

ZMIANY ZOOPLANKTONU WYWOŁANE PRESJĄ RYB W WYBRANYCH JEZIORACH EUTROFICZNYCH

Jacek Tunowski

Zakład Hydrobiologii, Instytut Rybactwa Śródlądowego w Olsztynie

1 WSTĘP

Efekt presji ryb na plankton został opisany przez: Hrbáček [6], Brooks i Dodson [3], Straškraba [13]. Według tych autorów, przeciętna wielkość osobnicza populacji zooplanktonowych, w zbiornikach zasiedlonych przez ryby planktonożerne, jest mniejsza od tej, jaką obserwuje się w stawach i jeziorach pozbawionych planktonofagów.

Skutki oddziaływania planktonofagów na zooplankton w kaskadzie troficznej są zmienne w poszczególnych zbiornikach i zależą od charakteru i zagęszczenia populacji ichtiofauny. Następstwem nadmiernej obsady ryb może być: ustępowanie gatunków o dużych rozmiarach ciała, czy też wewnątrzgatunkowe reakcje planktonów w postaci rozwoju form morfologicznych mniej narażonych na schwytanie.

Jeziora będące obiektem badań są zbiornikami eksperymentalnymi. Wykorzystano je do obserwacji wpływu wysokich obsad obcych gatunków ichtiofauny planktonożernej na zmiany funkcjonowania poszczególnych elementów ekosystemu, ze szczególnym uwzględnieniem pelagicznej fauny planktonowej. Przy bardzo wysokim rocznym spożyciu pokarmu populacje allochtonicznych planktonofagów zarówno w Warniaku, jak i Dgale Małym wywoływać mogą potencjalnie bardzo wysoką presję na zooplankton. Szczególnie dotyczy to tołpygi pstrej, która jako gatunek jest bardziej elastyczna, a jej preferencje pokarmowe mogą się zmieniać w szerokim zakresie i zależą od warunków pokarmowych, panujących aktualnie w środowisku. Badania pokarmowe nad gatunkami chińskich ryb sestonożernych jednoznacznie

wskazują, że dla tołpygi pstrej najbardziej preferowaną grupą pokarmową jest zooplankton. W przypadku tołpygi białej presja pokarmowa tego gatunku dotyczy mniejszych frakcji sestonu i udział skorupiaków planktonowych wynosi na ogół kilka procent. Preferowanym pokarmem tego gatunku jest detrytus.

Bazując na bogatym, kilkunastoletnim materiale, analizowano w niniejszej pracy wybrane parametry populacji zooplanktonowych w dwóch różnych morfologicznie zbiornikach.

Celem niniejszej pracy było zaprezentowanie, za pomocą wizualizacji graficznej i wykorzystania zaawansowanych metod statystycznych, określonych prawidłowości opisujących zmiany zbadanych parametrów zooplanktonu w warunkach różnego nasilenia presji planktonożernej ichtiofauny w dwóch jeziorach o odmiennych typach miktycznych.

2 TEREN BADAŃ

Jezioro Warniak leży w kompleksie Wielkich Jezior Mazurskich (54°07' N, 27° 48' E. wys. 120,4 m n.p.m. Powierzchnia jeziora wynosi 38,4 ha, głębokość maksymalna 3,7 m, a średnia 1,2 m. Cyklicznie, w zależności od zimowych zjawisk meteorologicznych, notowane są przyduchy. Jezioro Warniak do początku lat 70 miało dno prawie w całości porośnięte roślinnością wynurzoną (głównie trzciną pospolitą *Phragmites communis* Trin.), swym zasięgiem dochodzącą do 1 metra. Roślinność zanurzona porastała dno do głębokości 2-2,5 metra. Fitolitoral zbiornika był zdominowany przez zbiorowiska roślinne o charakterze stawowym.

Po roku 1975 w wyniku introdukcji amura białego (*Ctenopharyngodon idella*, Val.) i karpia (*Cyprinus carpio*, L.) zbiornik pozbawiony został hydrofitów. Od połowy lat 90. zanotowano ponowny powrót makrofitów z dominującymi gatunkami z grup ramienic.

Jezioro Dgał Mały leży w dorzeczu Węgorapy i Pregoły (54°07,3' N, 21°47,4' E, wys. 120,1 m n.p.m.). Misa jeziorna o powierzchni 14,2 ha, wydłużona południkowo, ma słabo rozwiniętą linię brzegową (1,28). Jezioro Dgał Mały jest zbiornikiem dimiktycznym z tendencją do wiosennej meromiksji, eutroficznym, o hypolimnionie zaliczonym do zimnych. W okresie stagnacji letniej notuje się nad dnem wysokie ubytki tlenowe i występowanie siarkowodoru. Roślinność wodna wynurzona (głównie trzcina pospolita) pokrywała wąski pas wybrzeża, stanowiący ok. 22% powierzchni jeziora. Makrofity zanurzone występują obecnie w niewielkich ilościach. Występujące w zbiorniku zakwity fitoplanktonu decydują od lat o małej przezroczystości.

Jezioro Warniak jesienią 1984 roku zarybiono gatunkami planktonożernymi – tołpygą pstrą (*Aristichthys nobilis* Rich.) i tołpygą białą (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) w ilości 54 kg ha⁻¹. Gatunki te charakteryzują się bardzo wysokim rocznym spożyciem pokarmu, dochodzącym do 1500% masy ciała [1] i wywierają bardzo silną presję na zespoły planktonu zwierzęcego.

W latach 1989-1994 osiągnęły one maksymalną biomasa 500-600 kg ha⁻¹. Ich liczebność była redukowana przez przyduchy zimowe (1985, 1987, 1996), intensywne odłowy (1995, 1997) oraz w wyniku naturalnej śmiertelności. W latach 1997-1999 biomasa tołpyg znacznie spadła, do wielkości poniżej 20 kg ha⁻¹ [15].

Biomasa ryb autochtonicznych w okresie prowadzonego eksperymentu (lata 1984-1998) nie zmieniała się znacząco i została skalkulowana w granicach 40-60 kg ha⁻¹.

