

JOANNA LIK*, JOANNA LESZCZYŃSKA, MAŁGORZATA DUKOWSKA,
ELIZA SZCZERKOWSKA-MAJCHRZAK, MARIA GRZYBKOWSKA

BIOCENOZA ZANURZONYCH MAKROFITÓW W WARCIE PONIŻEJ TAMY

BIOCENOSIS OF SUBMERSED MACROPHYTES DOWNSTREAM
OF A DAM IN THE WARTA RIVER

Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Łódzki
ul. Banacha 12/16, 90-237 Łódź

ABSTRACT

The tailwater of the Jeziorsko Reservoir (middle course of the large lowland Warta River, Poland) has long been a site of abundant seasonal development of macrophytes, which is due to a specific water management of the reservoir. In summer, low and stabilized flow causes appearance of submersed aquatic plants, which are destroyed by increased discharge in autumn. This unusual habitat increases the heterogeneity of the environment, including available food resources for macroinvertebrates and fish. Fish can forage there on zoobenthos (Oligochaeta, Chironomidae), epiphytic fauna (Chironomidae) and zooplankton (Cladocera), which seasonally flow down from the reservoir in great abundance. The present study evaluates macrophyte influence on the food base of macroinvertebrates and fishes and on the structure of their assemblages. Macrophytes are also a perfect refugium, where some fish species may avoid the pressure of predators, and a place for laying eggs, which is a reason for the dominance of phytophils in macrophytes. In the whole study section, not only among aquatic plants, a permanent trend of increasing densities of eurytopic and stagnophilic species (mainly perch and roach) and decreasing densities of rheophils is observed.

Key words: fish assemblages, impounded river, macroinvertebrates, food resources, submerged aquatic macrophytes, discharge fluctuations.

* Autor do korespondencji: jolik@biol.uni.lodz.pl

1. WSTĘP

Regulacja rzek, a także budowa zbiorników zaporowych prowadzi do zaburzenia naturalnej ciągłości ekosystemów lotycznych i zmiany szeregu ich parametrów zarówno abiotycznych, jak i biotycznych (Baxter 1977, Vannote i inni 1980, Ward i Stanford 1980, Petts 1984, Armitage 1984, 1987, Bednarek 2001, Głowacki i inni 2011).

Jednym z największych zbiorników zaporowych w Polsce jest Zbiornik Jeziorsko, drugi pod względem powierzchni oraz czwarty pod względem pojemności (Andrzejewski 1987), który piętrzy Wartę w jej górnym biegu od 1986 r. Badania wpływu Jeziorska na biocenozę rzeki rozpoczęły się na rok przed jego uruchomieniem i trwają po dzień dzisiejszy, obejmując bardzo wiele elementów składowych, takich jak jakość wody, struktura i ilość fito- i zooplanktonu (Galicka i Lesiak 1996, Grzybkowska i inni 1996, Galicka i Kruk 2000), rozwój zanurzonych makrofitów (Grzybkowska i inni 2003), struktura zgrupowania makrobezkręgowców w bentosie i dryfie (Grzybkowska i inni 1990, Grzybkowska 1992, Grzybkowska i Dukowska 2002), ryby (Penczak 1992, 2004, Penczak i inni 1998, 2012, Kruk i inni 2000, Kruk i Penczak 2003, Głowacki i inni 2011) oraz wykorzystywanie przez nie zasobów pokarmowych (Marszał i inni 1996, Dukowska i inni 2009, 2012, 2013).

Mimo tak szeroko prowadzonych badań i wykazywania w nich wielu negatywnych oddziaływań zbiornika na biocenozę odcinka rzeki poniżej tamy, spowodowanych przede wszystkim zmienionym rytmem i objętością uwalnianej z niego wody, niewiele z tych informacji, mimo ich publikacji w ogólnodostępnych czasopismach, dociera do hydrotechników. Jak wykazała II konferencja naukowo-techniczna „Eksploracja i oddziaływanie zbiorników nizinnych, Jeziorsko 2007” w Uniejowie, zarządzający tym zbiornikiem zainteresowani są głównie problemami technicznymi wynikającymi z jego użytkowania (funkcja przeciwpowodziowa i rekreacyjna). W obradach tych nie znaleziono miejsca na omówienie problemów istotnych dla ochrony środowiska.

Obecnie na świecie, w kwestii piętrzenia, widać dwa przeciwstawne trendy: z jednej strony wciąż trwa budowa zapór, głównie w krajach o ciepłym klimacie, jak chociażby docelowo największej na świecie Tamy Trzech Przełomów na rzece Jangcy w Chinach, o powierzchni zbiornika 600 tys. ha. Z drugiej strony wobec coraz liczniejszego grona ekologów wykazujących szkodliwy wpływ piętrzenia nie tylko na rzekę, ale i na całe dorzecze, dokonuje się częściowej lub całkowitej likwidacji zapór. W Stanach Zjednoczonych w ostatniej dekadzie zlikwidowano aż 180 tam (McCully 1996, Bednarek 2001, Szczerkowska-Majchrzak i inni 2010).

Negatywne konsekwencje przegrodzenia rzeki obserwuje się również w Warcie. Specyficzne użytkowanie Zbiornika Jeziorsko w okresie letnim (dyktowane głównie względami rekreacyjnymi) zaburza reżim przepływu

oraz termikę wody w rzece poniżej piętrzenia (Szczerkowska-Majchrzak i Grzybkowska 2008). Utrzymywanie niewielkiego przepływu sprzyja tam dynamicznemu rozwojowi zanurzonych makrofitów w okresie od czerwca do sierpnia (Grzybkowska i inni 2003, Dukowska i inni 2013). Powstałe w ten sposób okresowe siedlisko (H₂) zwiększa heterogeniczność tego odcinka aluwialnej rzeki, dając możliwość korzystania z kryjówek. Jest ono również miejscem składania jaj oraz rozwoju epifitonu, który stanowi zasoby pokarmowe dla bezkręgowców i ryb (Dukowska i inni 1996, 2013). Zasobność i różnorodność bazy pokarmowej tego siedliska wpływa na osłabienie konkurencji pomiędzy poszczególnymi gatunkami ryb, w tym przegęszczonym odcinku Warty, a w konsekwencji na możliwość ich współwystępowania.

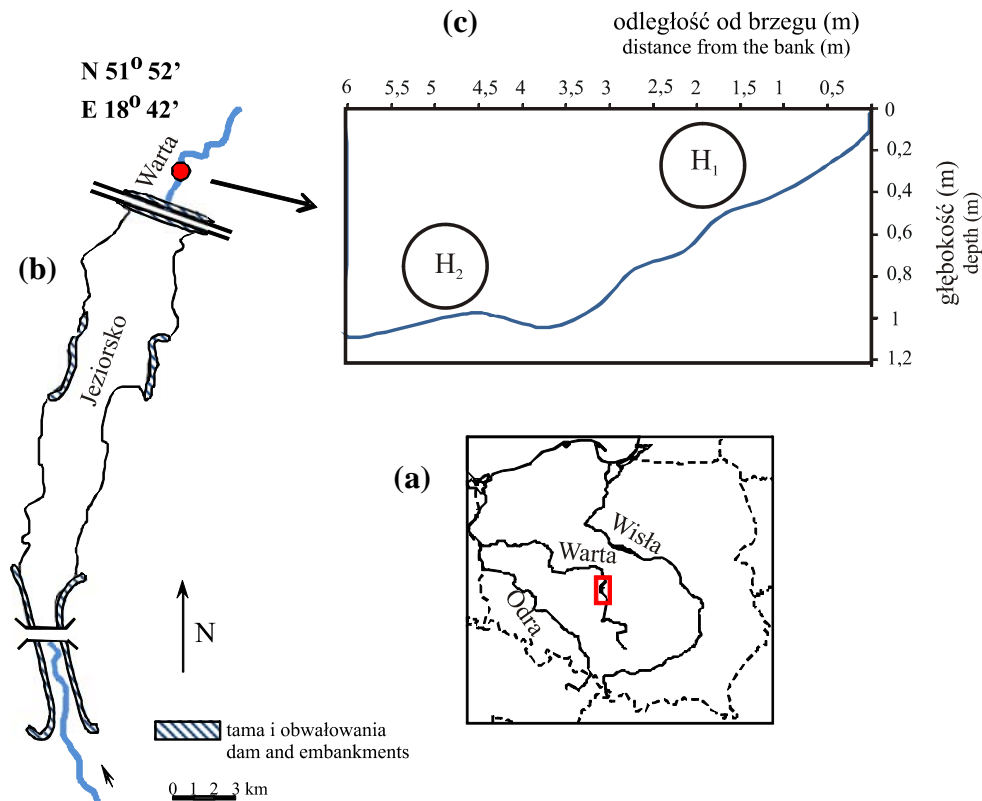
Celem obecnych badań było określenie znaczenia roślinności zanurzonej dla zasiedlających ją makrobezkręgowców z trzech grup ekologicznych (bentos, fauna naroślinna i zooplankton), oraz dla żerujących wśród nich ryb.

