpiły wtedy jakiegokolwiek zmiany. Być może brak widocznych wpływów pasterstwa tamtego okresu na zbiorniki wodne Tatr wiąże się ze sposobem prowadzenia wypasów,

szczególnie zaś ze zwyczajem koszarowania owiec i skrzętnego zbierania owczego nawozu, który bacowie z pokaźnym zyskiem zwozili w dół na pola uprawne i łąki.

Wydaje się, że znacznie istotniejsze zmiany w stanie trofii jezior tatrzańskich przyniosły dopiero ostatnie dziesięciolecia. Trudno ocenić, w jakim stopniu zmiany te są konsekwencją zarybienia, a w jakim rzeczywistego wzbogacenia wód jeziornych w podstawowe sole mineralne. Trudno też w tej chwili o ocenę ilości fosforu i azotu dostających się do jezior z opadem atmosferycznym, ilości dostających się do jezior na skutek aktywności pokarmowej wprowadzonych tam ryb („ryba—pułapka”) oraz ilości tych pierwiastków, szczególnie fosforu, dostających się do jezior bezpośrednio ze zlewni. W bezpośrednim dopływie ze zlewni niewątpliwie rolę dominującą spełniają schroniska, np. stare schronisko PTTK nad Morskim Okiem oraz nowe schronisko PTTK nad Przednim Stawem z Pięciu Stawów Polskich, łatwo jednak wyobrazić sobie w tym procesie również udział indywidualnych turystów, szczególnie zaś tych, którzy nie zdają sobie sprawy z ubocznych efektów działania detergentów. Zawartość fosforu w stosowanych dziś w kraju detergentach sięga 17%, zatem w kilogramowym opakowaniu proszku do prania czy płynu do mycia naczyń znajdować się może ok. 150 g czystego fosforu w formie łatwo rozpuszczalnych i łatwo przyswajalnych dla glonów planktonowych fosforanów skondensowanych (głównie TPP, czyli $\text{Na}_3\text{P}_3\text{O}_{10}$), a więc tyle ile wg naszej wstępnej oceny opada obecnie z atmosfery w rejonie Tatr na powierzchnię 1 ha w ciągu całego roku.

Nie można mieć wątpliwości co do tego, że dopływ fosforu i innych pierwiastków biogennych do jezior tatrzańskich powiększył się istotnie w ciągu ostatnich lat zarówno w wyniku coraz silniejszego zanieczyszczenia atmosfery jak też gwałtownego wzrostu liczby turystów w Tatrach. Można jednak mieć wątpliwości co do tego, czy zwiększona dostawa tych pierwiastków do jezior tatrzańskich sama w sobie spowodowała wzrost ich trofii. Wydaje się, że większe jeziora tatrzańskie uporałyby się z nadmiarem fosforu i innych pierwiastków biogennych poprzez deponowanie ich w osadach dennych, gdyby nie wprowadzono tam ryb. Jest rzeczą nader charakterystyczną, że najbardziej widoczne zmiany stanu trofii nastąpiły w tych jeziorach, które lekkomyślnie zarybiono w ostatnich dziesięcioleciach.

Sądzić zatem można, że spośród wszelkich zagrożeń, jakie niesie ze sobą działalność człowieka, groźniejszymi dla jezior tatrzańskich okazały się jak dotąd te związane z działalnością niewielkiej grupy ludzi, którzy w najlepszej wierze i bez świadomości możliwych konsekwencji wprowadzali do stawów tatrzańskich obce ich autochtonicznej faunie gatunki ryb łososiowatych. Wzmożony dopływ pierwiastków biogennych ma tu oczywiście też swoje niebagatelne znaczenie, umożliwia bowiem wzrost produkcji pierwotnej, niewielki co prawda w skali bezwzględnej, ale

dość pokaźny w skali względnej. Wywołuje on niewątpliwie pewną poprawę sytuacji pokarmowej ryb. O ile wczesne introdukcje ryb do jezior tatrzańskich ponawiane uparcie od końca ubiegłego stulecia kończyły się fiaskiem, o tyle introdukcje w ostatnich dziesięcioleciach okazały się udane, pociągając za sobą zagładę wioślarek i — w konsekwencji — wzrost epilimnetycznych i hypolimnetycznych objawów eutrofizacji.