Jezioro Dgał Mały zostało zarybione tołpygą po raz pierwszy w 1970 roku. Biomasa tołpyg w latach 70. wahała się od 120 do 300 kg ha⁻¹.

We wrześniu roku 1984 dokonano ponownej introdukcji tołpygi białej z domieszką tołpygi pstrej i hybrydów tych gatunków w ilości 70 kg ha⁻¹. W drugiej połowie lat 80. biomasa tołpyg osiągnęła bardzo wysokie wartości i wahała się od 400 do 600 kg ha⁻¹. Maksymalne wartości biomasy tołpyg, przekraczające 600-800 kg ha⁻¹

notowano prawie przez całą dekadę lat 90. Dopiero w roku 1999 odnotowano gwałtowną redukcję populacji allochtonicznych planktonożerców.

Populacje ryb autochtonicznych, w okresie 1984-1998, wykazywały stałą średnią biomasa wynoszącą 200 kg ha⁻¹.

3 MATERIAŁ I METODY

Materiał do pracy zebrano podczas wieloletnich badań eksperymentalnych jezior należących do Instytutu Rybactwa Śródlądowego w Olsztynie.

Zooplankton jeziora Warniak analizowano na podstawie prób pobranych w latach 1984-1989, obejmujących całoroczny, comiesięczny cykl badań (z wyjątkiem okresu zlodzenia jeziora), oraz prób pobieranych w okresie stagnacji letniej (sierpień) w latach 1990-1998.

Jezioro Dgał Mały było objęte badaniami w latach 1979-1982, 1984-1989. Próby pobierano w cyklu comiesięcznym, oprócz okresu zlodzenia zbiornika.

Poboru prób zooplanktonu dokonywano pięciolitrowym czerpaczem wody własnego pomysłu – „Toń 2” [14]. Łączy on w sobie cechy czerpacza Bernatowicza, który ogranicza do minimum powstawanie fali czołowej przed opuszczaniem czerpaczem z cechami czerpacza Patalasa, w którym możliwość natychmiastowego zamknięcia po osiągnięciu żądanej głębokości, uniemożliwia ucieczkę szybko poruszających się skorupiaków, głównie widłonogów. Ograniczono w nim również możliwość wywołania fototaksji wśród łowionych plankterów i ucieczki z czerpacza przez zastosowanie cylindra zbiornika z bezbarwnej pleksi.

Próby zooplanktonu o objętości wody 30 l, zagęszczano w siatce planktonowej nr 25. Podpróbę oznaczano w komorze Sedwick-Raftera.

Wrotki i skorupiaki starano się oznaczyć do gatunku. Wydzielano, jeśli to było możliwe, również niższe jednostki taksonomiczne (*sub-species, varietas, forma*).

Mokrą biomasa planktonu zwierzęcego oszacowano metodą pośrednią z zależności ciężaru osobniczego i długości ciała.

Masę osobniczą Rotifera oszacowano z wzorów podanych w pracach Bottrell i in. [2], na podstawie zmierzonej długości ciała.

W procesie analizy wyników posługiwano się zarówno stosunkowo prostą graficzną prezen-

tacją danych, jak również sięgnięto po zaawansowane metody. Do określenia stopnia zmian dominacji zbiorowisk zooplanktonu pelagicznego zastosowano indeks zróżnicowania gatunkowego Shannona-Weavera [11], zmodyfikowany przez Margalefa [7]. Obliczeń tego parametru dokonano zarówno w oparciu o liczebność, jak i biomasa organizmów planktonowych [8].

Do statystycznego opracowania obfitego materiału źródłowego zastosowano jedną z technik klasyfikacji wielowariantowej [5], korzystając z programu *STATISTICA*. Skalowanie wielowymiarowe jest jedną z metod statystycznych, pozwalającą wyjaśnić podobieństwa lub różnice między badanymi obiektami. Umożliwia ono analizowanie różnych rodzajów macierzy korelacji, podobieństw i odmienności [12]. Zmierzają do uporządkowania obiektów w przestrzeni o danej liczbie wymiarów. W niniejszej pracy obiektami są daty poboru prób, pod którymi kryją się listy parametrów charakteryzujących zooplankton (np. liczebność poszczególnych taksonów). W wyniku analizy możemy zinterpretować odległości między obiektami w kategorii ukrytych wymiarów. W analizowanych przypadkach pozwoli to uwidocznienie reakcję (lub jej brak) populacji zooplanktonowych na zmieniającą się presję ryb planktonożernych. Analizę danych prowadzono od 9-wymiarowej przestrzeni i stopniowo przechodzono do wyliczeń o jeden wymiar niższych, wykorzystując jako konfigurację początkową wynik z poprzedniej analizy, dochodząc kolejno do rozwiązań trzypięciowymiarowych. Przy interpretacji wyników szukano skupień punktów lub szczególnych wzorów i konfiguracji (np. koła, rozgałęzienia).

4 WYNIKI

4.1 Liczebność

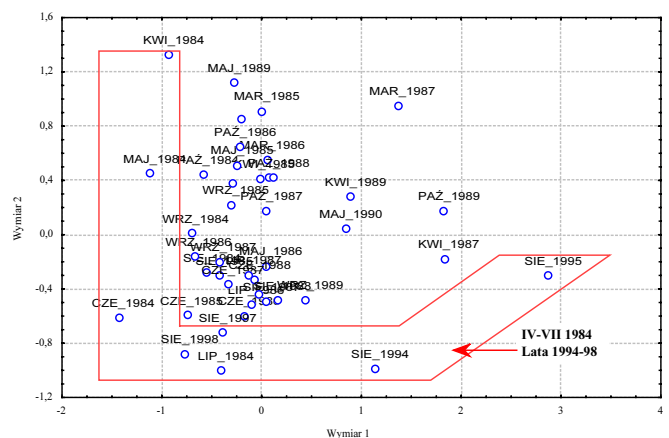
Liczebność zooplanktonu w Warniaku była bardzo zróżnicowana. W pierwszym roku badawczym w okresie wiosennym notowano wysokie zagęszczenie skorupiaków planktonowych. W maju 1984 roku liczba skorupiaków zarówno *Cladocera*, jak i *Copepoda* osiągnęła wartość 400 osobn. litr^{-1} . Wśród wioślarek wyraźnie dominowała *Chydorus sphaericus* (335 osobn. litr^{-1}). Często spotykano *Bosmina longirostris* i *Daphnia cuculata*. W tym samym okresie w grupie widłonogów notowano liczne formy młodociane

należące do *Cyclopoida*. W kolejnych latach badań obserwuje się stopniowy spadek zagęszczenia planktonu skorupiakowego, szczególnie wioślarek. Ich zagęszczenie w latach 1985-1998 z reguły nie przekraczało kilku osobników w jednym litrze wody.

