

Lech Kufel

Stacja Hydrobiologiczna
Instytutu Ekologii PAN
11-730 Mikołajki

**Eutrofizacja jezior,
czyli o niedostatkach pewnych
modeli empirycznych i potrzebie
spójnej koncepcji zjawiska**

Eutrophication of lakes
or on the shortcomings
of some empirical models
and the need for a coherent
concept of this phenomenon

1. Wstęp

Eutrofizacja jezior była przedmiotem licznych badań i została opisana w setkach, jeśli nie w tysiącach publikacji. Zgromadzony materiał posłużył między innymi do budowania empirycznych modeli dwojakiego rodzaju. Pierwszy typ modeli uzależnia żyzność wód jeziornych (mierzoną zwykle stężeniem fosforu lub azotu) od ładunku tych pierwiastków docierającego ze źródeł zewnętrznych (Vollenweider 1968, Chapra 1980, 1982, Uchmański i Szeligiewicz 1988). Drugi typ modeli (Sakamoto 1966, Dillon i Rigler 1974, Carlson 1977, Schindler i in. 1978, Smith 1982, Zdanowski 1982, Uchmański i Szeligiewicz 1988) wiąże biomasę fitoplanktonu (wyrażaną z reguły stężeniem chlorofilu) z zasobnością jezior w fosfor (czasem także w azot) wychodząc z założenia, że pierwiastki biogenne są czynnikiem limitującym produkcję pierwotną jeziora. Zmiennymi w tych modelach są średnie (sezonowe bądź roczne) stężenia fosforu i chlorofilu w strefie eufotycznej lub w całej kolumnie wody jeziornej. W dalszej części niniejszej pracy dyskutowane będą tylko modele drugiego rodzaju.

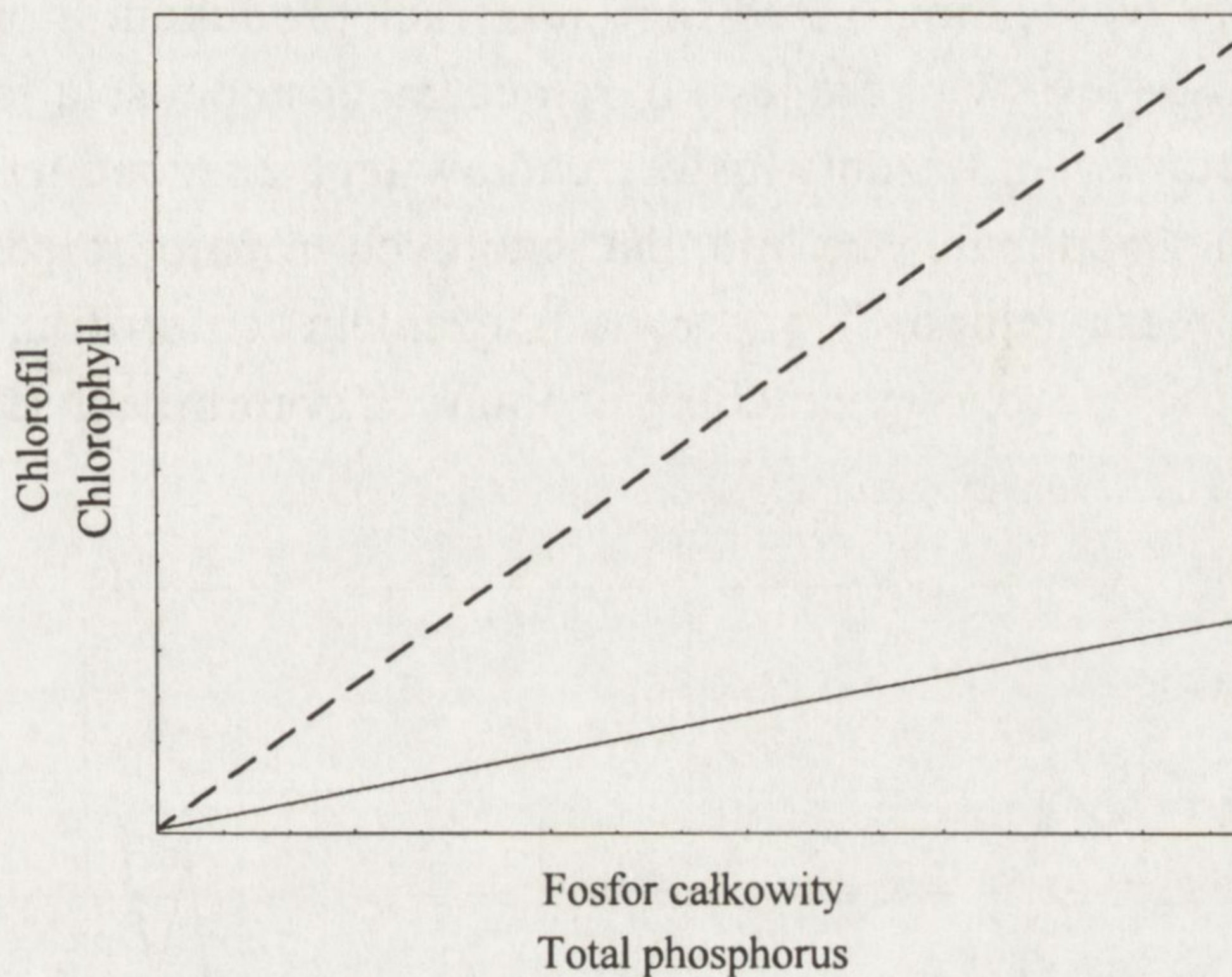
Modele empiryczne, acz klarowne i w wysokim stopniu objaśniające analizowane zależności, mają ograniczenia. Opisywane w nich zmienne są średnimi (sezonowymi lub rocznymi), nie uwzględniają zatem zmienności biomasy fitoplanktonu czy stężeń pierwiastków biogennych w ciągu roku. Stosowalność danego modelu jest ograniczona do przedziału, poza którym inny element środowiska (stężenie azotu zamiast fosforu, pochłanianie światła, turbulencja) zaczyna decydować o wielkości produkcji pierwotnej glonów.

Reynolds (1992), opierając się na danych dotyczących tempa pobierania fosforu przez glony, wykazał, że zmierzony poziom fosforu w wodzie jeziora określa maksymalną potencjalną wielkość produkcji pierwotnej (*P-limited carrying capacity*), która może, lecz nie musi realizować się w danym jeziorze czy w sezonie. Ponieważ modele przedstawiają pewien „uśredniony” stan jeziora (*average of behaviours* – Reynolds 1992), trudno oczekiwać, by sprawdzały się one w każdych warunkach. W istocie, wymienione modele zdają się nie mieć zastosowania do Wielkich Jezior Mazurskich (Kufel 1998, 1999, Kufel i Kufel 1999, Kufel w druku), jezior zlewni Krutyni (Hillbricht-Ilkowska i in. 1996) czy jezior suwalskich (Hillbricht-Ilkowska 1993).

U podstaw wszystkich wymienionych modeli tkwi przekonanie o kontroli i ograniczaniu produkcji glonów przez dostępność zasobów mineralnych (ang. *bottom-up control*). Równolegle jednak z badaniem zależności między zasobnością jezior w fosfor (czy azot) a wielkością produkcji fitoplanktonu rozwijała się koncepcja, że obfitość glonów może być regulowana przez roślinożerny zooplankton (Gliwicz 1969, Shapiro i in. 1975, Lampert i in. 1986), czy ogólniej, przez kaskadowe oddziaływania zespołów z wyższych poziomów troficznych (Carpenter i Kitchell 1993) (ang. *top-down control*). Powiązanie obu tych skrajnych koncepcji w jedną spójną teorię wymaga dalszych badań i syntetycznego opracowania. W niniejszej pracy chciałbym natomiast zwrócić uwagę na pewne niedocenione, bądź rzadziej uwzględniane ograniczenia modeli obu koncepcji i wynikające z nich konsekwencje zarówno poznawcze, jak i praktyczne.