Główne zagrożenia cywilizacyjne wynikają więc w jakiejś mierze z unikatowego charakteru jezior tatrzańskich i unikatowego charakteru całego, niewielkiego obszaru Tatr. Choć objęty prawną ochroną, nie może się on obronić ani przed zanieczyszczeniem atmosfery wskutek emisji z sąsiednich terenów, ani przed wielkimi falami ruchu turystycznego, który prowadzi do zwiększenia się liczby punktowych i rozproszonych źródeł ścieków. Unikatowość jezior tatrzańskich stała się też wyzwaniem dla wędkarzy, którzy ścierpieć nie mogli tego, że tak wspaniałe jeziora „leżały odłogiem”. Ultraoligotrofia jezior tatrzańskich, równoznaczna z drastyczną limitacją pokarmową wszystkich poziomów troficznych, czyni ich biocenozy nadzwyczaj wrażliwymi i podatnymi na wszelkie zmiany zarówno od podstawy (użyźnienie), jak też i od szczytu (zarybienie) struktury troficznej.

9. Uwagi końcowe

Na podstawie przedstawionych powyżej spostrzeżeń można zaryzykować twierdzenie, że jeziora tatrzańskie ulegają nieznacznej eutrofizacji wskutek zwiększonej w ostatnich latach dostawy fosforu i innych pierwiastków biogennych. Użyźnienie ultraoligotroficznych jezior nie znalazłoby jednak odbicia we wzroście objawów eutrofizacji, gdyby nie wprowadzono ryb łososiowatych, których obecność, poprzez aktywność pokarmową i związaną z nią przebudowę zespołów zooplanktonu prowadzi nieuchronnie do zwiększonej biomasy fitoplanktonu wywołującej spadek przezroczystości wody i pogłębione deficyty tlenowe w czasie stagnacji zimowej.

Stopniowe zarybianie jezior tatrzańskich stworzyło nową sytuację ekologiczną dla wszystkich zamieszkujących je do tej pory gatunków planktonowych. Większość z nich, wyspecjalizowana zapewne jednostronnie w procesach radzenia sobie w środowiskach ekstremalnie ubogich w zasoby pokarmowe, okazała się całkowicie bezbronna wobec „nieznanego” sobie drapieżcy lub też wobec nowych sytuacji pokarmowych, jakie ukształtowały się po wprowadzeniu ryb. Nieliczne gatunki okazały się odporne dzięki swym charakterystycznym cechom zastanym (np. „niestrawialności” jaj) lub szybkiemu wyselekcjonowaniu się pod presją działania drapieżcy cech nowych (np. behawioru migracji dobowej). Ten niezamierzony eksperyment na wielką skalę, który rozpoczął się przed stu laty w wyniku zarybienia jezior tatrzańskich, trwa nadal i nadal wyma-

ga rzetelnej obserwacji. Przynieść nam ona może wiele cennych ilustracji działania podstawowych zasad ekologii nie wyłączając zasady fundamentalnej, jaką niewątpliwie pozostaje dla ekologa prawo doboru naturalnego.

Zanim zadecydujemy, jakimi metodami przeciwdziałać zmianom statusu troficznego jezior tatrzańskich w przyszłości, zmiany te nadal musimy kontrolować. Jest to tym bardziej konieczne, że również nad stawami tatrzańskimi zawisło ostatnio nowe zagrożenie, jakim jest zakwaszanie wód. Kontrola stanu trofii oraz kontrola procesów acydyfikacji stać się winny więc obok kontroli struktury biocenoz jeziornych integralnymi składowymi programu kontroli (monitoringu) jezior tatrzańskich, jaki wkrótce zamierzają podjąć wspólnymi siłami Zakład Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego oraz Zakład Biologii Wód PAN.