Liczebność widłonogów w Warniaku była ogólnie niska. W latach 1985-1998 zagęszczenie *Copepoda* sporadycznie osiągało kilkanaście osobników w litrze. Najczęściej notowano *nauplii* i *copepodites* z rzędu *Cyclopoida*. Przedstawiciele rodziny *Diaptomidae* z rzędu *Calanoida* rejestrowano częściej jedynie w 1984 roku.

Rotifera przez cały okres badań Warniaka występowały w dużych zagęszczeniach. Liczebność oscylowała najczęściej w granicach 1500-2500 osobn. litr^{-1} . Najbardziej stałym gatunkiem wrotków, występującym we wszystkich próbach, był sedymentator *Keratella cochlearis*, występujący regularnie w dwóch formach: *typica* i *tecta*. Obok *K. cochlearis* regularnie notowano dużą, wszystkożerną *Asplanchna priodonta*. Z innych często występujących gatunków należy wymienić: *Brachionus angularis*, *B. diversicornis* i *Filinia longiseta* oraz gatunki z rodzaju *Polyarthra*, *Synchaeta* i *Trichocerca*.

W wyniku przeprowadzenia procedury skalowania wielowymiarowego otrzymano dwuwymiarowy wykres rozrzutu liczebności zooplanktonu, który wyróżnia okres przed zarybieniem łośpią i końcowy okres badań (1994-1998, czarne obramowanie, rys. 1). Próby uzyskane w okresie dużej aktywności ryb planktonożernych (od września 1984 do sierpnia 1990) układają się w środkowej partii wykresu.



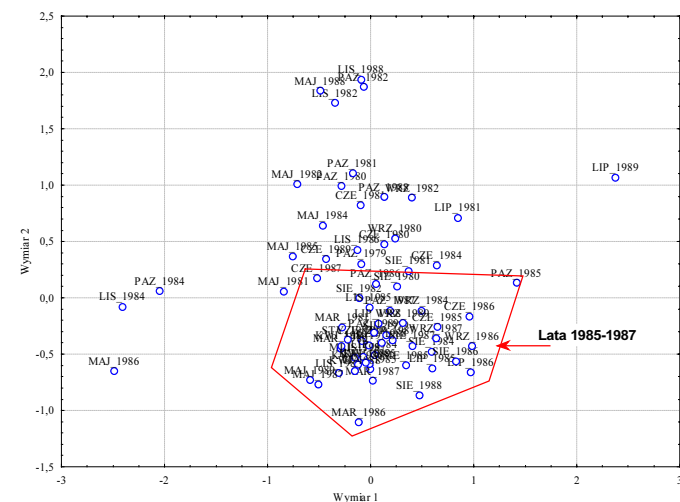
Rys. 1. Wykres rozrzutu 2W liczebności zooplanktonu w jeziorze Warniak w latach 1984-1998 (skalowanie wielowymiarowe).

Zooplankton strefy pelagicznej w jeziorze Dgał Mały wykazywał znaczne zróżnicowanie zagęszczenia w całym okresie badawczym. Zarówno wśród *Crustacea*, jak i *Rotifera*, daje się zauważyć zmianę dynamiki sezonowej liczebności w kolejnych latach.

Wśród *Cladocera* regularnym dominantem lub współdominantem był *Ch. sphaericus* i *D. cucullata f. kahlbergensis*, jak też coraz częściej *D. cucullata* – forma typowa, pozbawiona wydłużonego hełmu w części głowowej. Po zarybieniu jeziora łośpygą zwiększył się udział drobniejszej *B. longirostris*, a dominacja wioślarki *D. cucullata* spadła z kilkunastu procent w 1984 roku o połowę w 1985 roku.

Zagęszczenie *Copepoda* w pierwszych latach badań (1979-1982) było zbliżone do obserwowanego u *Cladocera*. Po zarybieniu jeziora łośpygą stwierdzono przeciętnie wyższe liczebności widłonogów. Wzrosła też amplituda sezonowej dynamiki tej grupy taksonomicznej. Zagęszczenie widłonogów przekraczało 100-150 osobn. l⁻¹, osiągając kilkakrotnie ponad 200 osobn. l⁻¹. Najczęściej spotykanym gatunkiem był *M. leuckarti*, ale też dwa gatunki z rodzaju *Thermocyclops*: *Th. oithonoides* i *Th. crassus*. W rodzinie *Diaptomidae* nadal najczęściej notowano *E. graciloides*.

Rotifera w Dgale Małym wykazywały w pierwszych trzech latach umiarkowany rozwój, z liczebnością oscylującą w granicach 200-600 osobn. l⁻¹. Po zarybieniu planktonofagami, do roku 1989 obserwowano duże wahania sezonowej liczebności *Rotifera*, z tendencją do stałego zwiększania amplitudy.



Rys. 2. Wykres rozrzutu 2W liczebności zooplanktonu w jeziorze Dgał Mały w latach 1979-1989 (skalowanie wielowymiarowe).

Otrzymany metodą skalowania wielowymiarowego dwuwymiarowy wykres rozrzutu liczebności zooplanktonu nie pokazuje wyraźnego zróżnicowania okresów o słabej i silnej presji planktonofagów (rys. 2). Okresy niskiej biomasy łośpyg ułożyły się w przeważającej części w górnej, mniej zagęszczonej strefie wykresu. Lata z wysoką biomasa łośpyg rozmieszczone są w silnie zagęszczonej, dolnej strefie skupiska.