2. Regulacja biomasy fitoplanktonu przez dostępność zasobów

Z porównania kilku modeli dokonanego przez Ahlgrena i in. (1988) widać, że nachylenie prostej regresji chlorofil $a = a(TP) + b$ względem osi OX (które jest miarą reakcji chlorofilu na wzrost stężenia fosforu w wodzie) może zmieniać się od 0,42 do 1,58 w zależności od przyjętego modelu (rys. 1). Oznacza to, że opisywana zależność ma zbliżony przebieg w przedziale niskich stężeń, natomiast w miarę wzrostu zasobności wód w fosfor zdolność przewidywania stężeń chlorofilu na podstawie stężenia fosforu maleje. Nawet pozostając w ramach jednego modelu (Vollenweider i Kerekes 1982) można stwierdzić, że określonej koncentracji fosforu mogą odpowiadać stężenia chlorofilu w bardzo szerokim zakresie. Lampert i Sommer (1996) wskazali, że stężeniu



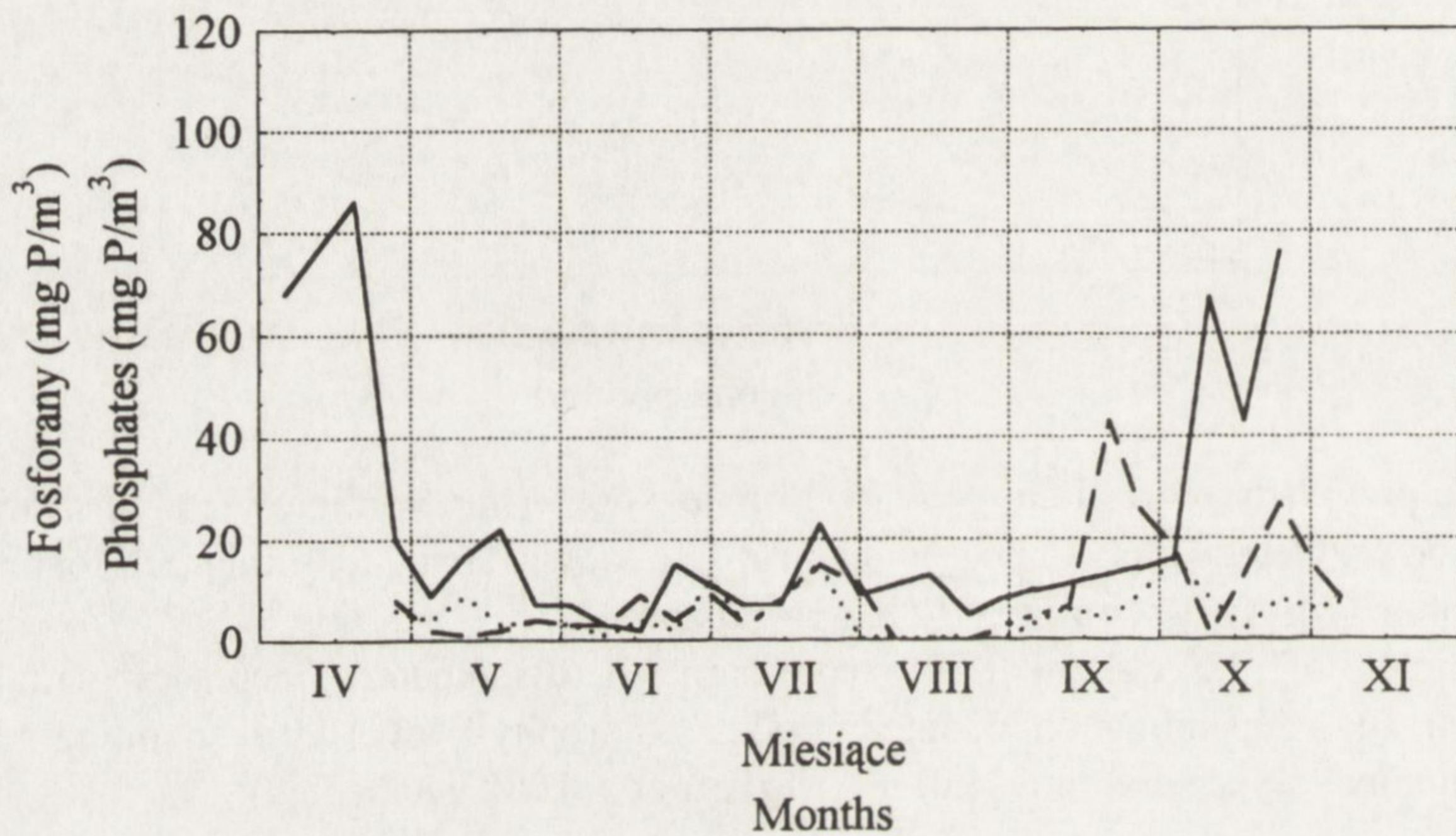
Rys. 1. Skrajne przykłady regresji $chl = f(TP)$. Rozbieżność rośnie w miarę wzrostu stężenia fosforu i w zależności od przyjętego modelu poziom chlorofilu odpowiadający tej samej puli fosforu może się różnić kilkukrotnie (wg Ahlgrena i in. 1988, uproszczone)

Extreme examples of the $chl = f(TP)$ regression. A discrepancy increases with increasing P concentration and, depending on adopted model, chlorophyll level corresponding to the same P concentration may vary several times (after Ahlgren et al. 1988, simplified)

całkowitego fosforu = $100 \mu\text{g/l}$ odpowiadają we wspomnianym modelu stężenia chlorofilu w przedziale od $7,8$ do $76 \mu\text{g/l}$ (przy 95% przedziale ufności). Już we wczesnym okresie konstruowania empirycznych modeli $chl = f(TP)$ Shapiro (1979) przestrzegał, że moc przewidywania modeli może być niewielka w odniesieniu do konkretnych jezior. W miarę wzrostu wartości obu zmiennych obserwował szybko rosnącą zmienność zarówno chlorofilu, jak i fosforu (szczególnie widoczną, kiedy zależność ujętą w formie logarytmicznej przedstawiono w układzie liniowym). Obok postulowanego przez Shapiro wpływu czynników biotycznych można znaleźć także inne powody, dla których zdolność objaśniająca modelu maleje w przedziale wyższych stężeń fosforu. Jednym z takich powodów jest zapewne statyczność omawianych modeli.

Jak wspomniano, elementami wyjściowymi przy konstruowaniu modeli są z reguły średnie wielkości chlorofilu i pierwiastków biogennych. Porównanie dwóch jezior mazurskich o różnej trofii dostarcza dowodów na iluzoryczność wniosków, jakie mogą płynąć z analizy uśrednionych danych. Zawartość mineralnego fosforu w eutroficznym Jeziorze Mikołajskim i w mezotroficznym jez. Kuc nie różnic się znacząco poza okresami wiosennej i jesiennej miksji