Sytuacja, w jakiej znalazły się dziś jeziora tatrzańskie przypomina tę, w jakiej również w wyniku działania człowieka znajdują się łąki tatrzańskie powyżej górnej granicy lasu (hale) i polany w reglu górnym i dolnym, gdzie w wyniku wypasów lub koszenia powstały biocenozy zupełnie odmienne od pierwotnych biocenoz naturalnych. W obu przypadkach opinia ekologów pozostanie prawdopodobnie na długie lata ostro podzielona, trudno bowiem o racjonalne rozstrzygnięcie dylematu, czy lepiej umożliwić powrót do stanu wyjściowego (pozbyć się ryb i owiec), czy raczej lepiej utrzymać stan obecny, w którym wzrok sycić możemy co wiosny fioletem kobierców krokusów i kontynuować obserwacje nad działaniem sił doboru naturalnego wywołujących na naszych oczach powstawanie nowych cech u gatunków fauny planktonowej.

Piśmiennictwo

- Alsterberg G. 1929 — Über das aktuelle und absolute O₂-Defizit der Seen in Sommer — Bot. Notiser, 1929: 354—376.
- Bombówna M. 1965 — Hydrochemical investigations of the Morskie Oko Lake and the Czarny Staw Lake above the Morskie Oko in the Tatra Mountains (W: Limnological investigations in the Tatra Mts and Dunajec River Basin) — Kom. Zagosp. Ziem górsk. PAN, Kraków, 11: 7—17.
- Bretschko G. 1975 — Ökosystemstudie Vorderer Finstertaler See. *Cyclops abyssorum tatricus* — Jahrb. Abt. Limnol. Innsbr. 1: 134—137.
- Brooks J. L., Dodson S. 1965 — Predation, body size and composition of the plankton — Sci. 150: 28—35.
- Carlson R. E. 1977 — A trophic state index for lakes — Limnol. Oceanogr. 22: 361—369.
- Dawidowicz P. 1985 — Ryby a wielkość puli fosforu w jeziorze — Wiad. ekol. 31: 391—400.
- Dawidowicz P., Gliwicz Z. M. 1983 — Food of brook charr in extreme oligotrophic conditions of an alpine lake — Environ. Biol. Fishes, 8: 55—60.
- Eppacher T. 1968 — Physiographie und Zooplankton des Gossenköllesee — Ber. Naturwiss.-Med. Ver. Innsbr., 56: 31—123.