4.2 Biomasa

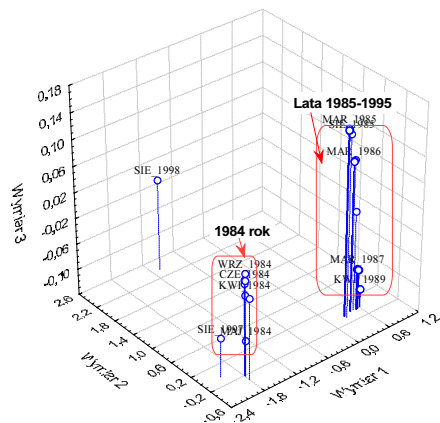
Biomasa planktonu skorupiakowego w Warniaku była bardzo niska. Jedynie w pierwszej połowie 1984 roku *Cladocera* i *Copepoda* osiągały wysokie wartości, normalnie spotykane w jeziorach typu stawowego. W maju tego roku zanotowano biomasa ogólną ponad 6 mg l⁻¹, przy 99% udziale *Crustacea*. W kolejnych latach trwania eksperymentu notowano wartości nieprzekraczające 0,5 mg l⁻¹.

Sezonowa zmienność biomasy *Cladocera* w Warniaku ogólnie była niewielka. Największy udział miał z reguły jeden lub dwa gatunki wioślarek. W 1985 roku wśród dominujących gatunków notowano *Ch. sphaericus*, *D. cucullata* i *L. kindtii*. W następnych sezonach notowano często dominację pojedynczego gatunku: *D. cucullata* lub *Leptodora kindtii*. W latach 1988-1998 maksymalne wartości biomasy wioślarek w sezonie letnim nie przekraczały 0,2 mg l⁻¹.

Biomasa *Copepoda* jeziora Warniak osiągała również bardzo niskie wartości. Jedynie na początku 1984 roku wynosiła ona ok. 4 mg l⁻¹. W kolejnych okresach obniżyła się do wartości poniżej 0,4 mg l⁻¹, a w okresach wiosennych nawet poniżej 0,1 mg l⁻¹. Sezonowa dynamika zmian biomasy była zatem znikoma. Największy udział w biomacie stanowiły młodociane formy podrzędu *Cyclopoida*. Dość rzadko notowane dorosłe formy tej grupy taksonomicznej należały do rodzaju *Cyclops sp.*, *Mesocyclops sp.* i *Thermocyclops sp.*. Znaczący udział w biomacie widłonogów miał podrząd *Calanoida*, reprezentowany w latach 1984-1985 przez jedyny gatunek *E. graciloides*. Notowano go później sporadycznie.

Dominującą grupę w biomacie całego planktonu zwierzęcego stanowiły *Rotifera*. Wiosną 1984, przed introdukcją łośpyg, obserwowano niski rozwój wrotków, nieprzekraczający 0,3 mg l⁻¹. W lipcu wystąpił ich gwałtowny wzrost osiągający 3,3 mg l⁻¹. Głównym dominantem

była wszystkożerna *A. priodonta*. Wśród pozostałych gatunków notowane biomasy były zdecydowanie niższe. Biomasa wrotków zarówno rodzaju *Collotheca sp.*, *Synchaeta sp.*, *Keratella sp.*, jak i *Polyarthra sp.* w okresie rozwoju nie przekroczyła z reguły $0,5 \text{ mg l}^{-1}$.



Rys. 3. Wykres rozrzutu 3W biomasy zooplanktonu w jeziorze Warniak w latach 1984-1998 (skalowanie wielowymiarowe).

Analiza biomasy zooplanktonu w Warniaku przeprowadzona za pomocą skalowania wielowymiarowego pozwoliła uzyskać jednoznaczny obraz różnicujący poszczególne okresy eksperymentu (rys. 3).

Cały 1984 rok skupia się na małej przestrzeni wykresu. Lata 1985-1994 tworzą wyraźnie oddzielone skupienie punktów, wskazując na odmienność populacji zooplanktonowych podanych intensywnej presji planktonofagów.

Biomasa poszczególnych grup taksonomicznych zooplanktonu pelagicznego w jeziorze Dgale Małe była stosunkowo wysoka. Najwyższe wartości biomasy notowano w latach 1979-1982, w okresach wiosennych i jesiennych szczytów rozwoju ($8-9 \text{ mg l}^{-1}$). Dominantem były skorupiaki, głównie wioślarki. W latach 1984-1989, po introdukcji tołpyg, zaobserwowano spadek letniej i jesiennej biomasy ogólnej do poniżej 1 mg l^{-1} , szczególnie w epilimnionie. Nie stwierdza się od tej pory wysokich szczytów rozwojowych *Cladocera*. Większy udział w biomacie mają *Copepoda* i *Rotifera*.

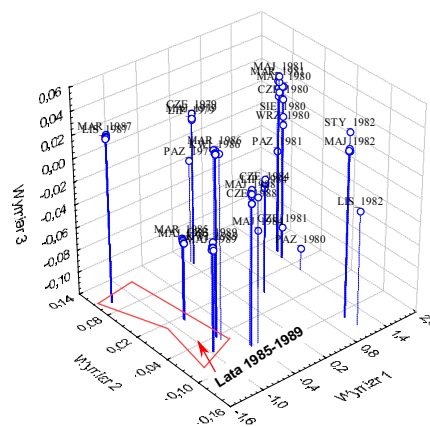
Gatunkiem stale obecnym i dominującym wśród wioślarek była *D. cucullata*. W latach 1980 i 1981 jej biomasa przekraczała wiosną i jesienią $5-6 \text{ mg l}^{-1}$. Wysoką biomasa tej wioślarki zanotowano jeszcze w maju 1984 roku.

W późniejszym okresie, po introdukcji tołpyg, biomasa *D. cucullata* nie przekroczyła 2 mg l^{-1} .

Innymi, regularnie występującymi taksonami, były *B. coregoni* i *Ch. sphaericus*. W latach 1979-1980 udział *B. coregoni* dochodził do 10%. Biomasa tego taksonu nie przekroczyła nigdy 1 mg l^{-1} , a dominacja zmniejszyła się nawet dwudziestokrotnie.