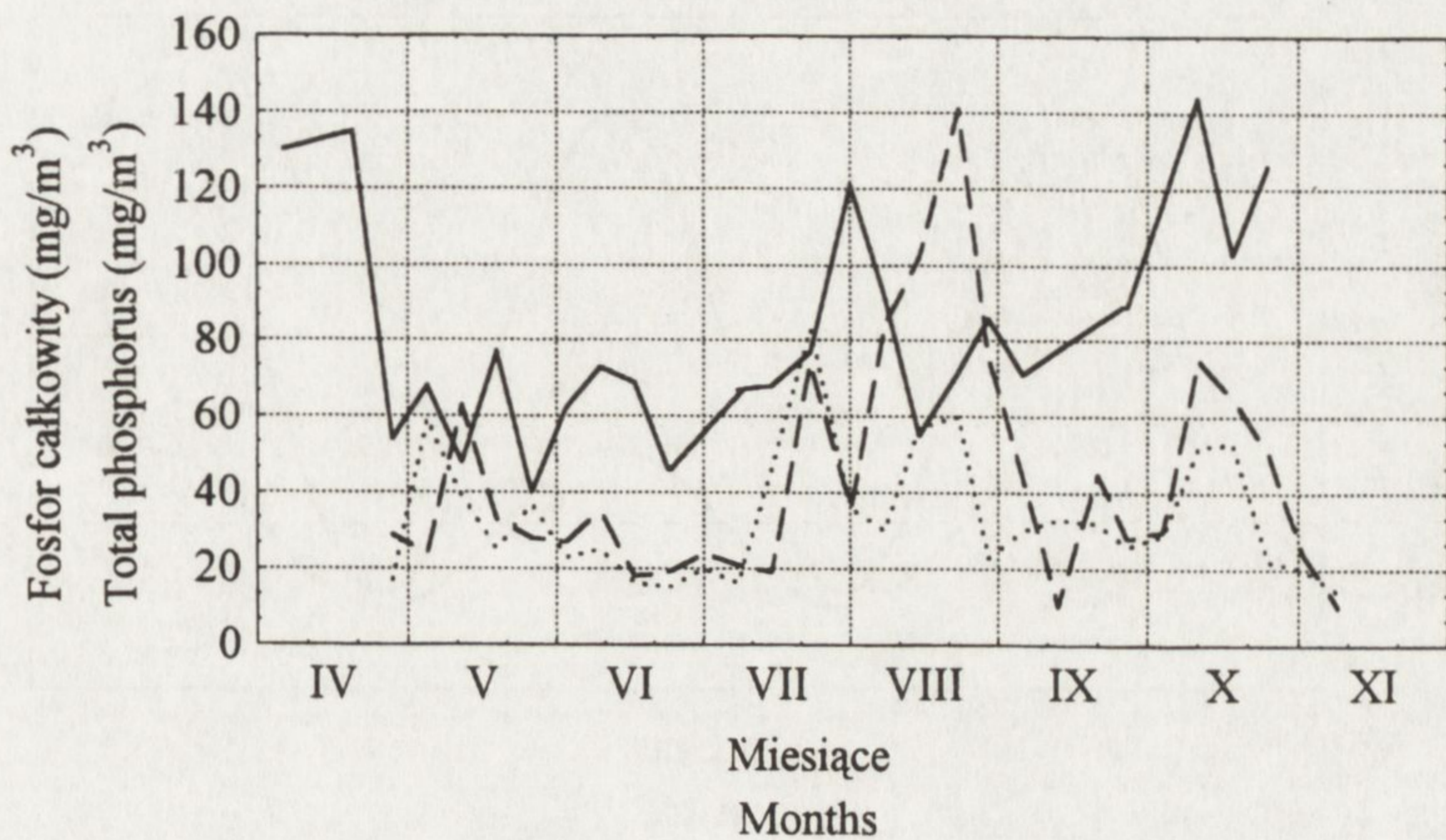
(rys. 2). Wydawać by się mogło, że w obu jeziorach produkcja fitoplanktonu jest w równym stopniu (jeśli w ogóle jest) ograniczana dostępnością fosforu. Gdyby nadto wziąć do porównań stężenia fosforu całkowitego z sezonu letniego (rys. 3), to okazałoby się podobnie, że nie ma istotnych różnic między jeziorami. Tymczasem biomasa glonów, mierzona stężeniem chlorofilu, ma istotnie odmienną wielkość i sezonowy przebieg w obu tych zbiornikach (rys. 4).



Rys. 2. Sezonowa zmienność fosforanów w epilimnionie Jeziora Mikołajskiego (linia ciągła) oraz w epi- (linia kropkowana) i metalimnionie (linia przerywana) jeziora Kuc (wg. Kufla w druku, zmienione)

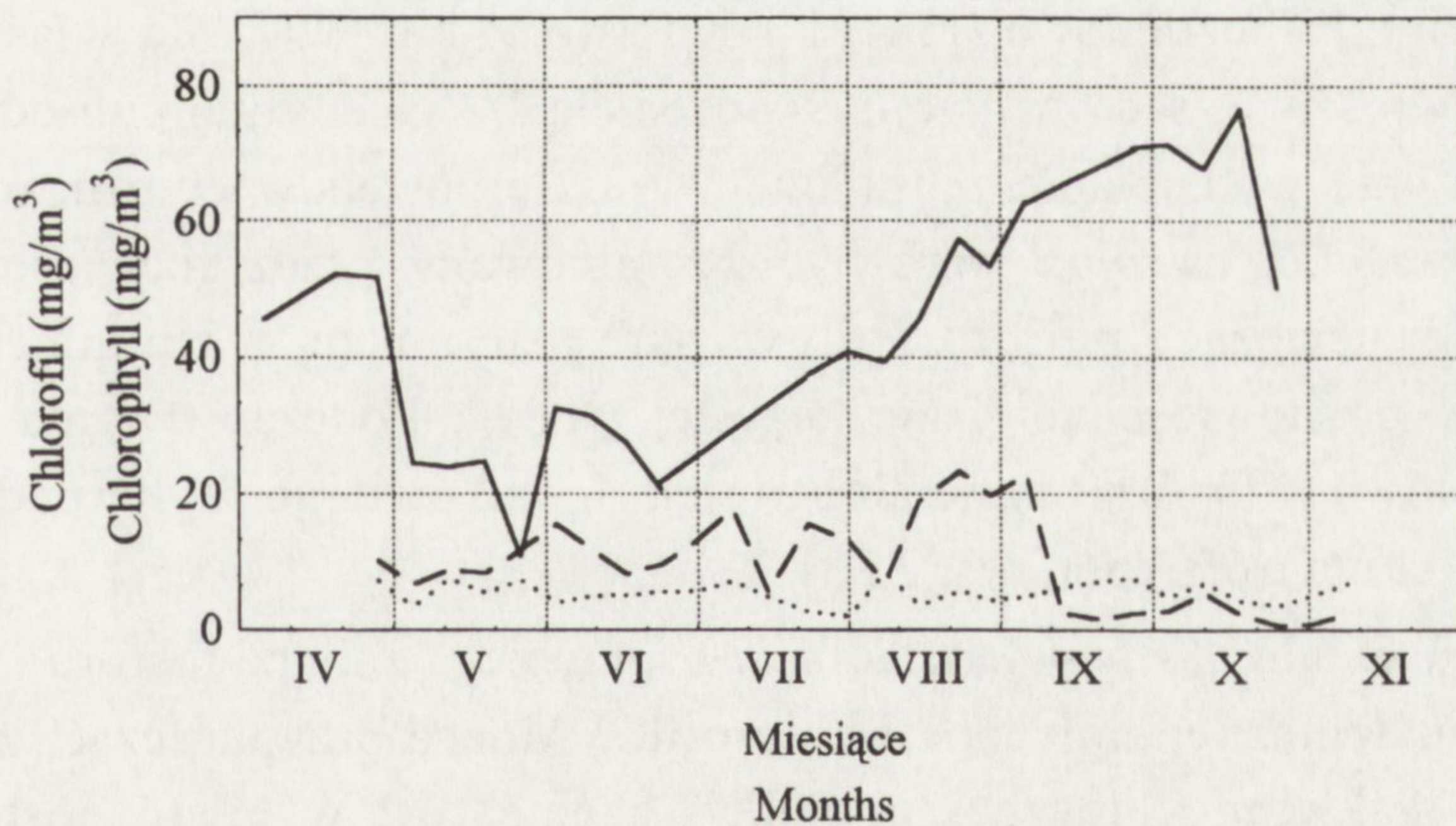
Seasonal variability of phosphates in the epilimnion of Lake Mikołajskie (solid line) and in the epi- (dotted line) and metalimnion (dashed line) of Lake Kuc (after Kufel in press, modified)