2. TEREN BADAŃ

Stanowisko badawcze znajduje się w siedmiorzędowym (według map w skali 1:10000) (Strahler 1957) odcinku rzeki Warty, 1,5 km poniżej tamy zbiornika zaporowego Jeziorsko. Na stanowisku tym badano dwa rodzaje siedlisk: H₁ zlokalizowane w strefie brzegowej rzeki oraz H₂ w strefie przejściowej między brzegiem a nurtem (Rys. 1c). Szerokość rzeki na stanowisku badawczym dochodziła do 70 m, a maksymalna głębokość do 1,2 m. Charakterystykę pozostałych podstawowych parametrów rzeki w tych dwóch siedliskach przedstawiono w Tab. 1. Dno koryta rzeki tworzył drobnoziarnisty piasek, z niewielkim udziałem żwiru. Specyficzny reżim upustów wody ze Zbiornika Jeziorsko spowodował pojawienie się roślin zanurzonych w końcu maja, które już na początku czerwca masowo pokrywały dno w siedlisku H₂ (Rys. 2a). Kres biocenozy zanurzonych makrofitów przypadał na przełom sierpnia i września, kiedy to ze zbiornika uwalniano dużą objętość wody (przygotowywanie zbiornika na prognozowaną wyżówkę jesienią), co powodowało zasypywanie i/lub wymywanie roślin wraz z zasiedlającymi je organizmami.

3. MATERIAŁ I METODY

Próby pobierano co dwa tygodnie, w okresie wegetacji zanurzonych makrofitów – od czerwca do sierpnia 2013 roku (7 razy). Każdorazowo dokonywano pomiaru podstawowych parametrów hydromorfologicznych rzeki, takich jak głębokość i szybkość prądu, granulacja substratu dennego, oraz parametrów fizykochemicznych wody: temperatury, pH, zawartości rozpuszczonego tlenu.



Rys. 1. Teren i stanowisko badań w rzece Warcie poniżej tamy Zbiornika Jeziorsko: a – lokalizacja Zbiornika Jeziorsko (na tle mapy Polski); b – lokalizacja stanowiska badań; c – położenie badanych siedlisk (H₁ i H₂) w przekroju poprzecznym rzeki.

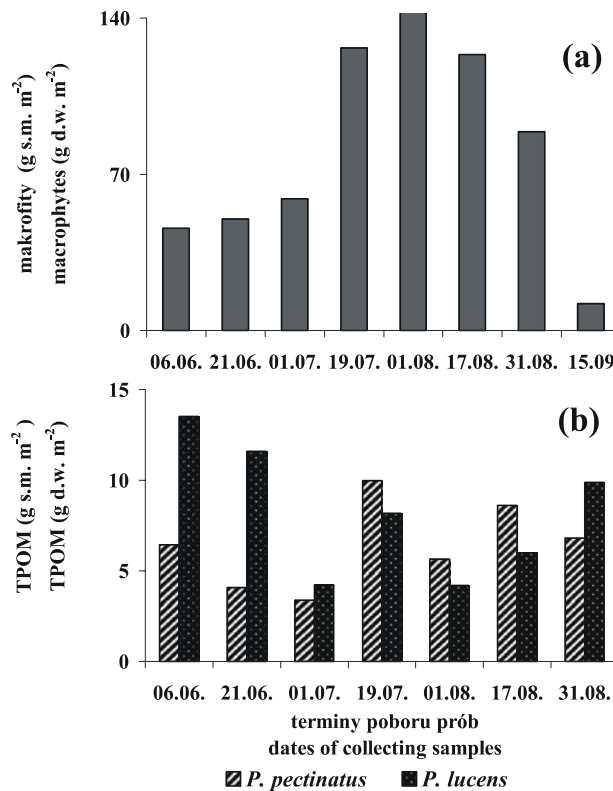
Fig. 1. Study area and site in the Warta River downstream of the dam of the Jeziorsko Reservoir: a – location of the Jeziorsko Reservoir on the map of Poland, b – situation of the study site, c – location of investigated habitats (H₁ and H₂) along the transect of the river.

Makrobentos pobierano chwytaczem rurowym o powierzchni chwytnej 10 cm², każdorazowo po 100 cm² z danego siedliska (co stanowiło jedną próbę), w pięciu powtórzeniach; ogółem w całym okresie badań uzyskano więc 70 prób bentosu. Z osadu dennego wysortowano bezkręgowce, a następnie utrwalało je w 10% roztworze formaldehydu. Zwierzęta oznaczano do możliwie najniższego poziomu taksonomicznego (gatunku lub rodzaju), liczone oraz szacowano ich zagęszczenie w przeliczeniu na 1 m² dna rzeki.

Pozostałe próby osadów dennych stanowiły podstawę do analizy składu nieorganicznego podłoża według Cumminsa (1962) oraz oszacowania

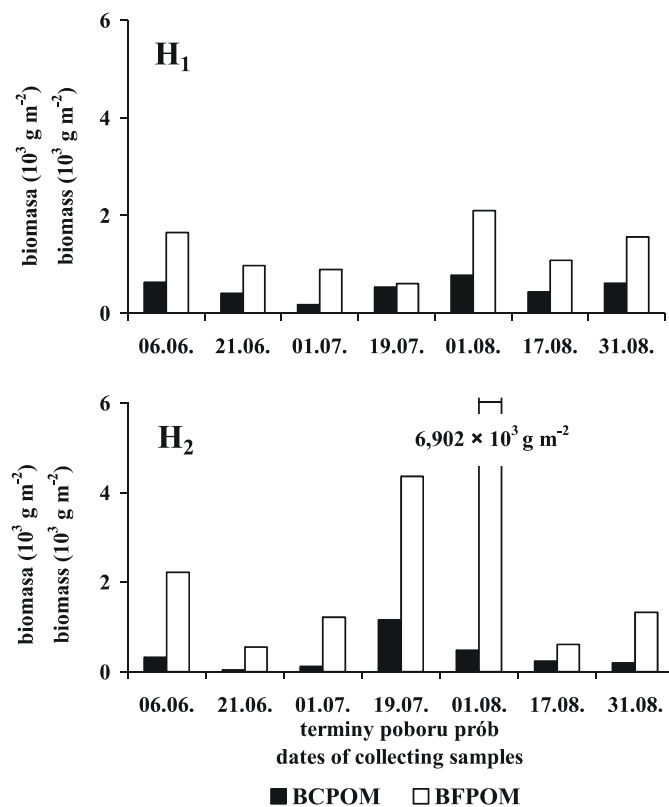
pojedynczego wskaźnika SI, który jest średnią ważoną z udziału procentowego frakcji pogrupowanych według rozmiarów ziaren, np. piasku, żwiru, kamieni (Quinn i Hickey 1990).

W próbach określano także ilość bentonicznej cząsteczkowej materii organicznej (BPOM). Rozdziela na odpowiednie frakcje (Petersen i inni 1989): BFPOM < 1 mm (drobnocząsteczkową) i BCPOM > 1 mm (grubocząsteczkową) dokonywano za pomocą zestawu sit i sączków. Każdą z frakcji suszono w temperaturze 60°C przez 24 godziny, ważono, a następnie spalano przez dwie godziny w 600°C. Po spalaniu próby ponownie ważono, aby oszacować suchą masę (oznaczaną w dalszej części pracy jako s.m.) poszczególnych frakcji (w g m⁻²).



Rys. 2. Dynamika sezonowa biomasy zanurzonych roślin naczyniowych (a) oraz transportowanej materii organicznej (TPOM), sedymentującej na makrofitach (b), w Warcie w siedlisku H₂ stanowiska poniżej tamy Zbiornika Jeziorsko.

Fig. 2. Seasonal dynamics of the biomass of submersed aquatic macrophytes (a) and transported particulate organic matter (TPOM) deposited on macrophytes (b), in the Warta River's habitat H₂ of the study site downstream of the Jeziorsko Reservoir's dam.



Rys. 3. Dynamika sezonowa bentonicznej materii organicznej: grubo- (BCPOM) i drobno-cząsteczkowej (BFPOM) w dwóch siedliskach Warty: H₁ i H₂.

Fig. 3. Seasonal dynamics of benthic particulate organic matter: coarse (BCPOM) and fine (BFPOM) in two habitats of the Warta River: H₁ and H₂.