Widłonogi w Dgale Małym wykazywały niewielki wzrost dominacji w biomacie całkowitej zooplanktonu. Ich udział wzrósł z 40% w 1980 roku do 60% w 1987 roku. Stałością dominacji charakteryzowały się *Cyclopoida*, w tym szczególnie formy młodociane. Dominantami w tej grupie był drapieżny *Cyclops vicinus* i *Cyclops kolensis* oraz wszystkożerny *M. leuckarti*. Z makrofiltratorów dominująca rola przypadła *Eudiaptomus graciloides* – od 1% w 1979 roku do 17% w 1988 roku.

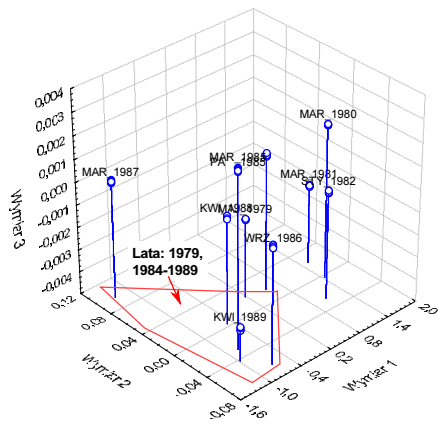
Biomasa zooplanktonu w Dgale Małym, poddana analizie skalowania wielowymiarowego, zdecydowanie lepiej niż liczebność zróżnicowała okresy silnej i słabszej presji planktonożernej ichtiofauny. Trójwymiarowy wykres rozrzutu tego parametru wyraźnie pokazuje aglomeracje prób z lat 1985-1989 w lewej części rysunku (rys. 4.). Blisko tej strefy znajduje się również rok 1984. Pozostałe sezony, 1979-1982, są wyraźnie oddzielone od zaznaczonego obszaru.



Rys. 4. Wykres rozrzutu 3W biomasy zooplanktonu w jeziorze Dgale Małe w latach 1979-1989 (skalowanie wielowymiarowe).

4.3 Średnia masa osobnicza

Średnia masa osobnicza skorupiaków i wrotków w Warniaku w sezonie letnim charakteryzowała się różną zmiennością w poszczególnych grupach zooplanktonu. U *Crustacea* obserwuje się



Rys. 6. Wykres rozrzutu 3W średniej masy osobniczej zooplanktonu w jeziorze Dgale Małe w latach 1979-1989 (skalowanie wielowymiarowe).

Odnotowane obniżenie średniej masy osobniczej w latach 1985-1986 spowodowane było wysoką liczebnością drobnych taksonów z rodzaju: *Keratella*, *Synchaeta*, *Polyarthra* oraz gatunków: *Pompholyx sulcata* i *Anureopsis fissa fissa*.

Uśredniona masa osobnicza poszczególnych gatunków poddana analizie wielowymiarowej daje dobry obraz reakcji fauny planktonowej na zmianę presji planktonofagów (rys. 6). Wykres wyraźnie wydziela lata 1980-1982 od pozostałych okresów badawczych. Sezony 1984-1989 stanowią osobne skupienie danych. Do tej grupy, podobnie jak w przypadku liczebności, procedura skalowania wielowymiarowego przypisała również pierwszy rok objęty obserwacją (1979). Niektóre próby z lat 1984-1989 ułożone zostały w procesie skalowania poza głównym skupieniem danych.

4.4 Minimalna długość dorosłych form Crustacea

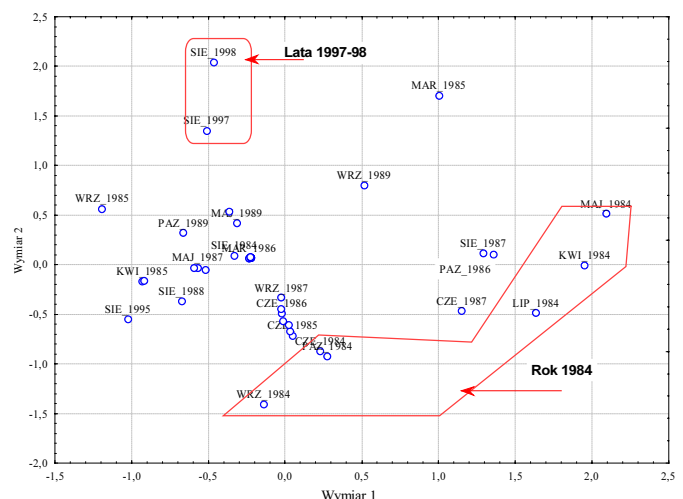
W jeziorze Warniak dorosłe formy *Copepoda* występowały jedynie wiosną 1984 roku: *Cyclops vicinus*, *Mesocyclops leuckarti* i *E. Graciloides*. W pozostałym okresie tylko dwukrotnie zanotowano dojrzałą samicę *C. vicinus*.

Stadia *adultus Cladocera* występowały częściej, ale głównie w początkowym i końcowym okresie badań, przy mniejszej presji ryb. Forma *adultus D. brachyurum* wystąpiła tylko latem 1998 roku, natomiast *D. cucullata*, *Ch. Sphaericus*, *Alonella nana* i *B. longirostris* – częściej.

Minimalna długość dojrzałej *D. cucullata* zmieniała się w trakcie eksperymentu. W okresie

intensywnej presji populacji tołpygi (czerwiec i sierpień 1987 r.) odnotowano największe wartości tego parametru – 1200 mikrometrów. W kolejnych okresach formy dojrzałej tego gatunku już nie spotykano. Częściej natomiast notowano dojrzałe samice mniejszej wioślarki *Ch. sphaericus*. Długość minimalna formy *adultus* wahała się wprawdzie w trakcie badań w granicach 250-330 mikronów, ale nie wykazywała wyraźnej tendencji zmian w czasie. Największe wartości odnotowano w czerwcu 1987 roku. Najmniejszy gatunek – *A. nana* w postaci dojrzałej był notowany w latach 1984-1989. Rodzaj *Bosmina* najczęściej reprezentowała jedynie *B. longirostris*. Występowanie tego gatunku stwierdzano w początkowej i końcowej fazie badań. Nie odnotowano w latach 1985-1988 form dojrzałych tego taksonu. Minimalna długość dojrzałych samic *Bosmina sp.* podlegała dużym wahaniom. Najdłuższe osobniki znaleziono w kwietniu 1984 i sierpniu 1994 (500 μm). Najkrótsze egzemplarze odnotowano w październiku 1989 roku. *B. coregoni* odnaleziono w fazie dojrzałości tylko dwukrotnie – latem 1987 i 1989 roku.