- Gajl K. 1926 — Hydrobiologische Studien. I. Biocönosen der *Phyllopoda* und *Copepoda* (excl. *Harpacticidae*) des See Toporowy im polnischen Teile des Tatra-gebirges — Bull. int. Acad. pol. Sci. Lett. Cl. Sci. math. nat., Sér. B, 881—954.
- Geller W., Müller H. 1981 — The filtration apparatus of *Cladocera*: filter mesh-sizes and their implications on food selectivity — *Oecologia* (Berl.) 49: 316—321.
- Gliwicz Z. M. 1963 — Wpływ zarybienia na biocenozy jezior tatrzańskich — *Chrońmy Przyr. ojcz.* 5: 27—35.
- Gliwicz Z. M. 1967 — Zooplankton and temperature-oxygen conditions of two alpine lakes of the Tatra Mountains — *Pol. Arch. Hydrobiol.* 14 (27): 53—72.
- Gliwicz Z. M. 1975 — Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton — *Verh. int. Verein. Limnol.* 19: 1490—1497.
- Gliwicz Z. M. 1977 — Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake — *Ekol. pol.* 25: 179—225.
- Gliwicz Z. M. 1979a — Metalimnetic gradients and trophic state of lake epilimnia — *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 37: 121—143.
- Gliwicz Z. M. 1979b — Thermal stratification, organic matter loss to the hypolimnia and residence time of a nutrient unit in the epilimnia of small temperate lakes — *Bull. Acad. pol. Sci. Sér. Sci. biol.* 25: 621—626.
- Gliwicz Z. M. 1980a — Extinction of planktonic cladoceran species from alpine lakes stocked with fish planktivores (W: *Paleolimnology of Lake Biwa and the Japanese Pleistocene*. Red. S. Horie) — *Kyoto University*, 8: 3—22.
- Gliwicz Z. M. 1980b — Filtering rates, food size selection and feeding rates in cladocerans — another aspect of interspecific competition in filter-feeding zooplankton (W: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. Red. W. C. Kerfoot) — *Special symp., Vol. 3, ASLO, Hanover, London*, 282—291.
- Gliwicz Z. M. 1980c — Metalimnetic gradient and phosphorus loss from the epilimnion in stratified eutrophic lakes — *Developments in Hydrobiology*, 2: 23—27.
- Gliwicz Z. M. 1981 — Jeziora tatrzańskie wobec zagrożeń cywilizacyjnych (W: *Ochrona Tatr w Polsce Ludowej. Sympozjum „Tatry '81”*, Red. Z. Wójcik) — *Warszawa*, 287—303.
- Gliwicz Z. M. 1985 — Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species — *Beih. Ergebn. Limnol.* 21: 419—430.
- Gliwicz Z. M., Kowalczewski A. 1981 — Epilimnetic and hypolimnetic symptoms of eutrophication in Great Mazurian Lakes, Poland — *Freshw. Biol.* 11: 425—433.
- Gliwicz Z. M., Kowalczewski A., Ozimek T., Pieczyńska E., Prejs A., Prejs K., Rybak J. I. 1980 — Ocena stopnia eutrofizacji Wielkich Jezior Mazurskich — *Wydawnictwa Akcydensowe, Warszawa*, ss. 103.
- Gliwicz Z. M., Prejs A. 1977 — Can planktivorous fish keep in check planktonic crustacean populations? A test of size-efficiency hypothesis in typical Polish lakes — *Ekol. pol.* 25: 567—591.
- Gliwicz Z. M., Rowan M. G. 1984 — Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (*Copepoda*, *Crustacea*) in alpine lakes stocked with planktivorous fish — *Limnol. Oceanogr.* 29: 1290—1299.
- Goulden C. E. 1964 — The history of the cladoceran fauna of Esthwaite Water (England) and its limnological significance — *Arch. Hydrobiol.* 60: 1—52.
- Gutwiński R. 1909 — Flora algarum montium Tatrensiium — *Bull. int. Acad. Sci. Lett., Cracovie, Cl. Sci. math. nat.*, 415—560.
- Hall D. J., Threlkeld S. T., Burns C. W., Crowley P. H. 1976 — The size efficiency hypothesis and the size structure of zooplankton communities — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 7: 177—208.