Faunę naroślinną pobrano z dwu dominujących gatunków rdestnic: rdestnicy grzebieniastej (*Potamogeton pectinatus* Linnaeus) oraz rdestnicy lśniacej (*Potamogeton lucens* Linnaeus). Rośliny umieszczano w plastikowych pojemnikach i ucinano pod wodą. Uzyskany materiał utrwalano w terenie 10% roztworem formaldehydu. Każdorazowo pobierano po pięć prób z każdego gatunku rdestnicy. Ogółem uzyskano 70 prób fauny naroślinnej. W laboratorium rośliny wyjmowano z pojemników i dokładnie opłukiwano. Następnie materiał roślinny poddawano suszeniu przez 24 godziny w temperaturze 65° C i ważeniu. Uzyskane dane stanowiły podstawę dla obliczenia suchej masy roślin. Wyszortowane z prób zwierzęta ponownie utrwalano w 10% formalinie. Dokonywano oznaczenia do możliwie najniższego poziomu taksonomicznego (gatunku lub rodzaju).

Bezkęgowce liczono i szacowano ich zagęszczenie w przeliczeniu na 1 g suchej masy roślin, a następnie na 1 m² (Grzybkowska i inni 2003).

Celem uzyskania danych o ilości transportowanej materii organicznej (TPOM) sedimentującej na makrofitach, pozostałą po wysortowaniu bezkręgowców zawieszinę poddawano sączeniu na bibule Whatmana GF/C umieszczonej na lejkach Büchnera. Następnie suszono ją przez 48 godzin w temperaturze 60° C, ważono i spopielano w temperaturze 600°C. Po spopieleniu ponownie ważono i przeliczano na gramy suchej masy na 1 m² roślin.

Zooplankton (Cladocera) pobierano za pomocą siatki planktonowej, przez którą filtrowano 0,03 m³ wody. Odfiltrowany materiał utrwalano w terenie formaliną. W laboratorium osobniki identyfikowano, liczono i szacowano ich zagęszczenie na 1 m³ wody.

Ryby łowiono na 40-metrowym odcinku rzeki o szerokości 1,5 m, metodą elektropołówów przy pomocy agregatu prądowórczego wytwarzającego prąd o parametrach 220 V i 3 A. Odłowione osobniki poddawano anestezji przy użyciu MS-222 i konserwowano w 4% formalinie. Następnie szacowano zagęszczenie ichtiofauny w przeliczeniu na 100 m². Ponadto dokonano podziału złowionych gatunków ryb na grupy rozrodcze według Balona (1990).

Tabela 1. Wybrane parametry Warty w dwóch siedliskach (H_n) na stanowisku rzeki poniżej tamy zbiornika Jeziorsko w okresie od czerwca do sierpnia 2013 roku (\bar{x} – średnia, R – zakres).

Table 1. Selected parameters of two habitats (H_n) in the Warta River downstream of the dam of the Jeziorsko Reservoir from June to August 2013 (\bar{x} – averages, R – ranges).

Parametr Parameter		Siedliska / Habitats	
		H ₁	H ₂
Głębokość (m) Depth (m)	\bar{x}	0,24	1,12
	R	0,15–0,28	0,85–1,35
Szybkość prądu (m s ⁻¹) Velocity (m s ⁻¹)	\bar{x}	0,04	0,09
	R	0,00–0,11	0,00–0,23
Granulacja podłoża (SI) (mm) Granularity (SI) (mm)	\bar{x}	0,93	1,24
	R	0,31–2,46	0,37–6,81
Temperatura (°C) Temperature (°C)	\bar{x}	20,51	20,51
	R	19,2–22,3	19,2–22,3
Tlen rozpuszczony (%) Dissolved oxygen (%)	\bar{x}	73,19	81,51
	R	48,6–86,3	72,4–98,2
pH	\bar{x}	7,65	8,04
	R	6,74–8,72	7,15–8,68

Uzyskane dane opracowano w oparciu o oprogramowanie STATISTICA (Statistica 2011). Do porównania zagęszczenia dominujących taksonów makrobezkręgowców bentosowych oraz fauny naroślinnej w poszczególnych siedliskach zastosowano nieparametryczną analizę wariancji Kruskala-Wallisa. Porównania parametrów środowiskowych dokonano przy użyciu testu U Manna-Whitneya. Do określenia wzajemnych powiązań między parametrami abiotycznymi, a populacyjnymi ryb użyto korelacji Spearmana.

4. WYNIKI

Charakterystyka siedlisk

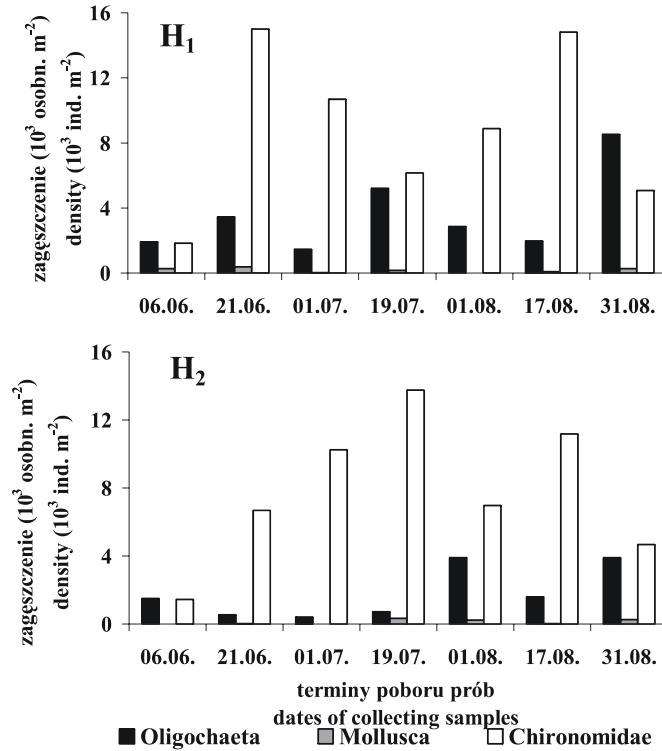
Najwyższą obfitość makrofitów (144,4 g s.m. m⁻²) stwierdzono w sierpniu. O ile rdestnica lśniąca preferowała dno strefy rzeki o niższej szybkości prądu (bliżej brzegu), to rdestnica grzebieniasta zasiedlała dno z wyższą szybkością prądu. Siedliska te istotnie różniły się głębokością (test U Manna-Whitneya, $Z = -7,1886$, $p < 0,0000$), szybkością prądu (test U Manna-Whitneya, $Z = -3,6648$, $p < 0,0002$) oraz ilością sedymentującej na dnie grubocząsteczkowej materii organicznej (test U Manna-Whitneya, $Z = 2,9013$, $p < 0,0037$).

Bentoniczna materia organiczna obu siedlisk zdominowana była przez drobnoziarnistą frakcję (BFPOM) (Rys. 3). W siedlisku przybrzeżnym (H_1) udział BFPOM wynosił średnio 70,9%, z wyjątkiem połowy lipca, gdy biomasa obu frakcji bentonicznej materii organicznej była zbliżona. Również w strefie przejściowej (H_2), w całym cyklu badawczym wyraźnie dominowała drobnocząsteczkowa materia organiczna, z najwyższymi wartościami na przełomie lipca i sierpnia (odpowiednio 4361 oraz 6902 g m⁻²).

Nie odnotowano istotnie statystycznych różnic w ilości transportowanej materii organicznej (TPOM) sedymentującej na obu gatunkach rdestnic (test U Manna-Whitneya, $Z = -0,8944$, $p < 0,3711$, Rys. 2b).

Makrozoobentos

Całkowite średnie zagęszczenie makrobezkręgowców bentosowych różniło się istotnie statystycznie pomiędzy siedliskami i było wyższe w H_1 (ANOVA Kruskala-Wallisa, $H = 0,0003$, $p < 0,0360$, Rys. 4). Taksonami dominującymi w osadach dennych obu siedlisk były: skąposzczety (*Oligochaeta*) z grupy troficznej zbieraczy, które stanowiły od 18,2% (na H_2) do 28,2% (na H_1) średniego zagęszczenia zoobentosu oraz muchówki z rodziny ochotkowatych (*Diptera*, *Chironomidae*), reprezentujące wszystkie gildie, których udział w zgrupowaniu kształtował się od 69,4% (H_1) do 79,6% (H_2).



Rys. 4. Dynamika sezonowa zagęszczenia dominujących grup makrobezkręgowców bentosowych w dwóch siedliskach Warty: H₁ i H₂.

Fig. 4. Seasonal dynamics of the density of dominant macroinvertebrate benthic groups in two habitats of the Warta River: H₁ and H₂.

Zagęszczenie Oligochaeta wykazywało wysokie sezonowe fluktuacje w obu siedliskach (różnice istotne statystycznie, test Kruskala-Wallisa, $H = 13,4850$, $p < 0,0002$), z minimum na początku lipca (ok. 1500 osobn. m⁻² na H₁ i 420 osobn. m⁻² na H₂), a maksimum w końcowym okresie cyklu badawczego (ok. 8500 osobn. m⁻² na H₁ i 4000 osobn. m⁻² na H₂).