Wyniki skalowania wielowymiarowego parametru określającego minimalną długość dojrzałych Crustacea w Warniak, nie tworzą wyraźnych skupień punktów (rys. 7). Da się jednak wydzielić obszary zajęte przez sezony 1984, 1997-98, w których presja ryb była mniejsza.

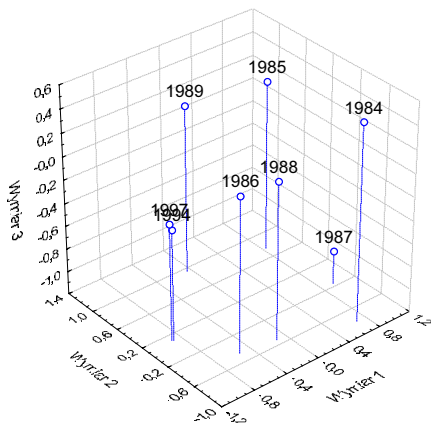


Rys. 7. Wykres rozrzutu 2W minimalnej długości dojrzałych Crustacea w jeziorze Warniak w latach 1984-1998 (skalowanie wielowymiarowe).

W Dgale Małym minimalna długość dojrzałych samic *Cladocera* w okresie przed

1994 i 1997, a więc okres niskiej aktywności ryb planktonożernych.

Duża liczba zerowych danych, wynikających z niskiej frekwencji dojrzałych wioślarek, spowodowała, że procedura skalowania wielowymiarowego zmian płodności została zawieszona z braku istotności statystycznej (rys. 9). Kumulacja danych w postaci średnich rocznych pozwoliła na przeprowadzenie obliczeń, ale ich interpretacja jest niejednoznaczna



Rys. 9. Wykres rozrzutu 3W płodności *Cladocera* w jeziorze Warniak w latach 1984-1998 (skalowanie wielowymiarowe).

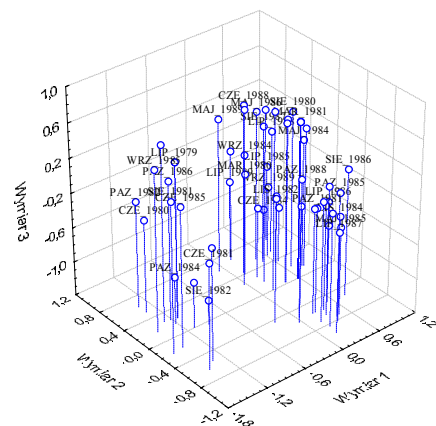
Płodność *Cladocera* w Dgale Małym w latach 1979-1989 w całym słupie wody wykazuje, że największą produkcją jaj charakteryzował się rodzaj *Daphnia*. Gatunek *D. cucullata* wykazuje tendencję do zwiększania płodności w ciągu trwania eksperymentu. Widoczne jest to szczególnie wyraźnie w dwóch ostatnich sezonach badawczych. Wykres ramkowy, przedstawiający średnie płodności *Cladocera*, został wykreślony z wykorzystaniem danych dotyczących gatunków dominujących. Przed introdukcją tołpyg oznaczono stosunkowo małą liczbę dojrzałych samic. Zakres parametrów nie różni się jednak znacząco od notowanego w latach 1984-1989. W pierwszym roku eksperymentu płodność dominujących wioślarek znacznie spadła. Zmniejszyła się również częstość występowania stadiów *adultus*. Od lata 1985 roku obserwowany jest stopniowy wzrost produkcji jaj na jedną samicę.

Wśród widłonogów najwyższymi wskaźnikami płodności, w odniesieniu do całego słupa wody, charakteryzował się drapieżny *C. vicinus*. Tak wysokie parametry osiągał jedynie

w pierwszych czterech latach doświadczenia. Roślinożerny *E. graciloides*, obserwowany również przed zarybieniem, notowany był regularnie po introdukcji tołpyg. Drobne, wszystkożerne widłonogi z rodzaju *Thermocyclops* charakteryzowały się wyższą płodnością w trzech pierwszych latach po zarybieniu. W kolejnych latach notowano mniejszą liczbę jaj na samicę.

Płodność ogólna sześciu dominujących taksonów *Copepoda* charakteryzuje się niższą w porównaniu z wioślarkami częstością danych. Szczególnie niska jest frekwencja form dorosłych widłonogów w latach 1979-1982. W okresie trwania eksperymentu odnotowano zwiększenie wahań płodności. Jednak najczęściej notowano wartości w zakresie 10-20 jaj samica⁻¹. Ostatnie dwa sezony badawcze charakteryzują się zmniejszeniem płodności, co przypomina układ obserwowany przed introdukcją tołpyg.

Przeprowadzona procedura skalowania wielowymiarowego wykazała, że parametr określający płodność skorupiaków w Dgale Małym w sposób najmniej zdecydowany zmieniał się wraz ze wzrostem presji tołpygi (rys. 10).



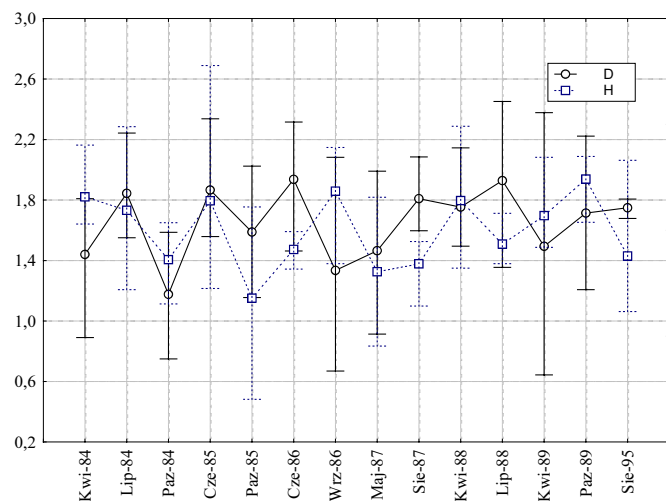
Rys. 10. Wykres rozrzutu 3W płodności w jeziorze Dgale Małe w latach 1979-1989 (skalowanie wielowymiarowe).