- Hrbačková-Esslova N. 1962 — Postembryonic development of cladocerans. I. *Daphnia pulex* group — Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 23: 212—223.
- Hutchinson E. G. 1957 — A treatise on limnology. I. Geography, physics and chemistry — John Wiley and Sons, Inc., New York, ss. 1015.
- Kerfoot W. C. 1974 — Net accumulation rates and the history of cladoceran communities — Ecology, 55: 51—61.
- Kondracki J. 1984 — Badania paleolimnologiczne w Tatrach w latach 1974—1978 — Pr. Stud. geogr. UW, 5: 25—37.
- Kownacki A., Kownacka M. 1965 — The bottom fauna of the lakes Morskie Oko and Wielki Staw in the Polish Tatra Mountains (W: Limnological investigations in the Tatra Mts and Dunajec River Basin) — Kom. Zagosp. Ziem górsk. PAN, Kraków, 11: 33—38.
- Koźmiński Z. 1932 — Über die systematische Stellung von „*Cyclops strenuus*“ aus den Gebirgsseen — Arch. Hydrobiol. Ryb. 6: 140—151.
- Lityński A. 1913 — Revision der Cladocerenfauna der Tatra-Seen. I Teil. *Daphnidae* — Bull. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie, Cl. Sci. math. nat., Sér. B, 566—623.
- Mellors W. K. 1975 — Selective predation of ehippial *Daphnia* and the resistance of ehippial eggs to digestion — Ecology, 56: 974—980.
- Minkiewicz S. 1912 — Die Winterfauna dreier Tatra-Seen — Bull. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie, Cl. Sci. math. nat. Sér. B, 833—854.
- Minkiewicz S. 1914 — Przegląd fauny jezior tatrzańskich — Spraw. Kom. fizjogr. 58: 114—137.
- Minkiewicz S. 1917 — Die Crustaceen der Tatra-Seen — Bull. int. Acad. Sci. Lett. Cracovie, Cl. Sci. math. nat., Sér. B, 262—278.
- Nyka J. 1954 — Dolina Roztoki i Pięciu Stawów — Sport i Turystyka, Warszawa, ss. 136.
- Nyka J. 1956 — Dolina Rybiego Potoku (Morskiego Oka) — Sport i Turystyka, Warszawa, ss. 204.
- Oleksynowa K., Komornicki T. 1965 — The chemical composition of water in the Polish Tatra Mountains and the problem of its variation in time (W: Limnological investigations in the Tatra Mts and Dunajec River Basin) — Kom. Zagosp. Ziem górsk. PAN, Kraków, 11: 91—111.
- Olszewski P. 1939 — Kilka danych o chemizmie wód w okolicy Hali Gąsienicowej — Spraw. Kom. fizjogr. 72: 501—531.
- Olszewski P. 1948 — Zimowe stosunki tlenowe większych jezior tatrzańskich — Rozpr. Wydz. mat.-przyr. PAU, 72: 185—264.
- Pechlaner R. 1966 — Salmonideneinsätze in Hochgebirgsseen und Tümpel der Ostalpen — Verh. int. Verein. Limnol. 16: 1182—1191.
- Pechlaner R., Bretschko G., Gollmann P., Pfeifer H., Tizler M., Weissenbach H. P. 1972 — The production processes in two high mountain lakes (Vorderer and Hinterer Finstertaler See, Kühtai, Austria) (W: Productivity problems of freshwater. Red. Z. Kajak, A. Hillbricht-Ilkowska) — PWN, Warszawa—Kraków, 239—269.
- Praptokardiyo K. 1979 — Populationsdynamik und Produktion von *Cyclops abyssorum tatricus* (Kozminski 1927) im Gossenköllesee (2413 m ü.N.N., Kühtai, Tirol) — Diss. Abt. Limnol. Innsbr. 15: 1—83.
- Prejs K. 1977 — The species diversity, numbers and biomass of benthic nematodes in central part of lakes with different trophy — Ecol. pol. 25: 31—44.
- Reynolds C. S. 1984 — The ecology of freshwater phytoplankton — Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, ss. 384.

- Shapiro J., Lamarra V., Lynch M. 1975 — Biomanipulation: An ecosystem approach to lake restoration (W: Water quality management through biological control) — Proc. Symp. Univ. Florida Dep. Environ. Eng. 85—96.
- Stangenberg M. 1937 — Zur Hydrochemie der Tatrseen — Verh. int. Verein. Limnol. 8: 211—220.
- Stasiak I. E. 1981 — Rekonstrukcja zmian w składzie zooplanktonu jezior tatrzańskich na podstawie badań paleolimnologicznych — Zakład Hydrobiologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa, ss. 34 (praca magisterska).
- Szaflarski J. 1936 — Przezroczystość i barwa wód jezior tatrzańskich — Wiad. Służ. geogr. 10: 387—394.
- Szeroczyńska K. 1984 — Analiza *Cladocera* w osadach niektórych jezior tatrzańskich — Pr. Stud. geogr., UW, 5: 93—102.
- Śliwerski K. 1934 — Pomiar batymetryczny jezior w Tatrach — Wiad. Służ. geogr. 8: 387—412.
- Wasyluk K. 1965 — Remnants of algae in bottom sediments of the lakes Wielki Staw and Morskie Oko in the Tatra Mountains (W: Limnological investigations in the Tatra Mts and Dunajec River Basin) — Kom. Zagosp. Ziem górsk. PAN, Kraków, 11: 39—58.
- Webster K. E., Peters R. H. 1978 — Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspension — Limnol. Oceanogr. 23: 1238—1245.
- Wicik B. 1984 — Osady jezior tatrzańskich i etapy ich akumulacji — Pr. Stud. geogr. UW, 5: 55—69.
- Wierzejski A. 1882 — Materiały do fauny jezior tatrzańskich — Spraw. Kom. fizjogr. 16: 215—239.
- Wierzejski A. 1883 — Zarys fauny stawów tatrzańskich — Pam. Tow. tatr. 8: 95—123.
- Więckowski K. 1984 — Makroskopowa charakterystyka osadów dennych jezior tatrzańskich — Pr. Stud. Geogr. UW, 5: 39—54.
- Woźniczka K. 1964 — Plankton stawów w Dolinie Pięciu Stawów Polskich w Tatrach — Zakład Hydrobiologii Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków, ss. 47, (praca magisterska).
- Woźniczka K. 1965 — The zooplankton of the Valley of the Five Polish Lakes in the Tatra Mountains (W: Limnological investigations in the Tatra Mts and Dunajec River Basin) — Kom. Zagosp. Ziem górsk. PAN, Kraków, 11: 19—31.