Struktura zgrupowania muchówek z rodziny Chironomidae była odzwierciedleniem dynamiki trzech taksonów: dwu plemion podrodziny Chironominae: Chironomini i Tanytarsini oraz podrodziny Orthoclaadiinae. Zdecydowanie mniej liczne były drapieżne Tanypodinae (*Procladius*) oraz Prodiamesinae i Diamesinae. Spośród najliczniej występującego plemienia Chironomini, w dużym zagęszczeniu stwierdzono *Chironomus riparius* Meigen oraz *Glyptotendipes cauliginellus* (Kieffer); towarzyszył im także drapieżny *Parachironomus gracilior* (Kieffer). Stosunkowo często pojawiał się *Cladotanytarsus* sp. z plemienia Tanytarsini. Podrodzinę Orthoclaadiinae

reprezentował głównie *Cricotopus bicinctus* (Meigen). Różnice istotne statystycznie w zagęszczeniu pomiędzy poszczególnymi terminami poboru prób stwierdzono jedynie w przypadku plemienia Tanytarsini (test Kruskala-Wallisa, $H = 5,2234$, $p < 0,0223$).

Obok skąposzczetów i muchówek Chironomidae, zoobentos reprezentowany był przez mięczaki (Mollusca). Wśród nich odnotowano obecność małży z rodzaju *Pisidium*, ślimaków z dominującymi *Bithynia* sp., *Viviparus* sp., *Lymnaea* sp. oraz *Dreissena polymorpha* (Pallas).

Inne bezkręgowce: chruściki, jętki, pijawki oraz larwy chrząszczy wodnych występowały w obu siedliskach sporadycznie.

Fauna naroślinna

Nie stwierdzono różnic istotnych statystycznie w całkowitym zagęszczeniu bezkręgowców zasiedlających rdestnicę grzebieniastą i lśniącą (test Kruskala-Wallisa, $H = 0,3949$, $p < 0,5297$).

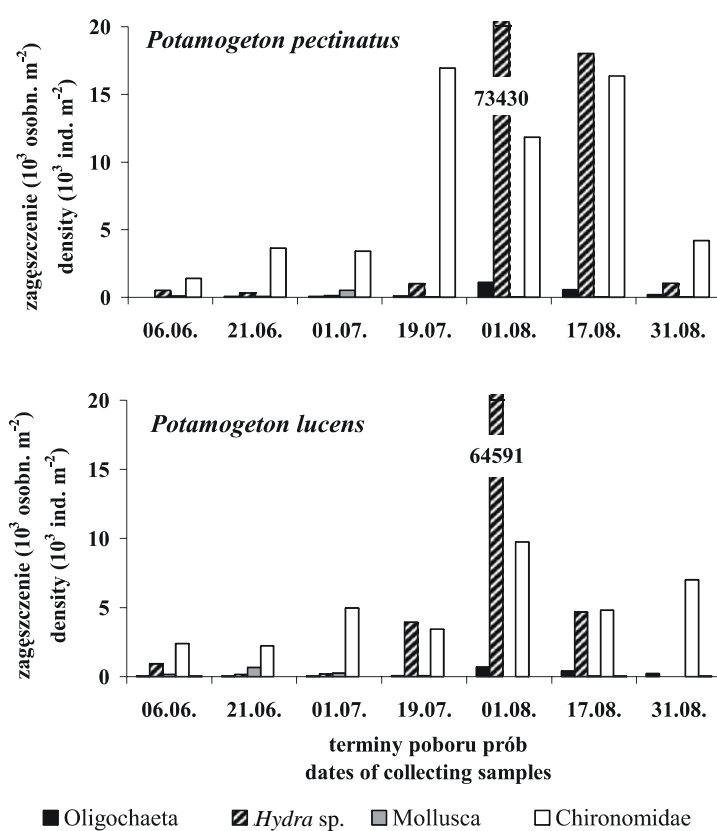
W całym cyklu badawczym na obu roślinach dominowały ochotkowate, których średni udział w zgrupowaniu na *P. pectinatus* wynosił 67,2%, a na *P. lucens* 61,7% (Rys. 5). Odnotowano istotne statystycznie różnice w ogólnym średnim zagęszczeniu Chironomidae na obu gatunkach rdestnic (test Kruskala-Wallisa, $H = 1,970$, $p < 0,0400$), przy czym na rdestnicy grzebieniastej stwierdzono wyższe ich zagęszczenie. Maksimum zagęszczenia Chironomidae na *P. pectinatus* odnotowano w sierpniu, a na *P. lucens* na początku sierpnia. Dominantami wśród ochotek były larwy z podrodziny Orthoclaadiinae, i w niższym zagęszczeniu, z plemienia Chironomini (Chironominae). Na rdestnicy grzebieniastej w każdym terminie poboru prób obserwowano wyższą obfitość Orthoclaadiinae (test Kruskala-Wallisa, $H = 5,0070$, $p < 0,0252$) niż Chironomini. Od połowy lipca do końca sierpnia dysproporcja w zagęszczeniu obu taksonów stopniowo się zmniejszała; pod koniec okresu badawczego udział każdego z taksonów był zbliżony (odpowiednio 47,9%, 46,7%). Na rdestnicy lśniącej do początku sierpnia dominowały Orthoclaadiinae, w dalszym okresie badawczym ustępując Chironomini.

Na zanurzonych makrofitach larwy Orthoclaadiine (zdrapywacze) reprezentowane były głównie przez *Cricotopus sylvestris* (Fabricius) oraz *C. bicinctus*. Spośród Chironomini najliczniej występował drapieźnik *P. gracilior*. Osobniki reprezentujące plemię Tanytarsini (filtratory) i podrodzinę Tanypodinae (drapieźniki) pojawiały się sporadycznie na obu gatunkach rdestnic, stanowiąc średnio 0,1–0,8% zagęszczenia ochotek.

Drapieżna *Hydra* sp. na obu gatunkach rdestnic stanowiła ok. 28,2–31,3% zagęszczenia bezkręgowców w badanym okresie. Udział stułbi wykazywał wyraźną dynamikę sezonową: od 25,7% na początku czerwca na obu gatunkach makrofitów, do 5,5% na rdestnicy grzebieniastej w połowie lipca i 3,6% na lśniącej na początku lipca; na

początku sierpnia odnotowano maksimum zagęszczenia (73430 osobn. m^{-2} na rdestnicy grzebieniastej, 64591 osobn. m^{-2} na lśniacej), kiedy to stanowiło ok. 85,4% ogólnego zagęszczenia fauny na każdej z roślin.

Obfitość *Oligochaeta* (zbieracze) na makrofitach była niewielka jednak występowały one przez cały okres badawczy. Ich zagęszczenie nie różniło się istotnie statystycznie na obu gatunkach rdestnic (test Kruskala-Wallisa, $H = 0,0003$, $p < 0,9857$). Stanowiły niespełna 1,5% całkowitego zagęszczenia bezkręgowców.



Rys. 5. Dynamika sezonowa zagęszczenia dominujących grup fauny naroślinnej na rdestnicy grzebieniastej (*P. pectinatus*) i lśniacej (*P. lucens*) w siedlisku H₂.

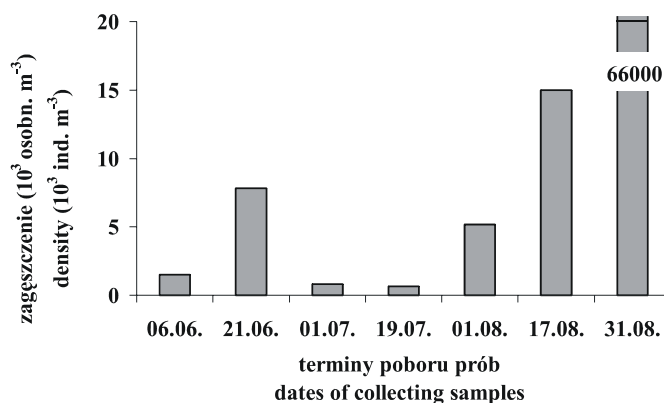
Fig. 5. Seasonal dynamics of the density of dominant epiphytic faunal groups on two submersed macrophytes: *P. pectinatus* and *P. lucens* in habitat H₂.

Udział mięczaków (Mollusca), reprezentowanych głównie przez ślimaki z rodzaju: *Lymnaea*, w całkowitym zagęszczeniu wynosił średnio od 2,8 do 4,6% na obu gatunkach rdestnic i nie różnił się istotnie statystycznie (test Kruskala-Wallisa, $H = 0,0765$, $p < 0,7821$).

Larwy Simuliidae, Ephemeroptera i Trichoptera występowały sporadycznie, zarówno na *P. pectinatus*, jak i *P. lucens*.

Zooplankton

Zagęszczenie zooplanktonu systematycznie wzrastało od połowy lipca, by pod koniec okresu badawczego osiągnąć maksimum – 66000 osobników na m^3 wody (Rys. 6). Czerwiec i początek lipca charakteryzował się znacznymi fluktuacjami w liczebności zooplanktonu.