Na trójwymiarowym wykresie wyodrębniły się cztery chmury punktów, z których prawie dolne i częściowo górne skupienie obejmuje lata 1984-1989. Dwie mniejsze aglomeracje okresów badawczych rozrysowanych z lewej strony rysunku reprezentują w większości lata 1979-1982. Zauważyć można częściowe przenikanie się punktów reprezentujących te dwa okresy. Wynikać to może ze stosunkowo małej

liczby przypadków opisujących poszczególne zmienne.

4.6 Zróźnicowanie gatunkowe zooplanktonu

Dla określenia zmian zróźnicowania gatunkowego zooplanktonu w Warniaku, posłużono się indeksem zróźnicowania gatunkowego Shannona-Weavera, w odniesieniu do liczebności i biomasy. Wskaźnik ten, oparty na parametrze względnej obfitości poszczególnych gatunków, przyjmował w prowadzonych badaniach wartość od ok. 0,5 do 3,0. Niskie wartości występują przy dominacji jednego taksonu, a w miarę przybywania gatunków współdominujących wartość zróźnicowania rośnie. Wzajemna korelacja obliczonych wskaźników jest zbliżona do zera, wskazując na brak zależności zmian zagęszczenia organizmów. Dla lepszego zobrazowania tych trendów posłużono się zagregowanym wykresem liniowym, w którym uśrednienie trzech sąsiednich wartości złagodziło przebieg linii, uwidaczniając wyraźnie brak relacji między wskaźnikami D i H (rys. 11).



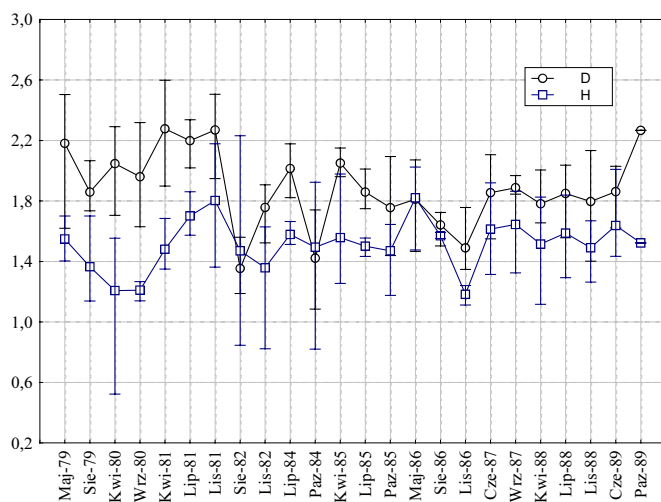
Rys. 11. Zagregowane wykresy liniowe indeksu różnorodności H i D w jeziorze Warniak w latach 1984-1998 (indeks agregacji - 3).

Tendencja taka wskazuje na szybko następujące po sobie zmiany współdominujących gatunków.

Wartości indeksu zróźnicowania gatunkowego zooplanktonu w jeziorze Warniak nie pozwoliły na przeprowadzenie procedury skalowania wielowymiarowego. Spowodowane to było zbyt małą liczbą ważnych przypadków, co uniemożliwiło utworzenie sensownej macierzy korelacji.

Indeks Shannona-Weavera w Dgale Małym obliczono dla okresu sprzed i po zarybieniu tołpygą. Ponieważ z okresu lat 1979-1982 dysponowano jedynie niestratyfikowanymi próbkami zooplanktonu, to dane z okresu eksperymentu (1984-1989) uśredniono dla całego słupa wody. Indeks Shannona-Weavera liczony dla liczebności i biomasy (odpowiednio D i H) wykazuje wzajemną istotną korelację ($p = 0,028$).

Omawiane trendy zobrazowane są wyraźnie na rysunku przedstawiającym zagregowane (współczynnik agregacji - 3) wartości różnorodności gatunkowej (rys. 12). Wynika z nich jednoznacznie, że pod względem liczebności liczba współdominantów wśród zooplanktonu jest najczęściej większa od tej liczonej dla biomasy. Ponadto obserwowane zmniejszenie różnicy między krzywą D i H wynika z faktu, że po introdukcji planktonofagów allochtonicznych nastąpił spadek współdominantów pod względem liczebności z poziomu 2,0-2,2 do ok. 1,8. Wskaźnik H utrzymywał się natomiast w pobliżu wartości 1,4-1,5.



Rys. 12. Zagregowane wykresy liniowe indeksu różnorodności gatunkowej D i H w jeziorze Dgale Mały w latach 1979-1989 (indeks agregacji - 3).

Do procesu skalowania wielowymiarowego indeksu zróźnicowania gatunkowego Shannona-Weavera, celem zwiększenia liczby przypadków, użyto łącznie wskaźników dla liczebności i biomasy z poszczególnych warstw termicznych. W wyniku analizy otrzymano jednorodny rozrzut chmury punktów, co wskazuje na brak sensownych asocjacji w trójwymiarowej przestrzeni.

5 WNIOSKI

Wieloletnie badania strefy pelagicznej dwóch eksperymentalnych zbiorników – Warniak i Dgał Mały – pozwoliły jednoznacznie wykazać wyraźne zmiany parametrów zooplanktonu wywołane wprowadzeniem dużej obsady tołpygi. Jest to zgodne z tezą podaną w literaturze, że ichtiofauna jest elementem strukturotwórczym, silnie modyfikującym stosunki troficzne w ekosystemach wodnych [4, 10]. Wyniki badań zooplanktonu przedstawione w niniejszej pracy potwierdziły tezę Opuszyńskiego [9] o ichtioeutrofizacji jezior wywołanej przez znaczne obsady ryb sestonożernych. Wielkość zmian wskaźników jakościowych i ilościowych zooplanktonu może być jednak modyfikowana w poszczególnych jeziorach przez czynniki środowiskowe, z których do najważniejszych należy morfologia misy jeziornej różnicująca warunki termiczne i tlenowe jezior.