Różnice dynamiki fosforu w dwóch jeziorach mazurskich o różnej trofii są odzwierciedleniem szerszej prawidłowości obowiązującej przynajmniej w dymiktycznych jeziorach strefy umiarkowanej. Podobne zależności obserwowano w 17 jeziorach Szkocji i Północnej Irlandii (Gibson i in. 1996). Na podstawie wieloletnich analiz wymienieni autorzy wyprowadzili sinusoidalny przebieg zmian fosforu całkowitego w jeziorach (rys. 5). Amplituda wahań rośnie w miarę postępującej eutrofizacji jezior, podczas gdy minimalne mierzone stężenie fosforu tylko w niewielkim stopniu różnicuje zbiorniki o odmiennych trofii. Wiosenne maksimum fosforu w jeziorach eutroficznych załamuje się w wyniku sedymentacji łatwo opadających okrzemek (które z reguły tworzą wiosenny zakwit glonów) oraz ewentualnego współstrącania fosforu na opadających cząstkach węglanu wapnia, które tworzą się w wyniku



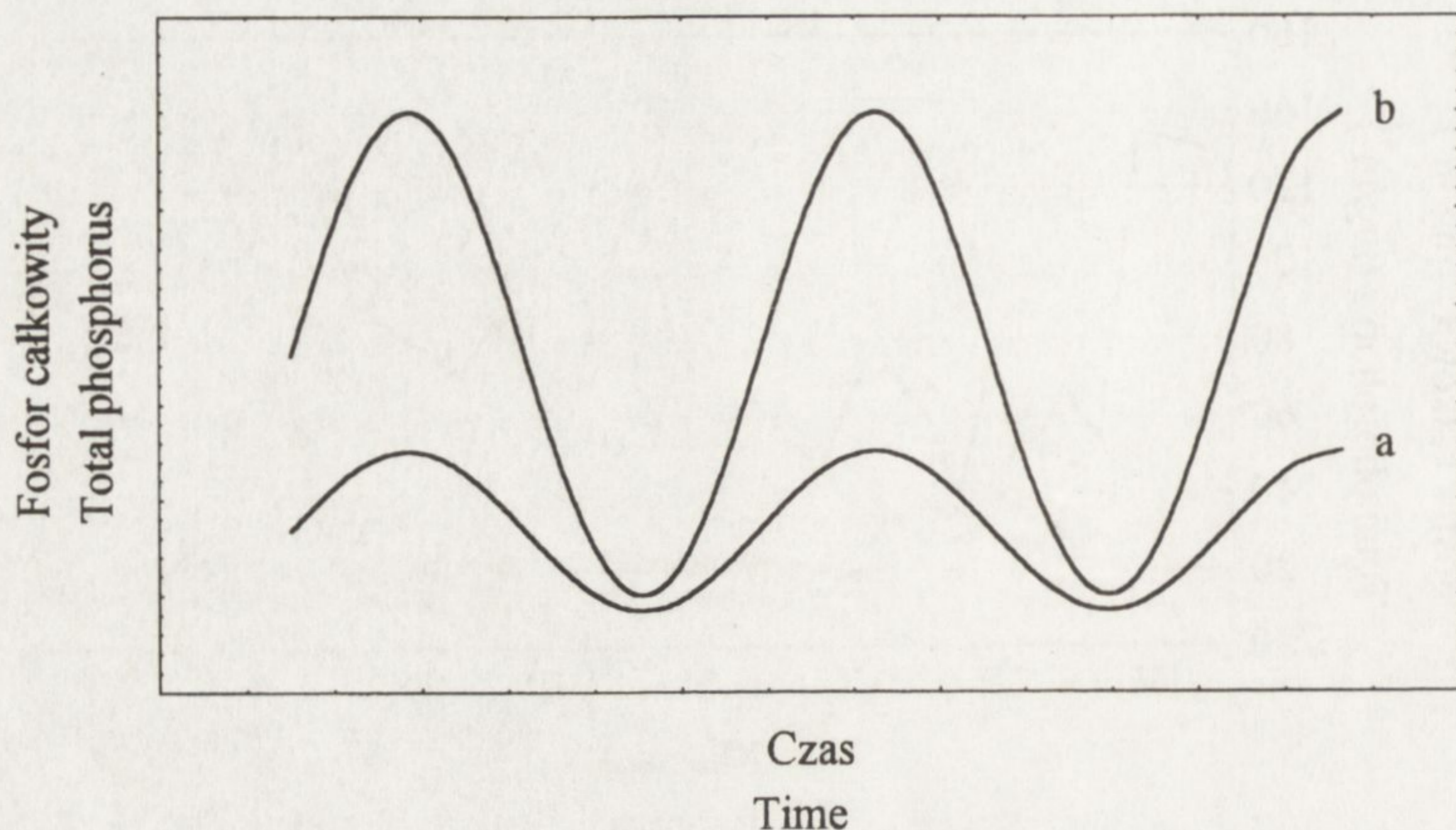
Rys. 3. Sezonowa zmienność fosforu całkowitego w epilimnionie Jeziora Międzybuzkiego (linia ciągła) oraz w epi- (linia kropkowana) i metalimnionie (linia przerywana) jeziora Kuc (wg Kufła w druku, zmienione)

Seasonal variability of total P in the epilimnion of Lake Międzybuzkie (solid line) and in the epi- (dotted line) and metalimnion (dashed line) of Lake Kuc (after Kufel in press, modified)



Rys. 4. Sezonowa zmienność stężeń chlorofilu w epilimnionie Jeziora Międzybuzkiego (linia ciągła) oraz w epi- (linia kropkowana) i metalimnionie (linia przerywana) jeziora Kuc (wg Kufła w druku)
Seasonal variability of chlorophyll concentrations in the epilimnion of Lake Międzybuzkie (solid line) and in the epi- (dotted line) and metalimnion (dashed line) of Lake Kuc (after Kufel in press)

intensywnej fotosyntezy. Sedymentacja fosforu w jeziorze eutroficznym jest wiosną kilkakrotnie wyższa niż w pozostałych porach roku i znacznie przekracza sedymentację w jeziorze mezotroficznym (Kufel w druku). Sedymentacja nie oznacza jednak, że cała pula fosforu wycofanego z epilimnionu trafia do osadów. Stwierdzono, że w hypolimnionie Jeziora Międzybuzkiego 2/3 maksymalnej puli



Rys. 5. Schematyczny przebieg zmian fosforu całkowitego w jeziorach o niskiej (a) i wysokiej (b) trofii (wg Gibsona i in. 1996, uproszczony)