Rys. 6. Dynamika sezonowa zagęszczenia wioślarek (Cladocera) w Warcie poniżej tamy Zbiornika Jeziorsko.

Fig. 6. Seasonal dynamics of the density of Cladocera in the Warta River downstream of the Jeziorsko Reservoir.

Gatunkiem dominującym w całym cyklu badawczym był *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller). Na początku i pod koniec cyklu badawczego w zgrupowaniu znaczny udział miała *Daphnia hyalina* Leydig, pod koniec sierpnia także *Daphnia longispina* (O.F. Müller). Od sierpnia w toni wodnej zaobserwowano również *Bosmina longispina* Leydig.

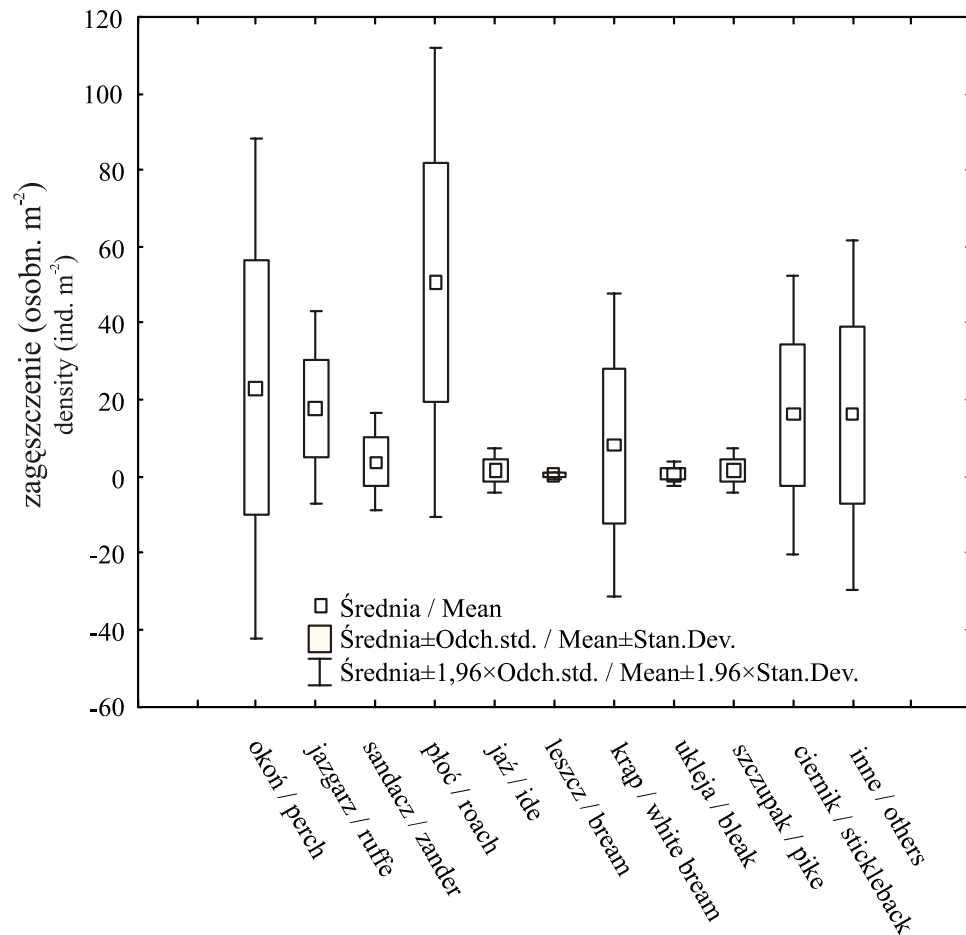
Ryby

W badanym stanowisku Warty stwierdzono występowanie 15 gatunków ryb z 7 rodzin (Tab. 2). Struktura ichtiofauny wykazywała sezonową dynamikę zmian liczebności w całym okresie badawczym (Tab. 2, Rys. 7).

Tabela 2. Udział procentowy (%) złowionych gatunków ryb w poszczególnych terminach poboru prób w Warcie poniżej tamy
Table 2. Percentages (%) of caught species of fish on different dates of collecting samples downstream of the dam of the Jeziorsko Reservoir on the Warta River

Rodzina Family	Gatunek Species	Terminy poboru prób Dates of collecting samples						
		06.06.	21.06.	01.07.	19.07.	01.08.	17.08.	31.08.
Percidae	okoń perch	-	5,1	10,4	4,4	6,0	44,9	34,5
	jazgarz ruffe	27,3	21,8	33,3	4,4	6,0	16,1	1,8
	sandacz zander	13,6	6,4	8,3	-	-	-	-
	szczupak pike	1,5	-	-	1,8	-	-	7,1
	Gasterosteidae	ciernik three-spined stickleback	0,8	2,6	10,4	3,5	6,8	22,9
Cyprinidae	plóc roach	46,2	46,2	33,3	77,7	36,2	15,6	23,9
	jaź ide	0,8	10,3	-	2,7	-	-	-
	leszcz bream	0,8	-	-	-	-	-	-
	krap white bream	-	-	2,1	1,8	20,4	-	-
	ukleja break	3,0	-	-	0,9	-	-	-
	wzdręga rudd							
	boleń asp							
	sum wels	6,1	7,7	-	3,5	26,5	0,5	0,9
	miętus burbot							
	Cobitidae	koza spined loach						

Inne / others

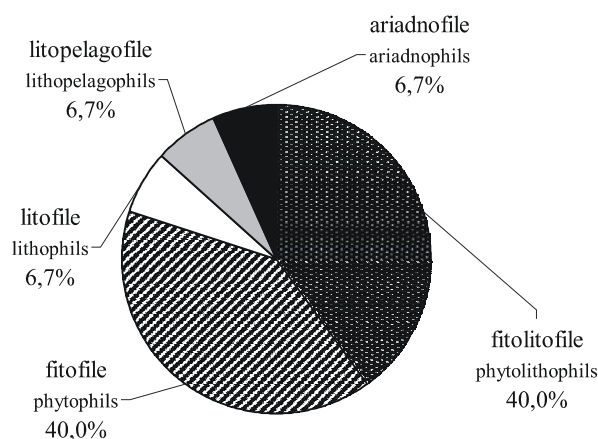


Rys. 7. Średnie zagęszczenie dominujących gatunków ryb w Warcie poniżej Zbiornika Jeziorsko wśród makrofitów.

Fig. 7. Average density of the dominant fish species among the macrophytes of the Warta River downstream of the Jeziorsko Reservoir.

W czerwcu gatunkiem dominującym okazała się płoć, której udział w zgrupowaniu wynosił średnio 46,2%. Jej występowanie skorelowane było dodatkowo z drobnociarnistym nieorganicznym substratem dna, oraz ilością grubo- oraz drobnocząsteczkowej materii organicznej (korelacja Spearmana, $p < 0,0500$). Liczne były także: jazgarz, sandacz. W połowie lipca płoć praktycznie całkowicie zdominowała całe zgrupowanie, osiągając maksymalny udział 77,7%. Od początku sierpnia liczba osobników płoci systematycznie malała. Wzrastało natomiast zagęszczenie okonia, jazgarza

i ciernika. W połowie sierpnia zgrupowanie ryb tworzyły praktycznie cztery gatunki: okoń (44,9%), ciernik (22,9%), jazgarz (16,1%) i płoć (15,6%). W końcowym okresie obecności makrofitów zaznacza się wzrost zagęszczenia szczupaka a prawie zupełny zanik jazgarza. W odcinku Warty poniżej tamy nie stwierdzono gatunków reofilnych (typowo rzecznych): kielbia (*Gobio gobio* (L.)), jelca (*Leuciscus leuciscus* (L.)) i klenia (*Leuciscus cephalus* (L.)).



Rys. 8. Udział procentowy grup rozrodczych ryb złowionych w Warcie poniżej Zbiornika Jeziorsko wśród makrofitów.

Fig. 8. Percentage share of reproductive guilds of fish caught among the macrophytes of the Warta River downstream of the Jeziorsko Reservoir.

Większość złowionych ryb zaliczała się do grup rozrodczych związanych z roślinnością (Rys. 8). 40,0% gatunków stanowiły fitolitofile (okoń, jazgarz, płoć, jaź, leszcz, ukleja), które osiągały także najwyższe zagęszczenia w zgrupowaniu. Udział ryb fitofilnych także wynosił 40,0%, ale grupa ta reprezentowana była przez gatunki mniej liczne (sandacz, szczupak, wzdreğa, krap, sum, koza). Ciernik, przedstawiciel ryb ariadnofilnych, osiągnął stosunkowo wysoką liczebność pod koniec okresu badawczego. W zgrupowaniu marginalną rolę odgrywały natomiast litofile (boleń) i litopelagofile (miętus).