Na podstawie analizy wyników wieloletnich badań, struktury ilościowej i jakościowej zooplanktonu w jeziorach Dgał Mały i Warniak można sformułować następujące wnioski:

- ◆ Wpływ ichtiofauny allochtonicznej na plankton zwierzęcy w jeziorze Warniak manifestował się znacznym obniżeniem liczebności i biomasy większych organizmów planktonowych, doprowadzając po kilku latach do prawie całkowitego ustąpienia *Cladocera*. Dominującą grupą zooplanktonu w całym okresie eksperymentu były *Rotifera*, a wśród nich drobne gatunki z rodzaju: *Keratella sp.*, *Polyarthra sp.*, *Brachionus sp.* i *Trichocerca sp.*
- ◆ Parametry opisujące pelagiczne populacje planktonu zwierzęcego w dimiktycznym jeziorze Dgał Mały zmieniły się najwyraźniej w pierwszym roku po zarybieniu jeziora tołpygą i charakteryzowały zubożenie tego zbiorowiska. Zmiany wskaźników zooplanktonowych w kolejnych sezonach eksperymentu odzwierciedlały tendencje powrotu populacji zooplanktonu do stanu notowanego przed zarybieniem.
- ◆ Występowanie w jeziorze Dgał Mały odtlenionego meta- i hypolimnionu, który był swoistym „refugium” dla zooplanktonu, umożliwiała zmianę zachowań populacji zooplanktonu skorupiakowego w warunkach narastającej presji ichtiofauny sestonożernej,

w granicach plastyczności przystosowawczej poszczególnych gatunków.

- ◆ Analiza statystyczna wyników badań wykazała, że skalowanie wielowymiarowe poszczególnych cech zespołu zooplanktonu w jeziorze Warniak i w jeziorze Dgał Mały może być dobrym narzędziem wizualizacji procesów zachodzących w zbiornikach. Pozwala ono na znalezienie parametrów wskazujących jednoznacznie na zmiany powiązań korelacyjnych sieci troficznej ekosystemu.
- ◆ Użycie skalowania wielowymiarowego wykazało, że wskaźniki wyliczone w odniesieniu do biomasy taksonów i średniej biomasy osobniczej poszczególnych gatunków lepiej niż pozostałe odzwierciedlały zmiany składu jakościowego i ilościowego zooplanktonu pod wpływem presji ryb.

BIBLIOGRAFIA

- 1) Białokoz, W. 1997. Intensity and effectiveness of feeding by selected fish species. Arch. Ryb. Pol., 5 (Supl. 3), 5-36.
- 2) Bottrell, H.H., Duncan, A., Gliwicz, Z.M., Grygierek, E., Herzing, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Węgleńska, T. 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. Norw. J. Zoopl. 24, 419-456.
- 3) Brooks, J.L., Dodson, S.I. 1965. Predation, body size and the composition of plankton. Sciences. 150, 26-35.
- 4) Grygierek, E. 1979. Plankton as an ecological indicator of the influence of farming measures on pond biocenosis. Pol. ecol. Stud. 5, 4, 77-140.
- 5) Harris, R., Wiebe, P., Lenz, J., Skjoldal, H.R., Huntley, M. 2000. ICES Zooplankton Methodology Manual. 3. Collecting zooplankton. str.:55-78. San Diego, San Francisco, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo: Academic Press.
- 6) Hrbáček, J. 1962. Species composition and the amount of zooplankton in relation to the fish stock. Rozpr. CSAV. Ser. mat. nat. Sci. 72, 1-117.
- 7) Margalef, D.R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton. W A. Buzzati-Traverso (ed.), Perspectives in Marine Biology. Berkeley: University of California Press. 323-349.
- 8) Omori, M., Ikeda, T. 1992. Methods in Marine Zooplankton Ecology. Malabar, Florida: Krieger Publishing Company. 332 pp.
- 9) Opuszyński, K. 1979. Silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) in carp ponds. 3. Influence on ecosystem. Ekol. pol. 27. 117-133.
- 10) Opuszyński, K., Shireman, J.V. 1995. Herbivorous fishes: culture and use for weed management / by Karol Opuszyński and Jerome Shireman: in cooperation with USFWS National Fisheries Research Center. London-Tokyo: CRC Press. 223 pp.
- 11) Shannon, C.E., Weaver, W. 1949. The Mathematical Theory of Communication. Champaign: University of Illinois Press.

- 12) StatSoft, Inc. (1997). *STATISTICA* for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK: StatSoft, Inc., 2300 East 14th Street, Tulsa, OK 74104, phone: (918) 749-1119, fax: (918) 749-2217, email: info@statsoft.com, WEB: <http://www.statsoft.com>.
- 13) Straškraba, M. 1965. The effect of fish on the number of invertebrates in ponds and streams. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 13, 106-127.
- 14) Tunowski, J., Zdanowski, B. 1986. Uwagi wstępne do opracowania założeń konstrukcyjnych przyrządów do pobierania próbek wody i mułów. Opracowanie dla potrzeb Ośrodka Badawczo-Rozwojowego Mechanizacji Produkcji Zwierzęcej „Meprozet” w Gdańsku. 17 pp.
- 15) Zdanowski, B., Hutorowicz, A., Tunowski, J., Świątecki, A., Olejnik, G., Krzywosz, T., Białokoz, W., Chybowski, Ł., Krzywosz, W., Błocka, B., Hutorowicz, J., Robak, A., Prusik, S., Koprowska, L., Ciemiński, J., Węgleńska, T., Lewandowski, K., Jurkiewicz-Karnkowska, E. 1999. Ecological effects of long-term pressure of phytophagous and seston-feeding fish on the structure and functioning of the shallow Lake Warniak (Mazurian Lakeland, Poland). *Acta Hydrobiol.* 41, Suppl. 6, 29-47.