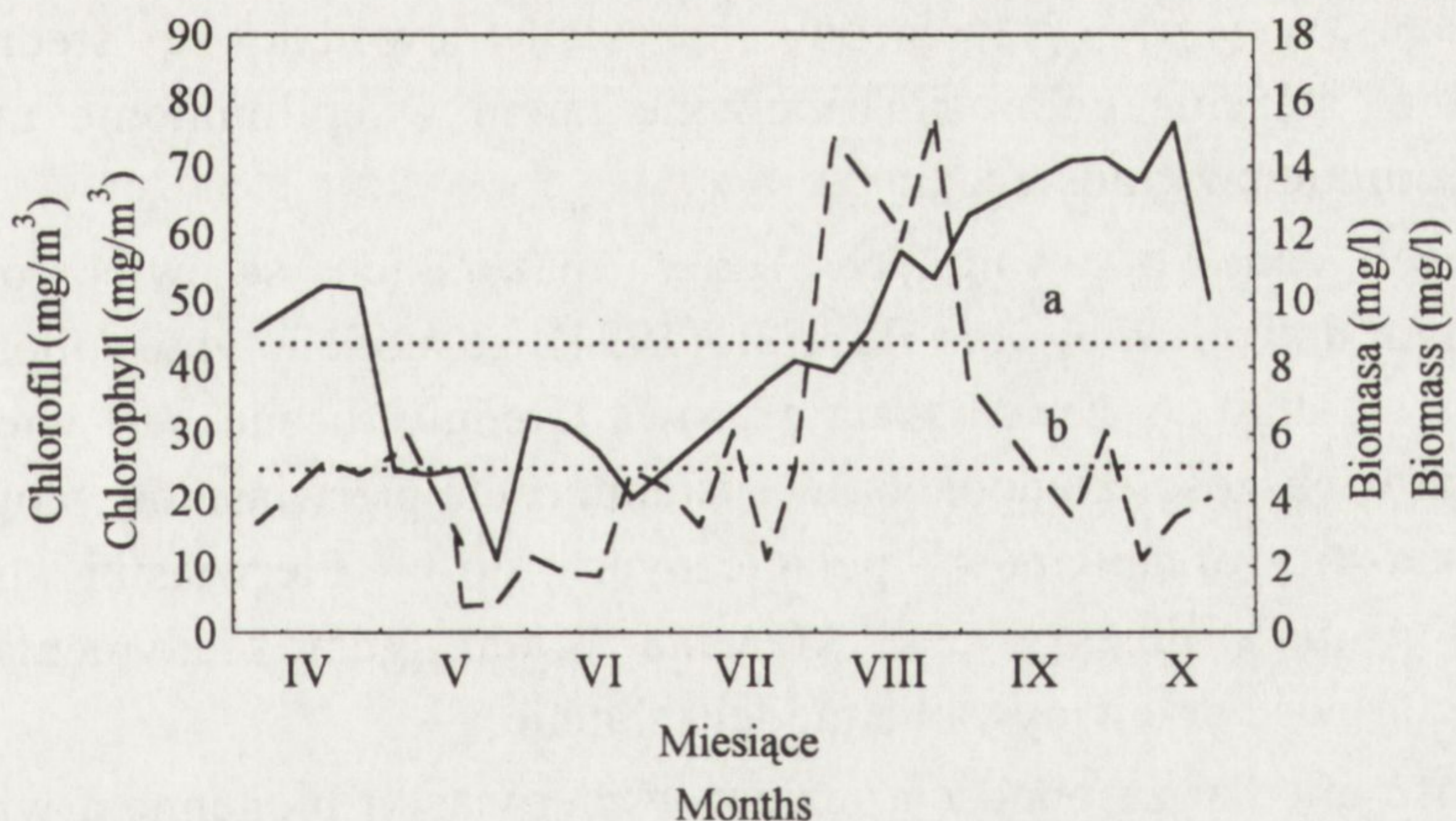
A schematic variation of total phosphorus in lakes of low (a) and advanced (b) eutrophication (from Gibson et al. 1996, simplified)

fosforu mierzonej w pełni sezonu gromadzi się tam zanim w wodach naddennych zapanują warunki beztlenowe (Kufel i Kalinowska 1997). Ta właśnie ilość pochodzi z wiosennej sedymentacji, za pozostałą 1/3 całkowitej puli odpowiada prawdopodobnie wydzielanie z osadów. W miarę postępów eutrofizacji obieg fosforu w jeziorze zaczyna więc być zdominowany przez ruch pionowy, z wynoszeniem znacznej puli fosforu w okresach miksji i epilimnetycznym minimum w późnowiosennej fazie „czystej wody”. Podczas trwania tej fazy stężenia zarówno fosforu mineralnego jak i całkowitego były podobne w jeziorach o różnej trofii (por. rys. 2 i 3).

Czy sinusoidalny, dwuwierzchołkowy przebieg zmian fosforu znajduje odbicie w analogicznej zmienności chlorofilu? Można przypuszczać, że udział wiosennego zakwitnięcia w rocznej produkcji będzie rósł w miarę postępującej eutrofizacji jezior, ponieważ w takim samym stopniu rośnie pula azotu i fosforu nagromadzona zimą w głębszych warstwach wód i zasilająca wiosenną produkcję glonów. Ku takim wnioskom skłania np. porównanie sezonowych zmian chlorofilu w obu wymienionych jeziorach (rys. 4), postęp eutrofizacji, jaki dokonał się w Jeziorze Mikołajskim między rokiem 1966 a 1996 (rys. 6), czy analiza sezonowej dynamiki chlorofilu w 56 jeziorach Europy i Ameryki Północnej dokonana przez Marshalla i Petersa (1989). Jednakże Talling (1993), analizując gradient troficzny czterech jezior angielskich, stwierdza, że wzrost wiosennych maksimum chlorofilu jest stosunkowo mniejszy niż reakcja letniej

produkcji glonów na wzrastającą trofię zbiorników. Ten nieproporcjonalny przyrost Talling tłumaczy faktem, że wiosenne zakwity są z reguły limitowane dostępnością krzemu, podczas gdy letnie – fosforu. Podobnie Trifonova (1988) opisuje możliwość różnej wzajemnej relacji między wiosennym a letnim maksimum biomasy glonów w gradiencie stężeń fosforu, przy czym w skrajnie hipetroficznych zbiornikach stwierdza występowanie tylko jednego rozległego maksimum. Niezależnie od tych różnic wydaje się, że późnowiosenna faza „czystej wody” stanowi cezurę w fenologii jeziora. Im większa produkcja pierwotna wiosną, w tym większym stopniu fosfor z epilimnionu będzie odprowadzany poza strefę eufotyczną w następującej fazie „czystej wody”.

W tym miejscu należy podkreślić, że faza „czystej wody” jest z reguły uważana za typową dla jezior mezo- i umiarkowanie eutroficznych. Model PEG (Sommer i in. 1986) przypisuje jej powstawanie aktywności zooplanktonu (głównie dużych wioślarek), które zdolne są skutecznie kontrolować wiosenny zakwit glonów. W sytuacji opisanej wyżej dla silnie eutroficznego Jeziora



Rys. 6. Sezonowa zmienność chlorofilu w epilimnionie Jeziora Mikołajskiego w 1996 roku (linia ciągła – wg Kufela w druku) i biomasy glonów w tym jeziorze w roku 1966 (linia przerywana – wg Hillbricht-Ilkowskiej i Spodniewskiej 1969). a – średnie sezonowe stężenie chlorofilu, b – średnia sezonowa biomasa fitoplanktonu. W 1966 roku wiosenny zakwit stanowił 1/3 letniego, w 1996 udział ten wzrósł do ok. 3/4

Seasonal variability of chlorophyll in the epilimnion of Lake Mikołajskie in the year 1996 (solid line after Kufel in press) and of algal biomass in the lake in 1966 (dashed line – after Hillbricht-Ilkowska and Spodniewska 1969). a – mean seasonal chlorophyll concentration, b – mean seasonal phytoplankton biomass. In 1966 spring bloom was equal to 1/3 of the summer maximum, in 1996 this proportion increased to nearly 3/4

Mikołajskiego (a prawdopodobnie także dla innych podobnych jezior mazurskich), przy braku dużych filtratorów w wiosennym zespole zooplanktonu (A. Karabin – inf. ustna), zakwit załamuje się w wyniku wyczerpania zasobów dostępnego fosforu i ewentualnie krzemu. Te dwa różne mechanizmy mają więc odmienny wpływ na dalsze losy fosforu w strefie epilimnetycznej jezior. Według modelu PEG fosfor w wyniku żerowania filtratorów ulega regeneracji i w efekcie powraca do obiegu w strefie eufotycznej jeziora, w przypadku drugim – fosfor trafia do hypolimnionu w wyniku sedymentacji okrzemek, wzmożonej nadto współstrącaniem z węglanem wapnia (Kufel i in. – mat. niepubl.).