W całym cyklu badawczym obserwowano ryby uszkodzone przez wirniki turbin; w większości były to dorosłe płocie (Fot. 1).

5. DYSKUSJA

Ryby w odcinku Warty poniżej tamy

Czynniki stresogenne, takie jak zanieczyszczenia, regulacja koryt rzecznych, a zwłaszcza przegradzanie rzek, powodują homogenizację ichtiofauny (ograniczenie bogactwa gatunkowego) (Penczak i inni 1998, 2012, Bednarek 2001, Kruk i Penczak 2003, Głowacki i inni 2011, Penczak 2011, Ciepłucha 2013, Głowacki i Penczak 2013). Niektóre z gatunków wykazują się większą plastycznością w odpowiedzi na zmienne warunki środowiskowe: ich udział w zaburzonej biocenozie może utrzymywać się na dotychczasowym poziomie, a nawet wzrastać (Penczak 2011).

Jak wynika z badań monitoringowych tama Jeziorska jako bariera fizyczna przyczyniła się do wyginięcia w górnym i środkowym biegu Warty dwóch gatunków karpiowatych: anadromicznej certy (*Vimba vimba* (L.)) oraz reofilnej świnki (*Chondrostoma nasus* (L.)) (Penczak i inni 1998, Witkowski i inni 2007). Po 1989 roku drastycznie zmniejszyła się także liczba pozostałych gatunków reofilnych: odnotowano zanik brzany (*Barbus barbus* (L.)) oraz wyraźny spadek zagęszczenia klenia, kielbia i miętusa (Penczak i inni 1998, Penczak i Kruk 2000).

Niejednoznaczna sytuację odnotowano dla jelca; generalnie stwierdzono spadek zagęszczenia tego gatunku w odcinku rzeki poniżej tamy, ale okresowo pojawia się on w znacznej liczbie w środowisku porośniętym makrofitami (Dukowska i inni 2013, w druku). Wyniki obecnych badań wykazały brak jelca w tym habitacie, co może wskazywać na duże sezonowe fluktuacje jego zagęszczenia. Przyczyną, jeżeli nie całkowitego zniknięcia, to silnego ograniczenia zagęszczenia gatunków prądolubnych mogą być ich wysokie wymagania tlenowe (Penczak i inni 1998, Penczak i Kruk 2000, Kruk i inni 2000, Ciepłucha 2013).

Charakterystycznym trendem obserwowanym w Warcie poniżej tamy jest spadek liczby gatunków litofilnych na rzecz dominujących fito-litofilnych i fitofilnych (Kruk i inni 2000, Kruk 2006, Penczak i inni 2012). Udział gatunków tych dwóch grup rozrodczych w obecnych badaniach osiągał aż 80,0% zgrupowania ryb, a litofile stanowiły jedynie ok. 6,7%. Przyczyną może być naniesienie sedymentującej materii organicznej na gruboziarniste nieorganiczne podłoże (żwir), niezbędne dla rozrodu litofili. Ponadto okresowe odsłanianie dna strefy przybrzeżnej rzeki ogranicza nie tylko jej dostępność dla ryb, ale także destabilizuje funkcjonowanie strefy ekotonowej (Penczak i Grzybkowska 1990, Grzybkowska 1991, Grzybkowska i Dukowska 2002, Penczak i inni 2006). Jednocześnie wzrosło zagęszczenie pokolenia młodych ryb, YOY (Young-of-the-Year, czyli urodzonych w roku złowienia), zwłaszcza płoci i okonia (ale także krąpia, jazgarza, leszcza, uklei i szczupaka), jako efekt znoszenia ich ze zbiornika – miejsca rozrodu (Penczak i inni 1994, Penczak i inni 1998, Penczak i inni

2012). Okoń i płóc należą do gatunków eurytopowych, tolerujących szerokie spektrum warunków środowiskowych. Utrata naturalnego charakteru rzeki w odcinku poniżej tamy prowadzi do wzmocnienia ich dominacji w strukturze ichtiofauny. Pomimo zaliczenia Warty do ekosystemów umiarkowanie przekształconych przez człowieka (Cieplucha 2013), skład gatunkowy zgrupowania ryb poniżej piętrzenia wskazuje na znaczne zaburzenia tego odcinka w porównaniu do innych fragmentów ekosystemu rzecznoego (Kruk i inni 2000).

Należy wspomnieć o jeszcze jednym czynniku wpływającym na stan ichtiofauny w Warcie poniżej tamy – na skutek działania hydroelektrowni część obserwowanych osobników, zwłaszcza tych starszych, nosi ślady mechanicznego uszkodzenia ciała (Lik i Sołtuniak 2012). Zjawisko to odnotowano już wcześniej, bo w 1995 roku, gdy frakcję uszkodzonych osobników płoci oceniono na 45,0%, a okonia na 30,0% (Penczak i inni 1998). Takie ryby stają się łatwym łupem dla drapieżników, zwłaszcza szczupaka (Kruk i inni 2000).

Zasoby pokarmowe ryb związane z makrofitami

W latach 90., w odcinku Warty poniżej zapory Zbiornika Jeziorsko rozwinęła się zanurzona roślinność naczyniowa (głównie *Potamogeton*) jako efekt utrzymywania przez zarządzających zbiornikiem niskiego przepływu, w okresie od czerwca do sierpnia (Grzybkowska i inni 2003). Obecność makrofitów w Warcie istotnie wzbogaciła ofertę siedliskową dla ichtiofauny. Roślinność zanurzona zwiększa heterogenność siedliska, modyfikując parametry fizyko-chemiczne wody (Grenouillet i Pont 2001, Warfe i Barmuta 2004, Franklin i inni 2008). W takich sprzyjających warunkach tworzą się bardzo liczne zgrupowania bezkręgowców – dużo liczniejsze niż w dnie pozbawionym makrofitów (Grenouillet i Pont 2001, Grzybkowska i Dukowska 2002, Grzybkowska i inni 2003, Głowacki i inni 2011). Wodne rośliny zanurzone są nie tylko siedliskiem dla rozwijającej się fauny naroślinnej (epifitonu), ale także miejscem zwiększonej sedimentacji materii organicznej na dnie, co umożliwia szybką kolonizację takich siedlisk przez pelofilne formy zoobentosu (*Oligochaeta* i *Chironomidae*) oraz szukające schronienia i pokarmu inne bezkręgowce i ryby (Rozas i Odum 1988, Kaenel i inni 1998, Grzybkowska i inni 2003, Franklin i inni 2008, Kleeberg i inni 2010, Kohler i inni 2010, Li i inni 2010, Sheppard i inni 2011). Epifiton w Warcie to także dogodne siedlisko dla konsumentów bezkręgowych z rozmaitych gildii takich jak: zdrapywacze (*Chironomidae*), filtratory (*Simuliidae*, część *Chironomidae*, *Hydropsychidae*) czy zbieracze (większość *Chironomidae*, *Ephemeroptera*) (Dukowska i inni 1996, 1999). W siedlisku makrofitów bytują też organizmy znoszone z Jeziorska, zarówno fito- i zooplankton (Grzybkowska i inni 1996), dryfujące bezkręgowce (Grzybkowska 1992), jak i narybek (Penczak i inni 1998, 2012). Jednak płyty makrofitów w ekosystemach lotycznych są przede

wszystkim bogatą ofertą pokarmową oraz miejscem składania jaj dla ryb, jak również dają możliwość korzystania z kryjówek (Okun i Mehner 2005, Vakkilainen 2005, Borchering i Magnhagen 2008, Dukowska i inni 2013, w druku).

Ryby wśród makrofitów

Wyniki obecnych badań potwierdzają dominację gatunków eurytopowych poniżej tamy, praktycznie w całym cyklu badawczym. Obecność rdestnic, nietypowa dla odcinka aluwialnej rzeki o tej rzędowości, zwiększa heterogenność środowiska, zapewniając zasiedlającym je rybom także łatwiejsze unikanie drapieżnika. Masowo spływający ze zbiornika narybek oraz młode osobniki trafiają w siedlisko makrofitów, gdzie możliwy jest ich dalszy rozwój (Dukowska i inni 2012, 2013, w druku).

Okresową biocenozę roślin zanurzonych najliczniej zasiedlają płoc i okoń, zaliczane do generalistów, a więc organizmów korzystających w szerokim zakresie z dostępnej oferty środowiskowej: fauny naroślinnej, bentosu oraz fito- i zooplanktonu, znoszonego ze zbiornika. Jak wynika z literatury przedmiotu, wysoka zasobność pokarmu może prowadzić do rozdziału zasobów, osłabiając konkurencję wewnątrz- i międzygatunkową (Bergman 1990, Horppila i inni 2000, Dukowska i inni 2012).