Summary

A set of data available since 1880 for many alpine lakes in Tatra Mountains, a granite rocky formation on the Polish-Czechoslovakian border, tempts to trace the expected long-term changes in the lakes' trophic state and to analyse possible reasons for eutrophication.

More than half of the total number of one hundred water-bodies in Tatra remains in the alpine zone (above timberline — 1550 m a.s.l.), 20 of them are lakes with area larger than 3 ha and maximum depth above 10 m (Fig. 1, Table I). All were created 10—13 thousand years ago in the phase of Dryas by glaciers. Most are typical circus lakes with distinct bathygraphic characteristics and lack of macrophytes in the litholittoral made of barren rocks (Fig. 2). Despite long existence of the lakes, there is only a thin layer (1—3 m) of bottom sediments in deepest spots of the basins composed mainly of mineral particles and of organic remnants of the terrestrial vegetation except of its surface layer that is rich in autochthonous organic material. All the lakes are ultraoligotrophic with Secchi disc readings

exceeding 20 m and no traces of anoxia during short summer stratification (July—August), but with marked oxygen depletions in deepest strata during long-lasting ice-cover period (October—May). Extreme oligotrophic status results from both, low nutrient loading from the relatively small watersheds (watershed area to lake volume ratio below $500 \text{ km}^2 \cdot \text{km}^{-3}$), and extremely rough climate (maximum summer epilimnetic temperatures below 10°C). Almost all the lakes were originally fishless due to high waterfalls and underground fractions of outflows that drain the lakes.

Both epi- and hypolimnetic indices of the trophic state were found to be increased in last decades in some lakes. Despite its high scattering, the Secchi disc readings were found to decrease significantly in two of the smallest (3.4 and 7.7 ha surface area) and shallowest (15 and 35 m maximum depth) lakes of the eight lakes analysed (Table II). Also oxygen content in the deepest strata at the end of the ice-cover period was found to be reduced over last decades more significantly in the same two lakes (Figs. 3—8). The calculated relative “hypolimnetic” aerial oxygen deficits during winter (the rate of oxygen consumption under ice-cover) appeared increased nearly three times in the two lakes whereas much lower increase was found in larger and deeper lakes (Table III). No any significant trend of acidification can be detected in the lakes.

More spectacular changes were found in plankton communities (Fig. 9). Of the original multispecific communities of zooplankton only one species *Cyclops abyssorum* was left along with two cosmopolitic rotifer species that became much more abundant after cladocerans were exterminated. From data on lakes for which the sequence of changes is best documented (Table IV), it becomes evident that the distinct change in zooplankton did not result from the change in the trophic state, but was caused by fish introductions.