Fosfor odprowadzony do głębszych wód jeziora poczyną wracać do obiegu już późnym latem w wyniku erozji termokliny. Pogłębiająca się strefa epilimnionu obejmuje żyzne wody meta- i górnego hypolimnionu. Tym dodatkowym zasilaniem należy prawdopodobnie tłumaczyć rozległość letniego zakwitu w Jeziorze Mikołajskim, który trwał ok. 3 miesiące i załamał się dopiero w momencie nastania jesiennej miksji (rys. 6). Znamienne jest tu porównanie danych z lat 1966 i 1996. W 1966 roku, w przeciwieństwie do 1996, zakwit letni trwał tylko miesiąc – od połowy lipca do połowy sierpnia, po czym gwałtownie się załamał (rys. 6). Przytoczony przykład dowodzi, że średnie (czy maksymalne) stężenie chlorofilu mierzone latem w epilimnionie może być słabym miernikiem żyzności jeziora.

Sezonowe dane z wybranych jezior mazurskich są więc pośrednio empirycznym dowodem na tezę Harrisa (1994), że modele typu Vollenweidera sprawdzają się dlatego, że ich skala czasowa (średnie roczne) jest większa niż czas obiegu większości komponentów systemu (pule pierwiastków biogenych, tempo wzrostu organizmów pelagicznych itp.). Pierwiastki ulegające sedymentacji mają dłuższy cykl krążenia i tam, gdzie sedymentacja jest znacząca, zdolność przewidywania modelu słabnie.

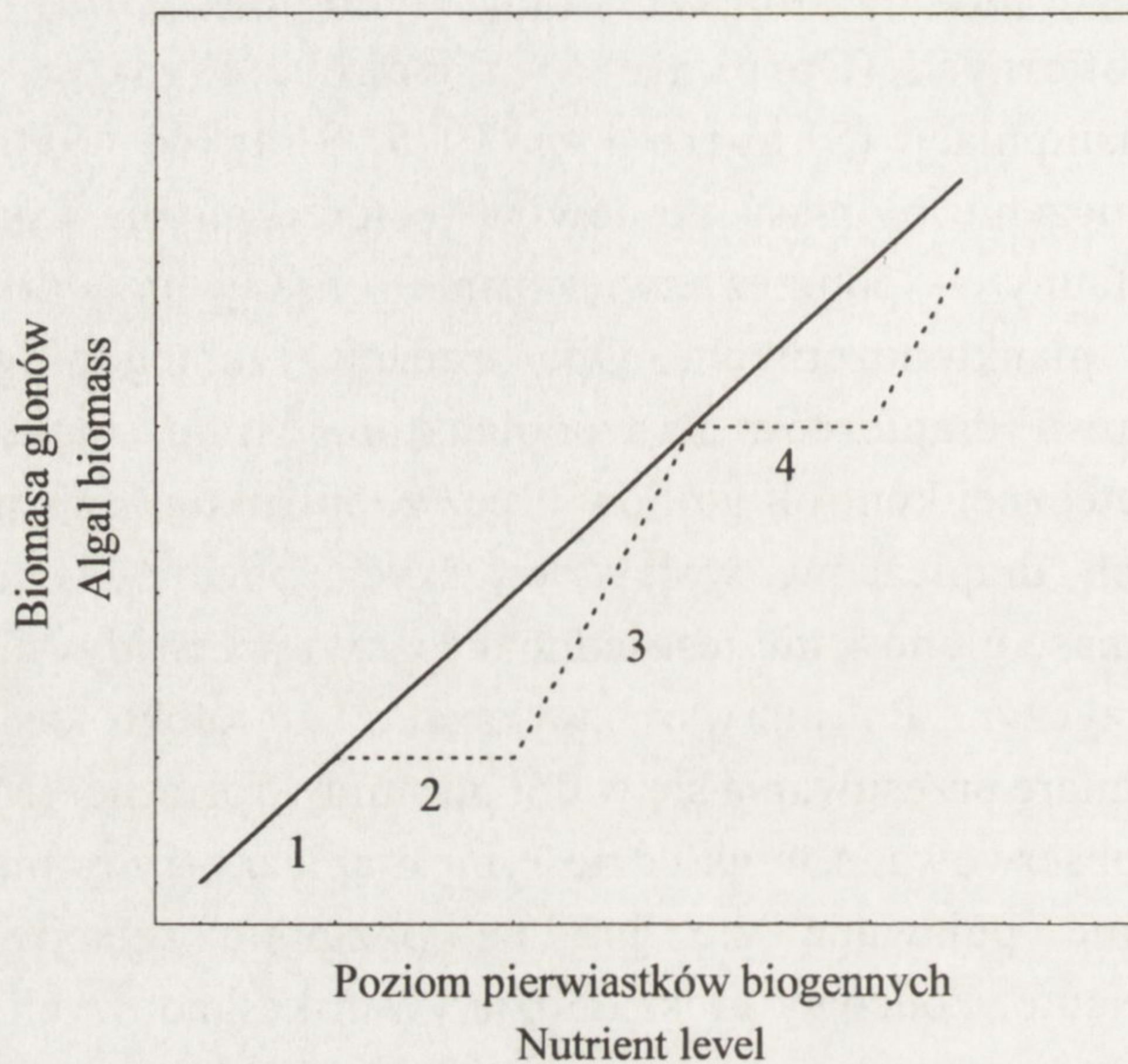
Zależność między zasobnością jeziora w pierwiastki biogenne a wielkością wytworzonej biomasy glonów podlega także wpływom oddziaływań biotycznych, których siła zmienia się w gradiencie troficznym jezior. Ten fakt dodatkowo osłabia zdolność prognostyczną empirycznych modeli eutrofizacji.

3. Oddziaływanie wyższych poziomów troficznych na produkcję glonów

Liczne badania nad rolą zooplanktonu (i szerzej – wyższych poziomów troficznych) w regulacji biomasy glonów w jeziorze zaowocowały koncepcją

kontroli od szczytu piramidy troficznej (ang. *top-down control*) i kaskadowych oddziaływań troficznych (Carpenter i Kitchell 1993), a w praktyce – koncepcją biomanipulacji (Shapiro i in. 1975, Shapiro 1990). W myśl tej koncepcji ograniczenie biomasy glonów w jeziorze można osiągnąć sterując składem ichtiofauny – poprzez zwiększanie obsady ryb drapieżnych lub usuwanie ryb planktonożernych. Oba rodzaje zabiegów prowadzą do zmniejszenia presji drapieżców na zooplankton. Mimo udokumentowanych przypadków skutecznej kontroli glonów przez zooplankton uwolniony od presji planktonożernych drapieżców, wpływ wyższych poziomów troficznych na produkcję i biomasę glonów nie jest jednoznaczny i przewidywalny. Składa się na to kilka przyczyn. Po pierwsze wykazano, że efekt kaskadowy ulega wytłumieniu w miarę przesuwania się w dół piramidy troficznej (McQueen i in. 1989) i efekty obserwowane w układzie ryby drapieżne–ryby planktonożerne–zooplankton nie pojawiają się już na poziomie relacji zooplankton–fitoplankton. Nadto, końcowy efekt oddziaływań kaskadowych może zależeć od liczby zaangażowanych poziomów troficznych. Persson i in. (1988), wychodząc z modelu zbudowanego przez Oksanena i in. (1981) dla systemów lądowych, twierdzą, że biomasa glonów będzie rosła wraz z żyznością (oddziaływanie typu *bottom-up*) tylko przy nieparzystej liczbie poziomów troficznych, przy parzystej – będzie kontrolowana przez poziomy wyższe (*top-down control*). Przy trzech poziomach troficznych ryby planktonożerne tak kontrolują liczebność zooplanktonu, że ten nie wywiera dostatecznej presji na fitoplankton, który dzięki temu rozwija się proporcjonalnie do dostępności zasobów. Przy czterech poziomach troficznych ryby drapieżne kontrolują liczebność ryb planktonożernych, w wyniku czego zooplankton uwolniony od presji tych ostatnich może efektywnie redukować biomasę fitoplanktonu (rys. 7). Ostateczny efekt oddziaływań od szczytu piramidy troficznej na fitoplankton komplikowany jest jednak przez wybiórczość zooplanktonu (drobne glony są „spasane” intensywniej, lecz zmiana jakościowa w fitoplanktonie nie musi oznaczać zmian jego całkowitej biomasy) oraz fakt, że wiele organizmów można ze względu na ich sposób odżywiania zaliczyć do więcej niż jednego poziomu troficznego.