Wyniki badań monitoringowych prowadzonych w Warcie wykazały nieznaczny udział procentowy gatunków stagnofilnych, takich jak jazgarz czy ciernik, natomiast w zbiorniku zaporowym oraz rzece poniżej piętrzenia, na skutek spowolnienia przepływu, ich udział proporcjonalnie wzrasta (Kruk i inni 2000). W prezentowanych badaniach duże zagęszczenie jazgarza i ciernika odnotowano przede wszystkim w połowie sierpnia, co związane jest z preferencją tych gatunków do stagnującej wody (Kruk i inni 2000, Bańbura 2000).

O wnikliwości obserwacji siedlisk rzeki i obecności w nich ryb może świadczyć nasilona presja wędkarzy na odcinki rzeki z dnem porośniętym makrofitami, zarówno te w strefie przejściowej między brzegiem a środkiem koryta rzeki, jak i te za ostrogami, których dno jest gęsto pokryte wodną roślinnością naczyniową.

W cyklu badawczym w roku 2013 dokonano analizy składu gatunkowego ichtiofauny oraz bezkręgowców, bazy pokarmowej związanej z zanurzonymi makrofitami. Określono również parametry środowiskowe badanego siedliska. Kolejnym krokiem podjętych badań będzie szczegółowa analiza diety dominujących gatunków ryb i uzyskanie odpowiedzi na pytanie, która z grup bezkręgowców podlega najsilniejszej presji żerujących ryb, oraz czy łatwa dostępność pokarmu wpływa na osłabienie konkurencji wewnątrz- i międzygatunkowej.

6. SUMMARY

This study analyzes the impact of submersed aquatic macrophytes (two species: *Potamogeton pectinatus* and *Potamogeton lucens*) on the food base of fish in the tailwater of the Jeziorsko Dam Reservoir. The reservoir is located in the seventh stream order section (based on maps scaled 1:10000) of the large lowland Warta River, Poland, approximately in the middle of its 800 km course. The impact of the whole biota of the macrophytes on fish, including epiphytic and benthic macroinvertebrates living there, is investigated (Fig. 1). The specific habitat, with bottom covered by macrophytes, appears there in summer as an effect of maintaining flow stabilized at a low level in the river by managers of water resources of the Jeziorsko Reservoir in that period (Fig 2a).

Samples were collected twice a month (and thrice in August), in the period of rapid development of macrophytes, from June to August 2013, in two habitats: H₁ – located near the bank and H₂ – located in the middle zone of the river (Fig. 1).

Each time basic physico-chemical (temperature, pH, dissolved oxygen in the water) and hydromorphological (width and depth of the river, granularity of the bottom) parameters were measured (Tab. 1).

Moreover, the biomass of benthic coarse particulate organic matter (BCPOM), fine particulate organic matter (BFPOM) and transported organic matter deposited on macrophytes (TPOM) were calculated. Both habitats were dominated by BFPOM (Fig. 3). There were not any significant statistical differences in the biomass of TPOM between both plants (Fig. 2b).

The density of benthic macroinvertebrates, i.e. epifauna developed on the two species of macrophytes, as well as zooplankton and fish density, were then calculated. There were recorded significant statistical differences in the abiotic parameters between the two habitats. They concern mainly depth, velocity, and biomass of BCPOM. Moreover, the bottom of H₂ was covered by patches of macrophytes. The total density of zoobenthos showed significant statistical differences between habitats and it was higher at H₁ (Fig. 4). Oligochaeta and Chironomidae were dominant groups of zoobenthos. Among Chironomidae the most abundant were Chironomini: mainly *Chironomus riparius* Meigen oraz *Glyptotendipes caulliginellus* (Kieffer). Mollusca had not any significant share in the assemblages. They were represented mainly by *Bithynia* sp. and *Lymnaea* sp.

Epiphytic fauna on two species of aquatic plants was quite similar (no significant statistical differences). In the whole study period, the greatest shares had *Hydra* sp. and Chironomidae, with dominant subfamilies: Orthoclaadiinae (*Cricotopus sylvestris* (Fabricius), *Cricotopus bicinctus* (Meigen)) (Fig. 5). Zooplankton was represented by big Cladocera,

especially (*Daphnia* sp. and *Bosmina* sp.). The highest density of zooplankton was noticed at the end of the study period (Fig. 6), which could be the effect of the start of releasing water from the reservoir. The whole variety of animals described above is a food base for the fishes of the tailwater.

15 species of fishes from seven families (Tab. 2): Percidae, Esocidae, Cyprinidae, Siluridae, Gasterosteidae, Gadidae oraz Cobitidae were caught at the site below the dam of the Jeziorsko Reservoir. The structure of biocenosis seemed to be very dynamic in the whole study period (Tab. 2; Fig. 7). The highest densities were reached by perch and roach (Fig. 7). This is connected to their flowing down from the reservoir, where they reproduce. The low flow in summer in the tailwater of the Warta River affects the decrease in the density of rheophils. Macrophytes are also a perfect place for phytophilic species to reproduce. This is the reason why the majority of caught fish species were phytophils or phytolithophils (Fig. 8).

The presence of submersed aquatic plants makes a food and environmental offer for fishes richer. They have the opportunity to use different resources, which is connected to a decrease of their competition pressure. On the other hand, we cannot ignore negative results of the dam. Being a physical barrier for fish movement, the impoundment prevents the migration of fishes, which is the main cause of absence of some rheophils below the dam. Moreover, fish individuals that flow down from the reservoir to the tailwater are frequently damaged by the turbines of the Jeziorsko Reservoir hydropower plant (Photo 1).

Based on the collected material, we would like to produce a next part of this research in the future. The main aim will be the assessment of using available food base by fishes settled among the macrophytes.

7. LITERATURA

- Andrzejewski W. 1987. Nowy zbiornik zaporowy na Warcie. Gosp. rybna, 10, 17–19.
- Armitage P.D. 1984. Environmental changes induced by stream regulation and their effect on lotic macroinvertebrate communities. ss. 139–165 (W: Regulated rivers. Red. A. Lillehammer, S.J. Saltveit). Universitetsforlaget, Oslo.
- Armitage P.D. 1987. The classification of tailwater sites receiving residual flows from upland reservoirs in Great Britain, using macroinvertebrate data. ss. 131–144 (W: Regulated streams. Red. J.F. Craig, J.B. Kemper). Plenum Publ. Co., New York.
- Balon E.K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. Guelph Ichth. Rev., 65, 1–48.
- Bañbura J. 2000. Ciernik. ss. 439–443 (W: Ryby słodkowodne Polski. Red. M. Brylińska). PWN, Warszawa (in Polish).

- Baxter R.M. 1977. Environmental effects of dams and impoundments. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 8, 255–284.
- Bednarek A.T. 2001. Undamming rivers: A review of the ecological impacts of dam removal. *Environ. Manage.*, 27, 803–814.
- Bergman E. 1990. Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos*, 57, 241–249.
- Borcherding J., Magnhagen C. 2008. Food abundance affects both morphology and behaviour of juvenile perch. *Ecol. Freshwat. Fish*, 17, 207–218.
- Cieplucha M. 2013. Regeneracja ichtiofauny rzeki Warty. Rozprawa doktorska. Biblioteka UŁ, Łódź.
- Cummins K.W. 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *Am. Midl. Nat. J.*, 67, 477–504.
- Dukowska M., Sitkowska M., Grzybkowska M., Temech A. 1996. Macroinvertebrates (Chironomidae) and their trophic conditions in the Warta River. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.*, 6, 63–76.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Sitkowska M., Żelazna-Wieczorek J., Szeląg-Wasielewska E. 1999. Food resource partitioning between chironomid species associated with submerged vegetations in the Warta River below the dam reservoir, Poland. *Acta Hydrobiol.*, 41, 219–229.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Marszał L., Zięba G. 2009. The food preferences of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., downstream of a dam reservoir. *Oceanol. Hydrobiol. St.*, 38, 39–50.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Lik J., Jurasz W. 2012. Percid occupation of submersed riverine macrophytes: food resource partitioning between perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)). *Oceanol. Hydrobiol. St.*, 41, 12–21.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Kruk A., Szczerkowska-Majchrzak E. 2013. Food niche partitioning between perch and ruffe: combined use of a self-organising map and the IndVal index for analysing fish diet. *Ecol. Model.*, 265, 221–229.
- Dukowska M., Kruk A., Grzybkowska M., w druku. Diet overlap among two cyprinids: eurytopic roach and rheophilic dace in riverine submersed macrophyte patches. *Ecol. Inform.*
- Franklin P., Dunbar M., Whitehead P. 2008. Flow controls on lowland river macrophytes: a review. *Sci. Total Environ.*, 400, 369–378.
- Galicka W., Lesiak T. 1996. Composition of phytoplankton in a middle course section of the River Warta, including the Jeziorsko Reservoir (central Poland). *Acta Hydrobiol.*, 38, 25–33.
- Galicka W., Kruk A. 2000. Hydroconstruction-related changes of water quality in the Warta River, Poland. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.*, 7, 193–210.
- Głowacki Ł., Grzybkowska M., Dukowska M., Penczak T. 2011. Effects of damming a large lowland river on chironomids and fish assessed with (multiplicative partitioning of) true/Hill biodiversity measures. *River Res. Appl.*, 27, 612–629.
- Głowacki Ł.B., Penczak, T. 2013. Drivers of fish diversity, homogenization/differentiation, and species range expansions at the watershed scale. *Divers. Distrib.*, 19, 907–918.