The fish were first introduced to some Tatra lakes in the 1880-ties when the fry of *Salmo trutta m. lacustris*, *S. t. m. trutta*, *S. t. m. fario*, *S. gaidneri* and *Coregonus lavaretus* was used. Other lakes were stocked with some of the same species in 1920-ties, other with *Salvelinus fontinalis* at the end of 1940-ties or in 1960-ties. Some lakes remained fishless till 1980-ties when brook charr finally found its way to them from other lakes in the same valley.

In each lake for which appropriate data on zooplankton and stocking history are available (Table IV), the cladocerans become extinct within few years after major fish introduction. The effect of stocking is also evident on depth distribution of cladoceran remnants in the top sediment layer (Fig. 10). The same sharp decline in the number of *Daphnia ephippia* is also demonstrated on sediment cores from other alpine lakes in Tatra and in Alps where its depth in the core is significantly higher in lakes that were stocked much earlier.

It appears that the final effect of a fish introduction to an alpine lake that has been originally fish-free, would always be the same: the extinction of cladocerans, survival of a single *Cyclops* species, and occurrence of abundant rotifer species of the two genera — *Keratella* and *Polyarthra*. Zooplankton communities composed of these three components has been observed in many alpine lakes above timberline in Europe (Tatra and Alps) and North America (Colorado Rockies).

The rotifer populations are not affected by fish predation but *Cyclops abyssorum* is included into the fish diet regardless whether it is brook (Tatra) or alpine (Alps) charr. Moreover, egg-carrying females of *Cyclops* are highly selected as prey by both brook and the alpine charr, and females carrying larger numbers of eggs in egg-sacks are selected over females with fewer eggs. However, the density of *Cyclops* population is not affected by fish predation because charr shifts to *Cyclops* only in the end of winter when benthic food resources become unavailable due to near-bottom anoxia and when better visible egg-carrying females appear in the

lake. Since that time the old generation of *Cyclops* is quickly exterminated by fish (Fig. 11) but eggs are not affected since they pass the fish guts undamaged, sink to the bottom and hatch in the safety of sediments. The young generation of naupli becomes even more abundant when the old generation is exterminated by fish for the mortality induced by cannibalism is stopped. This is also the reason why the clutch size in *Cyclops* is not reduced in lakes stocked with fish (Fig. 12). Selective predation on females carrying larger numbers of eggs does not work as a natural selection factor when eggs are resistant to digestion. The clutch size is related to food conditions that are faced by newly hatched naupli — the number of eggs per female is higher in more eutrophic lakes where smaller eggs with less yolk can be produced (Fig. 12).

The extinction of cladoceran species observed in Tatra lakes within few years since introduction, may either result directly from predation (extermination of all individuals before maturation), or be indirectly induced by fish but directly result from food limitation in a crucial period of time. The latter may be associated with the fact that in the lakes stocked with charr both *Cyclops* naupli and rotifers become abundant early in the spring since there is no more adult predatory *Cyclops* to control their densities (Fig. 13). In fishless, ultraoligotrophic lakes of Tatra the natural selection favoured a proper time for hatching resting eggs in *Daphnia* and *Holopedium*. In the absence of fish all eggs hatch during short spring overturn of the lake (Fig. 13, top) when food is most abundant. After fish introduction the amount of food at that time of the season is not as high anymore due to already high naupli and rotifer abundance (Fig. 13, bottom). The food limitation seems more likely explanation for the cladoceran extinction than the direct effect of predation since starvation is not density dependent and may be attributed for mortality of all individuals in the population.

Although, there is evidence of the increased nutrient loading in Tatra lakes from the atmospheric sources and from the local human recreational activities, it seems doubtful whether the epi- and hypolimnetic symptoms of eutrophication were detected if the lakes remained fishless. The decrease in Secchi disc readings and the increase in the rate of oxygen consumption under ice-cover, both may directly or indirectly result from the activity of fish that (1) prevent nutrients from either their inactivation in sediments or exportation with emerging insects, and (2) removes filter feeding cladocerans that otherwise would efficiently control the standing crop and production of phytoplankton. The protection of the ultra-oligotrophic character of the lakes in Tatra can only be achieved in the future if both nutrient loading and fishery management were carefully controlled.