Rysunek 7 przedstawia wynik dwóch skrajnych koncepcji regulowania biomasy fitoplanktonu w jeziorach. Jak się wydaje, rzeczywisty przebieg zmian biomasy glonów będzie wypadkową tych dwóch hipotez. Koncepcja kontroli glonów od wierzchołka piramidy troficznej nie przewiduje bowiem zmiany



Rys. 7. Zależność biomasy glonów od poziomu pierwiastków biogennych w warunkach skrajnej regulacji przez dostępność zasobów (linia ciągła) lub przez oddziaływania od wierzchołka piramidy troficznej (linia przerywana). Cyfry oznaczają liczbę poziomów troficznych (wg Perssona i in. 1988, zmodyfikowane)

The dependence of algal biomass on the nutrient level under an extreme control by resources (solid line) or by top-down interactions (dashed line). Figures denote the number of trophic levels (after Persson et al. 1988, modified)

oddziaływań biotycznych w gradiencie troficznym jezior i nie uwzględnia istnienia sprzężeń zwrotnych. Tymczasem znaczenie „spasania” glonów przez filtratory zooplanktonowe jest dużo większe w jeziorach oligotroficznym, w których regenerowany fosfor stanowi podstawowe źródło tego pierwiastka, niż w jeziorach eutroficznym, gdzie ten mechanizm ma znikome znaczenie dla pokrycia zapotrzebowania fitoplanktonu na pierwiastki biogenne. Można sądzić, że regulacyjne oddziaływanie zooplanktonu na fitoplankton jest najbardziej efektywne w jeziorach mezotroficznym (McQueen i in. 1992, Harris 1994); w miarę wzrostu żyzności znaczenia nabierają czynniki abiotyczne (poziom pierwiastków biogennych, a w skrajnych przypadkach – dostępność światła). Tym prawdopodobnie należy tłumaczyć zaobserwowany w Wielkich Jeziorach Mazurskich brak zależności (statystycznej) między stężeniem fosforu a biomasa

glonów (wyrażoną stężeniem chlorofilu) w jeziorach o umiarkowanej trofii i znaczącą zależność w jeziorach eutroficznym (Kufel 1998).

Najnowsze prace (Gliwicz 2000a, 2000b) sugerują, że alternatywa między regulacją od wierzchołka czy od dołu piramidy troficznej może być pozorna, ponieważ mechanizmy te działają na inne elementy systemu. Regulacji od szczytu piramidy, według autora, poddana jest biomasa, zagęszczenie ofiar i ich osobnicze rozmiary, podczas gdy mechanizmy kontroli typu *bottom-up* działają na procesy takie jak tempo rozmnażania, czy tempo wzrostu całej populacji. Teza ta, rozwinięta na przykładzie relacji ryba planktonożerna–wioślarka, w odniesieniu do układu filtrator zooplanktonowy–glony oznacza, że ten pierwszy może, w określonych warunkach, skutecznie regulować strukturę wielkości fitoplanktonu, nie wpłynie natomiast znacząco na wielkość jego produkcji. Zdolność takiej kontroli zostaje silnie ograniczona w jeziorach eutroficznym, zdominowanym przez dużych rozmiarów niejadalne sinice. Można stąd wnosić, że zdominowanie populacji letniego fitoplanktonu przez sinice stanowi cezurę w postępującej eutrofizacji zbiornika. Z jednej strony sinice nie są skutecznie zjadane przez zooplankton, z drugiej ich wolny rozwój i regulowana pływalność sprawiają, że straty w tej grupie planktonu są mniejsze niż w jakiegokolwiek innej. Efektem takiej sytuacji jest znaczna kumulacja materii (w tym pierwiastków biogennym) w epilimnionie jezior zdominowanym przez sinice. Recyrkulacja tej materii następuje dopiero jesienią w wyniku załamania się zakwitów wskutek przyczyn zewnętrznych (temperatura, mieszanie – por. rys. 4 i 6). W ten sposób utrwała się cykliczny, pionowy ruch pierwiastków biogennym, typowy dla jezior o wysokiej trofii, o którym mówiono już wcześniej.

4. Podsumowanie

Przytoczone przykłady pochodzące z systemu Wielkich Jezior Mazurskich (choć, jak się wydaje, typowe dla innych jezior niżowych strefy umiarkowanej) wskazują, że istniejące modele relacji: biomasa glonów–koncentracja pierwiastków biogennym są zbyt dużym przybliżeniem, by opisać sytuację w gradiencie troficznym jezior. Biomasa glonów jest w różnym stopniu uzależniona od czynników abiotycznych (typu *bottom-up*) i oddziaływań troficznych od wierzchołka piramidy w jeziorach różnej trofii. Odmienny charakter ma też obieg pierwiastków biogennym. W jeziorach o umiarkowanej trofii jest on silniej powiązany z biotycznymi procesami recyrkulacji i w większym stopniu ograniczony jest do strefy eufotycznej jeziora. W zbiornikach

eutroficznych obieg pierwiastków biogennych zdominowany jest przez cykliczny, pionowy transport z epi- do hypolimnionu w okresach miksji, ze znaczną kumulacją pierwiastków w epilimnionie w okresach stagnacji. Ponieważ skala czasowa tego cyklicznego zjawiska jest większa niż rozwój określonej populacji fitoplanktonu, modele typu $chl = f(TP \text{ czy } TN)$ nie „postrzegają” go, co jest zapewne powodem znacznej zmienności ocenianych efektów eutrofizacji. Zmienne natężenie procesów biotycznych, w tym przebudowa struktury zespołów fitoplanktonu, sprawiają, że eutrofizacja nie jest jedynie ilościową zmianą kilku parametrów, a jej postęp nie ma charakteru liniowego. Cezurą jest tu zapewne zdominowanie fitoplanktonu przez duże sinice, których obecność sprzyja kumulacji materii w epilimnionie w okresie letnim, a szerzej – utrwała cykliczny, bimodalny charakter jej pionowego transportu.

Wpływ czynników abiotycznych na produkcję i biomasę glonów jest z reguły rozpatrywany oddzielnie od złożonych zależności biotycznych typu „spasanie” czy konkurencja. Tymczasem określony skład i biomasa fitoplanktonu w realnym jeziorze jest efektem nakładania się obu tych procesów. Z tego względu (mimo obfitości nagromadzonych danych) wydaje się, że niezbędne są dalsze badania nad mechanizmami tych wzajemnych oddziaływań dla wypracowania spójnej koncepcji eutrofizacji, która obejmowałaby sytuacje w szerokim gradiencie troficznym jezior.