- Grenouillet G., Pont D. 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *J. Fish Biol.*, 59, 939–959.
- Grzybkowska M. 1991. Development and habitat selection of chironomid communities at long and short-term water discharge fluctuation. *Regul. Rivers*, 6, 257–264.
- Grzybkowska M. 1992. Diel drift of Chironomidae in a large lowland river (central Poland). *Neth. J. Aquat. Ecol.*, 26, 355–360.
- Grzybkowska M., Dukowska M. 2002. Communities of Chironomidae (Diptera) above and below a reservoir on a lowland river: long-term study. *Ann. Zool. Fenn.*, 52, 235–247.
- Grzybkowska M., Hejduk J., Zieliński P. 1990. Seasonal dynamics and production of Chironomidae in a large lowland river upstream and downstream from a new reservoir in Central Poland. *Arch. Hydrobiol.*, 119, 439–455.
- Grzybkowska M., Temech A., Najwer I. 1996. Seston, (particles > 400 µm) of the Warta River downstream from the new reservoir of Jeziorsko. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.*, 6, 47–61.
- Grzybkowska M., Dukowska M., Takeda M., Majecki J., Kucharski L. 2003. Seasonal dynamics of macroinvertebrates associated with submersed macrophytes in a lowland river downstream of the dam reservoir. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, 3, 399–408.
- Horppila J., Ruuhijärvi J., Rask M., Karppinen C., Nyberg K., Olin M. 2000. Seasonal changes in the diets and relative abundances of perch and roach in the littoral and pelagic zones of a large lake. *J. Fish Biol.*, 56, 51–72.
- Kaenel B.R., Matthaei C.D., Uehlinger U.R.S. 1998. Disturbance by aquatic plant management in streams effects on benthic invertebrates, *Regul. Rivers*, 14, 341–356.
- Kleeberg A., Köchler J., Sukhodolova T., Sukhodolow A. 2010. Effects of aquatic macrophytes on organic matter deposition, resuspension and phosphorus entrainment in a lowland river. *Freshwater Biol.*, 55, 326–345.
- Kohler J., Hachoł J., Hilt S. 2010. Regulation of submersed macrophyte biomass in a temperate lowland river: Interactions between shading by bank vegetation, epiphyton and water turbidity. *Aquat. Bot.*, 92, 129–136.
- Kruk A. 2006. Self-organizing maps in revealing variation in non-obligatory riverine fish in long-term data. *Hydrobiologia*, 553, 43–57.
- Kruk A., Penczak, T. 2003. Impoundment impact on populations of facultative riverine fish. *Ann. Limnol.*, 39, 197–210.
- Kruk A., Penczak T., Galicka W., Koszaliński H., Tłoczek K., Kostrzewa J., Marszał Ł. 2000. Ichtiofauna rzeki Warty. *Rocz. Nauk. PZW*, 13, 35–67.
- Li J., Huang P., Zhang R. 2010. Modeling the refuge effect of submerged macrophytes in ecological dynamics of shallow lakes: A new model of fish functional response. *Ecol. Model.*, 221, 2076–2085.
- Lik J., Sołtuniak J. 2012. Studium przypadku – Jeziorsko. ss. 32–34 (W: Wykorzystanie zasobów wodnych województwa łódzkiego na cele energetyki i towarzyszącej jej turystyki). Wydawnictwo PAN, Łódź.
- Marszał Ł., Grzybkowska M., Penczak T., Galicka W. 1996. Diet and feeding of dominant fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 43, 185–202.

- McCully P. 1996. Rivers no more: the environmental effects of dams. Zed Books, London, ss. 29–64.
- Okun N., Mehner T. 2005. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands. *Ecol. Freshwat. Fish*, 14, 139–149.
- Penczak T. 1992. Fish production in the Warta River: postimpoundment study. *Hydrobiologia*, 242, 87–93.
- Penczak T. 2004. Impact of impoundment (1985–2000) on fish assemblages in a large lowland river. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, 4, 129–138.
- Penczak T. 2011. Fish assemblages composition in a natural, then regulated, stream: A quantitative long-term study. *Ecol. Model.*, 222, 2103–2118.
- Penczak T., Grzybkowska M. 1990. Fish and invertebrates vs. riparian ecotones in a large river (the River Warta, Central Poland). ss. 41–44 (W: Fish and land/inland – water ecotones. Red. M. Zalewski, J.E. Thorpe, P. Gaudin). UNESCO MaB.
- Penczak T., Kruk A. 2000. Threatened obligatory riverine fishes in human-modified Polish rivers. *Ecol. Freshwat. Fish*, 9, 109–117.
- Penczak T., Galicka W., Marszał L., Zaczyński A., Głowacki Ł., Koszaliński H. 1994. Wpływ piętrzenia na dynamikę populacji i produkcję ryb w rzece Warcie: 1985–1993. ss. 21–26 (W: Wpływ zbiornika Jeziorsko na populacje ryb rzeki Warty. Red. T. Penczak). Wyd. PZW, Warszawa.
- Penczak T., Głowacki Ł., Galicka W., Koszaliński H. 1998. A long-term study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Hydrobiologia*, 368, 157–173.
- Penczak T., Kruk A., Grzybkowska M., Dukowska M. 2006. Patterning of impoundment impact on chironomid assemblages and their environment with use of the self-organizing map (SOM). *Acta Oecol.*, 30, 312–321.
- Penczak T., Głowacki Ł., Kruk A., Galicka W. 2012. Implementation of a self-organizing map for investigation of impoundment impact on fish assemblages in a large, lowland river: Long-term study. *Ecol. Model.*, 227, 64–71.
- Petersen R.C., Cummins K.W., Ward G.M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecol. Monogr.*, 59, 21–39.
- Petts G.E. 1984. Impounded rivers. Perspectives for ecological management. John Wiley and Sons, Chichester.
- Quinn J.M., Hickey C.W. 1990. Magnitude of effects of substrate particle size, recent flooding, and catchment development on benthic invertebrates in 88 New Zealand rivers. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 24, 387–409.
- Rozas L.P., Odum W.E. 1988. Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia*, 77, 101–106.
- Sheppard J.N., James N.C., Whitfield A.K., Cowley P.D. 2011. What role do beds of submerged macrophytes play in structuring estuarine fish assemblages? Lessons from a warm-temperate South African estuary. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.*, 95, 145–155.
- Statistica for Windows. 2011. StatSoft Polska, Kraków.
- Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38, 913–920.
- Szczerkowska-Majchrzak E., Grzybkowska M. 2008. Piętrzenia rzek i energia wodna, za i przeciw. *Kosmos*, 57, 295–303.

- Szczerkowska-Majchrzak E., Grzybkowska M., Dukowska M. 2010. Effect of flow fluctuations on patch dynamics and chironomid distribution in a medium-sized lowland river. *J. Freshwat. Ecol.*, 25, 437–448.
- Vakkilainen K. 2005. Submerged macrophytes modify food web interactions and stability of lake littoral ecosystems. Doctoral thesis. Department of Ecological and Environmental Sciences Faculty of Biosciences University of Helsinki, ss. 1–43.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 130–137.
- Ward J.S., Stanford J.A. 1980. Tailwater biota: ecological response to environmental alternations. ss. 1516–1525 (W: Proceedings of the symposium on surface water impoundments). ASCE, Minneapolis, Minnesota.
- Warfe D.M., Barmuta L.A. 2004. Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia*, 141, 171–178.
- Witkowski A., Penczak T., Kotusz J., Przybylski M., Kruk A., Błachuta J. 2007. Reofilne ryby karpowate dorzecza Odry. *Rocz. Nauk. PZW*, 20, 5–33.

Deklaracja autorów o udziale w przygotowaniu publikacji:

Wszyscy współautorzy niniejszej publikacji przyczynili się w równym stopniu do: A – przygotowania projektu badań i programu pracy, B – zbierania danych i prowadzenia badań; C – przeprowadzenia analizy statystycznej; D – interpretacji wyników; E – opracowania manuskryptu; F – wyszukiwania literatury. Udział każdego autora wyniósł więc 20%. Pomiedzy żadnymi współautorami nie istnieje konflikt interesów. Praca nie ma autorów nieujawnionych.



Fot. 1. Płocie uszkodzone przez turbiny hydroelektrowni Jeziorsko (fot. J. Lik).
Photo 1. Roach individuals wounded by the turbines of the Jeziorsko Reservoir hydropower plant (photo by J. Lik).