Piśmiennictwo

- Ahlgren I., Frisk T., Kamp-Nielsen L. 1988 – Empirical and theoretical models of phosphorus loading, retention and concentration vs. lake trophic state – *Hydrobiologia*, 170: 285–303.
- Carlson R. I. 1977 – A trophic state index for lakes – *Limnol. Oceanogr.* 22: 361–369.
- Carpenter S. R., Kitchell J. F. 1993 – The trophic cascade in lakes – Cambridge University Press, Cambridge.
- Chapra S. C. 1980 – Application of the phosphorus loading concept to the Great Lakes (W: Phosphorus management strategies for lakes. Red. C. Loehr, C. S. Martin, W. Rast) – Ann Arbor Science Publishers, Ann Arbor, 135–152.
- Chapra S. C. 1982 – A budget model accounting for the positional availability of phosphorus in lakes – *Water Res.* 16: 205–209.
- Dillon P. J., Rigler F. H. 1974 – The phosphorus–chlorophyll relationship in lakes – *Limnol. Oceanogr.* 19: 767–773.
- Gibson C. E., Foy R. H., Bailey-Watts A. E. 1996 – An analysis of the total phosphorus cycle in some temperate lakes: the response to enrichment – *Freshw. Biol.* 35: 525–532.
- Gliwicz Z. M. 1969 – Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy – *Ekol. Pol. Ser. A*, 17: 663–707.

- Gliwicz Z. M. 2000a – On different nature of the top-down and bottom-up effects – Mat. Konf. "Food web effects of fish in the lake ecosystem", Rheinsberg-Linow, Germany.
- Gliwicz Z. M. 2000b – Species-specific population-density thresholds in cladocerans? – *Hydrobiologia* (w druku).
- Harris G. P. 1994 – Pattern, process and prediction in aquatic ecology. A limnological view of some general ecological problems – *Freshw. Biol.* 32: 143–160.
- Hillbricht-Ilkowska A. 1993 – Phosphorus loading to lakes of Suwałki Landscape Park (north-eastern Poland) and its relation to lake trophic indices – *Ekol. Pol.* 41: 221–235.
- Hillbricht-Ilkowska A., Kostrzewska-Szlakowska I., Wiśniewski R. J. 1996 – Zróżnicowanie troficzne jezior rzeki Krutyni (Pojezierze Mazurskie) – stan obecny, zmienność wieloletnia, zależności troficzne [W: *Funkcjonowanie systemów rzeczno-jeziornych w krajobrazie pojeziernym: rzeka Krutynia (Pojezierze Mazurskie)*. Red. A. Hillbricht-Ilkowska, R. J. Wiśniewski] – *Zesz. Nauk. Kom. Człow. Środ. PAN*, 13: 125–153.
- Hillbricht-Ilkowska A., Spodniewska I. 1969 – Comparison of the primary production of phytoplankton in three lakes of different trophic type – *Ekol. Pol. Ser. A*, 17: 241–262.
- Kufel I., Kufel L. 1999 – Spatial variability and long-term changes of the trophic parameters in the Great Masurian Lakes (Poland) – *Pol. J. Ecol.* 47: 323–333.
- Kufel L. 1998 – Chlorophyll–nutrient–Secchi disc relationships in the Great Masurian Lakes (north-eastern Poland) – *Pol. J. Ecol.* 46: 327–337.
- Kufel L. 1999 – Dimictic versus polymictic Masurian lakes: similarities and differences in chlorophyll-nutrient-SD relationships – *Hydrobiologia*, 408/409: 389–394.
- Kufel L. (w druku) – Uncoupling of chlorophyll and nutrients in lakes – possible reasons, expected consequences – *Hydrobiologia*.
- Kufel L., Kalinowska K. 1997 – Metalimnetic gradients and the vertical distribution of phosphorus in a eutrophic lake – *Arch. Hydrobiol.* 143: 309–320.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. E. 1986 – Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear water phase – *Limnol. Oceanogr.* 31: 478–490.
- Lampert W., Sommer U. 1996 – *Ekologia wód śródlądowych* – Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.
- Marshall C. T., Peters R. H. 1989 – General patterns in the seasonal development of chlorophyll a for temperate lakes – *Limnol. Oceanogr.* 34: 856–867.
- McQueen D. J., Johannes M. R. S., Post J. R., Stewart T. J., Lean D. R. S. 1989 – Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure – *Ecol. Monogr.* 59: 289–309.
- McQueen D. J., Mills E. L., Forney J. L., Johannes M. R. S., Post J. R. 1992 – Trophic level relationships in pelagic food webs: comparisons derived from long term data sets for Oneida Lake, New York (USA) and Lake St. George, Ontario (Canada) – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1588–1596.
- Oksanen L., Fretwell S. D., Arruda J., Niemela P. 1981 – Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity – *Am. Nat.* 118: 240–261.
- Persson L., Andersson G., Hamrin S. F., Johansson L. 1988 – Predator regulation and primary production along the productivity gradient of temperate lake ecosystems (W: *Complex*

- interactions in lake communities. Red. S. R. Carpenter) – Springer-Verlag, New York, Berlin, 45–65.
- Reynolds C. S. 1992 – Eutrophication and the management of planktonic algae: what Vollenweider couldn't tell us (W: Eutrophication: research and application to water supply. Red. D. W. Sutcliffe, J. G. Jones) – Freshwater Biological Association, Ambleside, 4–29.
- Sakamoto M. 1966 – Primary production by the phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth – *Arch. Hydrobiol.* 62: 1–28.
- Schindler D. W., Fee E. J., Ruszczyński R. 1978 – Phosphorus inputs and its consequences for phytoplankton standing crop and production in the experimental lakes area and in similar lakes – *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 190–196.
- Shapiro J. 1979 – The need for more biology in lake restoration (W: Lake restoration) – US EPA Report 400/5-79-001, 161–168.
- Shapiro J. 1990 – Biomanipulation: the next phase – making it stable – *Hydrobiologia* 200/201: 13–27.
- Shapiro J., Lamarra V., Lynch M. 1975 – Biomanipulation: an ecosystem approach to lake restoration (W: Proceedings of a symposium on water quality management through biological control. Red. P. L. Brezonic, J. L. Fox) – University of Florida, Gainesville, 85–96.
- Smith V. H. 1982 – The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis – *Limnol. Oceanogr.* 27: 1101–1112.
- Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. 1986 – The PEG model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters – *Arch. Hydrobiol.* 106: 433–471.
- Talling J. F. 1993 – Comparative seasonal changes, and inter-annual variability and stability, in a 26-year record of total phytoplankton biomass in four English lake basins – *Hydrobiologia*, 268: 65–98.
- Trifonova I. S. 1988 – Oligotrophic–eutrophic succession of lake phytoplankton (W: Algae and the aquatic environment. Red. F. E. Round) – Biopress, Bristol, 107–124.
- Uchmański J., Szeligiewicz W. 1988 – Empirical models for predicting water quality as applied to data on lakes of Poland – *Ekol. Pol.* 36: 285–316.
- Vollenweider R. 1968 – Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication – OECD, Paris, Tech. Report DA 5/SCI/68.27.
- Vollenweider R., Kerekes J. 1982 – Eutrophication of waters, monitoring, assessment and control – OECD, Paris.
- Zdanowski B. 1982 – Variability of nitrogen and phosphorus contents and lake eutrophication – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 29: 541–597.

Summary

This paper is aimed at focusing the Reader's attention to some less considered or neglected aspects of lake eutrophication. The weakness of the existing chlorophyll–nutrient models is demonstrated here by the apparent uncoupling of chlorophyll and nutrients in the Great Masurian

Lakes and also in other lakes of the Polish lowland. The models seem to not recognise some specific properties of lakes, which vary along their trophic gradient. The first is a different type of nutrient cycling – dominated by vertical, cyclic and bimodal nutrient transport in eutrophic lakes versus more conservative nutrient turnover restricted to the epilimnetic zone and relying mostly on biotic recycling in oligo- and mesotrophic lakes. Secondly, the models do not consider the top-down effects of zooplankton, which in eutrophic lakes tend to reshape the algal structure towards the dominance of non-edible blue-green Cyanobacteria. This, in turn, would enhance accumulation of nutrients in epilimnia of eutrophic lakes and bimodal character of the nutrient turnover. Variable overlapping of abiotic and biotic factors in lakes along their trophic gradient make predictive power of the empirical models poor and calls for further insight and for a coherent theory of lake eutrophication.

(wpłynęło: 31 VII 2000 r.)